



Carlos Aguiar

Manual de Botânica

Volume I • Estrutura e reprodução



INSTITUTO POLITÉCNICO DE BRAGANÇA Centro de Investigação de Montanha

*Crescem as flores no seu dever biológico,
e as cores que patenteiam, por sua natureza,
só podem ser aquelas, e não outras.
Vermelhas, amarelas, cor de fogo,
lilazes, carmesins, azuis, violetas,
assim, e só assim,
tudo conforme a sua natureza.
Áspenas são as folhas, macias, recortadas
ou não, tudo conforme;
e o aprumo como tal,
ou rasteiras, ou leves, ou pesadas,
tudo no seu dever,
por sua natureza.
[...]*
«Poema da Minha Natureza» in «Novos Poemas Póstumos»,
António Gedeão

...
*A pobre flor dizia à borboleta celestial:
- Não fujas!
Vê como os nossos destinos são diferentes. Eu fico, Tu partes!
Portanto, nós nos amamos, nós vivemos sem os homens e longe deles
e nós nos parecemos e dizem que ambas somos flores!
Mas, ai! o ar te transporta e a terra me prende.
Sorte cruel!*
...
«La Fleur et le Papillon»,
Victor Hugo

O amor pelos seres vivos é o mais nobre atributo do homem.
Charles Darwin

Manual de Botânica. I. Estrutura e Reprodução

1ª edição

Março de 2018

Autor: Carlos Aguiar (CIMO-Centro de Investigação de Montanha)

Publicação: IPB-Instituto Politécnico de Bragança e
CIMO-Centro de Investigação de Montanha, Portugal

ISBN (volume I): 978-972-745-238-5

Capa: *Adansonia digitata* (Malvaceae, Bombacoideae)

«embondeiro». [Kwanza Sul, Angola; foto do autor]

Licença Creative Commons Atribuição–Não Comercial 4.0 Internacional (CC BY-NC 4.0). Termos de uso em <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/deed.pt>



Índice

Prólogo 1

- Objeto 1
- Breve reflexão epistemológica 1
- Fontes informação 4
- Convenções 5
- Abreviaturas, siglas e expressões latinas 6
- Imagens 6
- Anexos e índices 7
- Agradecimentos 7

I. A NATUREZA E A ESTRUTURA DAS PLANTAS 9

1. Conceito de planta. O corpo das plantas 11

- Conceito de planta 11
- Organização do corpo das plantas-com-semente 14
 - Desenvolvimento e senescência 14
 - Órgãos fundamentais 14
 - Volume e superfície nas plantas 16
- O corpo de plantas e animais: análise comparativa 17
 - Os animais como seres unitários 17
 - Estrutura modular das plantas. Totipotência celular 18
 - Crescimento indeterminado nas plantas 20
 - Sexualidade e ciclo de vida das plantas 21
 - Imobilidade celular nas plantas 21
- Simetria 22
- Alguns conceitos e termos essenciais de organografia vegetal e evolução 22
 - Homologia e analogia. Princípio da homologia 22

2. Introdução à anatomia e histologia vegetais 25

- Célula vegetal 25
 - Parede celular 25
 - Outras características da célula vegetal 26
 - Orientação da divisão celular 26
- Os tecidos vegetais 27
 - Conceito de tecido vegetal. Planos de corte 27
 - Classificação 27
 - Meristemas 28
 - Os meristemas como aglomerados de células estaminais 28
 - Tipos de meristemas 29
 - Tecidos definitivos simples 31
 - Parênquima 31
 - Colênquima 32
 - Esclerênquima 32
 - Tecidos complexos 33
 - Tecido de proteção 33
 - Epiderme 33
 - Periderme 34
 - Tecido fundamental 34
 - Tecido vascular 34
 - O transporte de água e nutrientes 34
 - Xilema 35
 - Floema 37

Emergências 38

Tecidos e estruturas secretoras 40

Glândulas 40

Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos 41

Produção de látex 41

Galhas 42

3. Raiz 43

Natureza e funções da raiz 43

Anatomia da raiz 44

Estrutura primária da raiz 44

Meristemas e tecidos 44

Epiderme e córtex 45

Cilindro central 46

Morfologia da extremidade radicular e ramificação 47

Estrutura secundária da raiz 48

Morfologia externa da raiz 49

Tipos de raízes 49

Situação, consistência e direção 50

Tipos de radicação 50

Metamorfoses da raiz 52

Raízes estranguladoras 52

Raízes tuberosas 52

Raízes proteoides 53

Velâmen 53

Rizobainha 53

Modificações da raiz causadas por microrganismos 53

Micorrizas 53

Simbioses com bactérias diazotróficas 54

4. Caule 57

Natureza e funções do caule 57

Anatomia do caule 58

Estrutura primária do caule 58

Meristemas e tecidos 58

Epiderme e córtex 58

Cilindro central 59

Estrutura secundária do caule 61

Primeiras etapas do crescimento secundário 61

Sistemas radial e axial 63

Floema secundário 64

Xilema secundário 64

Anatomia das madeiras (breve referência) 66

Periderme e ritidoma 67

Espessamento primário e secundário do caule nas monocotiledóneas 69

Morfologia externa do caule 69

Situação, consistência e superfície do caule 69

Espinhos 70

Metamorfoses do caule 71

5. Folha 75

Natureza e funções da folha 75

Anatomia da folha 75

Crescimento e desenvolvimento da folha 75

Epiderme 76

- Mesofilo 77
- Feixes vasculares 78
- Anatomia de Kranz 79
- Filomas 79
 - Microfilos vs. megafilos 79
 - Tipos de filomas 80
- Morfologia externa da folha 80
 - Situação e diferenciação 80
 - Posição da folha e nervação do limbo 82
 - Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo 85
 - Divisão ou composição da folha 88
 - Apêndices folheares 89
 - Superfície e epifilia 90
 - Consistência e cor da folha 90
 - Duração da folha 91
 - Filotaxia 92
 - Ptixia e venação 93
 - Heterofilia 93
 - Metamorfoses da folha 94
 - Bolbos e bolbilhos 94
 - Armadilhas de origem foliar e caulinar 96
- 6. Inflorescência 97**
 - Definição e constituição da inflorescência 97
 - Definição de inflorescência 97
 - Constituição da inflorescência 97
 - Eixo, pedúnculo e pedicelo 97
 - Brácteas e bractéolas 97
 - Tipos de inflorescência 98
 - Critérios de classificação das inflorescências 98
 - Inflorescências simples determinadas e indeterminadas 98
 - Inflorescências compostas 99
 - Tipos especializados de inflorescências 103
 - Inflorescências das gramíneas 103
 - Sexualidade à escala da inflorescência 104
 - Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses 104
- 7. Flor 105**
 - Ciclo reprodutivo das angiospérmicas 105
 - Conceito, estrutura e sexualidade da flor 105
 - O que é uma flor? 105
 - Estrutura da flor 106
 - Expressão sexual 106
 - Filotaxia e simetria 107
 - Filotaxia floral 107
 - Simetria floral 107
 - Recetáculo 108
 - Perianto 108
 - Definição. Tipos e concrecência 108
 - Merismo. Orientação das peças periantais 109
 - Perigónio 110
 - Perianto duplo 110
 - Cálice 110
 - Corola 111
 - Ptixia, estivação e disposição das peças do perianto 113
 - Hipanto 113
 - Androceu 115
 - Estrutura e função dos estames 115
 - Número, forma, inserção e posição 116
 - Conivência, concrecência e adnação 116
 - Deiscência das anteras 117
 - Pólen 117
 - Gineceu 118
 - Estrutura e função dos carpelos. Conceito de pistilo 118
 - Número e concrecência dos carpelos 119
 - Ovário 121
 - Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário 121
 - Placentação 121
 - Estilete 122
 - Estigma 122
 - Primórdio seminal 122
 - Nectários florais e osmóforos 124
 - A flor das gramíneas e das leguminosas 124
 - Gramíneas 124
 - Leguminosas faboideas 125
 - Fórmulas florais 125
 - 8. Fruto e semente 127**
 - Fruto 127
 - Definição e função do fruto 127
 - Estrutura do fruto 132
 - Critérios de classificação dos frutos s.l. 132
 - Tipos de frutos s.l. 132
 - Partes edíveis nos frutos s.l. 132
 - Semente 134
 - Constituição da semente. Tecidos de reserva. 134
 - Episperma 134
 - Reservas nutritivas da semente 136
 - Embrião 137
 - Estrutura da semente de gramíneas e leguminosas 137
 - Gramíneas 137
 - Leguminosas 138
 - II. ARQUITETURA, FENOLOGIA E FISIONOMIA 139**
 - 1. Arquitetura do sistema radicular 141**
 - Importância do estudo do sistema radicular 141
 - Sistema radicular apumado vs. sistema fasciculado 141
 - Sistema radicular do arroz 142
 - Sistema radicular das árvores dicotiledóneas 142
 - Plasticidade fenotípica do sistema radicular 143
 - 2. Arquitetura da canópia 145**
 - Gemas 145
 - Estrutura e tipologia 145
 - Pré-formação e neo-formação. Prefolheação e venação 149

Dormência e abrolhamento dos gomos 149

Alongamento rameal 151

- Noção de vigor 151
- Alongamento monopodial e simpodial 151
- Intensidade do alongamento 153
- Crescimento contínuo e crescimento rítmico 154

Ramificação do caule 155

- Tipos de ramificação 155
- A ramificação a nível anatômico 155
- Grau de ramificação 157
- Direção, orientação e ângulo de inserção 158
- Prolepsia e silepsia 158
- Ramos epicórmicos 159
- Reiteração 160

Dominância e controlo apicais 161

- Dominância apical 161
- Controlo apical 162
- Interações entre a dominância e o controlo apicais 162

Reparação de feridas. Resposta ao corte 164

Cladotose 165

Posição das inflorescências nos caules 166

- Posição das inflorescências nas plantas lenhosas 166
 - Plantas com um período de repouso vegetativo anual 166
 - Plantas sem uma sincronização ambiental do crescimento e da floração 168
- Posição das inflorescências nas plantas herbáceas 169
- Órgãos de frutificação das plantas lenhosas 170

Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas 172

Modelos arquiteturais 174

Genes ananizantes e revolução verde. Ideotipo 176

3. Fenologia 177

- Ciclo fenológico 177
- Escalas fenológicas 180

4. Tipos fisionómicos 181

III. BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO

CICLOS DE VIDA 185

1. Reprodução sexuada nas angiospérmicas 187

- Conceitos introdutórios 187
 - A descoberta da sexualidade nas plantas 187
 - Meiose e fecundação 187
 - O porquê da sexualidade 187
- Juvenilidade. Indução e diferenciação florais 188
 - Transição da fase juvenil para a fase adulta 188
 - Indução, iniciação e diferenciação florais 189
 - Clarificação de conceitos 189
 - Estímulos exógenos da floração 189
 - Regra de Hofmeister 191

Esporogénese e gametogénese 191

Microsporogénese e microgametogénese 191

Megasporogénese e megagametogénese 192

Sistemas de reprodução 192

- Definição de sistema de reprodução 192
- Sistemas sexuais 193
- Sistemas de cruzamento 194
- Vantagens e desvantagens da polinização cruzada 194

Polinização 195

- Conceitos de biologia floral e de polinização 195
- Modos de autopolinização 196
 - Cleistogamia 196
 - Autogamia facilitada 196
 - Autogamia autónoma 197
 - Geitonogamia 197
- Polinização cruzada 198
 - Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia 199
 - Sistemas de autoincompatibilidade 199
 - Xenia e metaxenia 201
- Vetores e sistemas de polinização 202
 - Polinização biótica 202
 - Polinização abiótica 204
- Síndromes de polinização 204
- Coevolução plantas-com-flor – insetos polinizadores. Alguns exemplos 205
 - Reduzir o risco e evitar o desperdício 205
 - Polinização por engano 206
 - Polinização das plantas do género *Ficus* (Moraceae) 207
- Importância económica da polinização entomófila 208
- O homem como vetor de polinização 209
- A flor depois de polinizada 210

Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico 210

Fecundação 211

Desenvolvimento da semente e do fruto 212

- Etapas do desenvolvimento da semente 212
- Embriogénese 212
 - Diferenciação do embrião 212
 - Diferenciação do endosperma 213
 - Diferenciação do tegumento 213
- Tamanho da semente 214
- Formação do fruto 214
 - Fases da formação do fruto 214
 - Partenocarpia 215

Dispersão 215

- Vantagens e desvantagens da dispersão 215
- Unidades e vetores de dispersão 215
- Sistemas e síndromes de dispersão 216

Dormência e germinação da semente 218

- Tipos e vantagens da dormência 218
- Quebra de dormência 218
- Germinação da semente 220
- Semente e germinação do milho-graúdo 221
- Semente e germinação do feijoeiro-comum 222

2. Reprodução assexuada 223

Vantagens e desvantagens da reprodução assexuada 223

Tipos de reprodução assexuada	226
Apomixia	226
Multiplicação vegetativa	227
Afinidade e compatibilidade em enxertia	228
Multiplicação vegetativa a nível anatómico	228
Estacaria e mergulhia	228
Enxertia	229
Quimeras	229
3. Ciclos de vida das plantas-terrestres	231
Conceitos fundamentais	231
Tipos de ciclo de vida	231
As células reprodutoras	232
Alternância de gerações nas plantas-terrestres	233
Ciclos de vida das plantas de esporulação livre	236
Ciclos de vida das plantas-com-semente	236
Semelhanças e diferenças entre os espermatófitos	237
Ciclo de vida das gimnospérmicas	238
Órgãos de suporte, estruturas reprodutivas e estróbilos	238
Interpretação evolutiva do estróbilos feminino	239
Pólen e primórdios seminiais	242
Polinização e fecundação	243
Frutificações e sementes	246
Ciclo de vida das angiospérmicas	248
Referências	249
Anexo. Nomes de plantas cultivadas	267

PRÓLOGO

Este documento não é um livro-texto de referência e muito menos um tratado. Resume-se a uma revisão bibliográfica mais ou menos atualizada – não existem livros científicos atualizados – em torno de alguns temas chave de botânica, complementada pela minha experiência de trinta anos de ensino e investigação em agronomia e botânica. Tem por destinatários estudantes do ensino superior, em particular todos os interessados em ecologia, ciências do ambiente, ciências agrárias e outras formações de biologia aplicada, que necessitam de apreender, num curto período de tempo, elementos fundamentais sobre a forma, a biologia reprodutiva, a evolução e a organização sistemática das plantas. Cada volume corresponde, *grosso modo*, aos conteúdos de uma disciplina semestral de 6 ECTS.

Objeto

A organografia vegetal, **morfologia vegetal** (*plant morphology*) ou fitomorfologia, a componente maior do Vol. I, tem por objeto a forma plantas e a sua alteração ao longo do ciclo de vida (modificações ontogénicas) ou durante o processo evolutivo (modificações filogenéticas). A descrição de tipos celulares e tecidos, e da estrutura^[1] interna dos órgãos vegetais que acompanha a descrição da morfologia das plantas concentra-se no essencial. No meu entender, os destinatários deste livro não precisam de aprofundar muito mais os seus conhecimentos de histologia e anatomia vegetais. A arquitetura de plantas, discutida na II Parte do Vol. I, é uma área especializada da morfologia vegetal raramente abordada em publicações congéneres. O Vol. I estende-se ainda por temas de reprodução vegetal e de fenologia, e pelo estudo dos ciclos de vida da plantas-terrestres, com especial ênfase na reprodução das plantas-com-semente dada a sua importância em ecologia e ciências agrárias, e para compreender a biologia evolutiva das plantas.

O Vol. II principia com uma introdução à biologia da evolução. A teoria da evolução, como refiro por mais de uma vez no texto, é a teoria fundamental que organiza toda a biologia. Julgo preocupante que profissionais, que usam a ecologia e a biologia no seu dia a dia, demons-

trem um completo e persistente desconhecimento dos mecanismos básicos da evolução da vida e da especiação. Aprendem-se, ao pormenor, a estrutura da célula e os mecanismos moleculares da hereditariedade sem interiorizar as bases do pensamento populacional e adaptativo (*sensu* Mayr). A agricultura como atividade humana não pode ser adequadamente compreendida sem as ferramentas conceptuais de biologia da evolução. Como escrevia o evolucionista norte-americano de origem ucraniana Theodosius Dobzhansky em 1973: “*Nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução*” (Futuyma 2005). O Vol. II contém ainda uma introdução à história evolutiva das plantas-terrestres. Pode parecer estranho que algo tão especializado e volátil seja desenvolvido num livro de botânica que se pretende aplicado. As plantas, ao longo da sua evolução, foram tanto agentes de mudança como sujeitos passivos das alterações climáticas, da composição química da atmosfera terrestre, ou dos ciclos biogeoquímicos. Sem noções sobre evolução das plantas é impossível aprofundar estes três temas chave das ciências do ambiente (cf. Berling 2007). E o solo, tal como hoje o conhecemos, é uma criação das plantas-terrestres.

Vol. III é um livro de taxonomia. O tema é preparado com uma apresentação dos sistemas de classificação mais importantes e uma introdução à nomenclatura taxonómica. A componente descritiva incide nos grandes grupos e nas famílias de plantas-com-semente, organizados de acordo com Christenhusz *et al.* (2011) e o APG IV (APG 2016). Desde a publicação do *Genera Plantarum* de Antoine de Jussieu, no final do séc. XVIII, que a família é a categoria taxonómica superior ao género mais utilizada na organização do mundo vegetal.

O estudo de todas estas matérias pode ter diferentes pendores. Por exemplo, pode ter uma abordagem descritiva-formal, uma perspetiva histórico-evolutiva ou insistir em aspectos funcionais. Busquei uma abordagem híbrida, tendo em mente conferir competências, como referi, a futuros profissionais de biologia aplicada.

Breve reflexão epistemológica

A organização dos seres vivos desenvolve-se a diferentes **níveis de complexidade** (Figura 1). As células, as

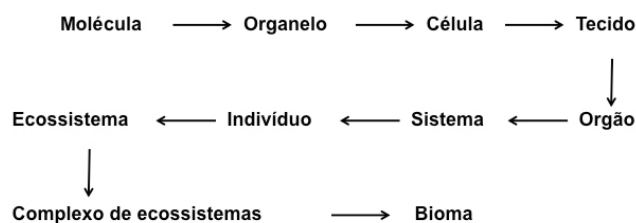


Figura 1. Níveis de complexidade do vivo. [Original].

[1] Considerei sinónimos os conceitos de estrutura, morfologia e forma.

unidades elementares da vida, organizam-se em tecidos, os tecidos em órgãos e em sistemas, e estes, por sua vez, integram organismos. Os indivíduos ocupam nichos ecológicos e trocam informação genética entre si no âmbito de uma população. As espécies são constelações de populações reprodutivamente isoladas, ou quase. Por outras palavras, os indivíduos agrupam-se em populações, e populações similares estão organizadas em unidades biológicas mais ou menos discretas a que chamamos espécies. A componente viva dos ecossistemas, a biocenose, compreende indivíduos de diferentes espécies. Finalmente, os ecossistemas organizam-se em sistemas ecológicos de complexidade variável (*e.g.*, comunidade vegetal e bioma). Os diferentes níveis de complexidade interatuam entre si de forma tanto mais intensa quanto mais próximos estiverem na escala de complexidade (Wilson 1998); e, às escalas que mais interessam para este livro – do tecido à espécie –, ajustam-se às flutuações e variações direcionais do ambiente abiótico e biótico (*e.g.*, plasticidade fenotípica dos indivíduos ou rearranjos estrutura genética e etária das populações).

A biologia e a ecologia, à semelhança de outras ciências fundamentais, procuram explicar e prever a estrutura e a função de cada nível de complexidade, em função dos imediatamente anteriores. Constata-se, no entanto, que a cada “salto de complexidade” este esforço esbarra na emergência de novas propriedades, não previstas nos níveis de complexidade inferiores. A estrutura do genoma é insuficiente para uma compreensão total do funcionamento celular, e a autoecologia das espécies não explica e prevê adequadamente o funcionamento de um ecossistema. Os epistemólogos – os especialistas em filosofia da ciência – repartem-se em dois grupos para explicar a emergência de novas propriedades. Muitos são de opinião que a ignorância é a causa das insuficiências do **reducionismo**^[2]. A seu tempo, muitas propriedades ditas emergentes serão desclassificadas pelo progresso da ciência; outras serão artefactos de limitações epistémicas insanáveis da mente humana. Os holistas, pelo contrário, admitem que a emergência de propriedades é uma característica constitutiva dos sistemas complexos, sem solução, portanto.

Qualquer destas duas hipóteses não impede que atividades humanas tão complexas como a agronomia, a silvicultura ou a restauração ecológica, todas elas partes de uma grande disciplina que poderíamos denominar por **biologia aplicada**, se possam aproveitar das abordagens reducionistas-mecanicistas^[3] próprias da ciência moder-

na. Uma botânica dirigida à sistematização e à explanação das formas e da diversidade do mundo vegetal, conforme se segue neste texto, oferece informação indispensável para a prática da biologia aplicada, inatingível noutros domínios da biologia. *I.e.*, o acervo de informação e os métodos da organografia e anatomia vegetais, da botânica sistemática ou da biologia de reprodução de plantas, por exemplo, são insubstituíveis, embora insuficientes, para o agrônomo, o silvicultor, o biólogo, o ecólogo ou o engenheiro do ambiente exercerem a sua atividade de forma eficaz e eficiente. É impossível desenhar sistemas de produção agrícola ou florestal sustentáveis ou programas de conservação de espécies e ecossistemas – um propósito incontornável das sociedades contemporâneas – sem um conhecimento íntimo das plantas.

O **conhecimento científico** – entendido como um agregado de informação (*e.g.*, factos e descrições) organizados sob a forma de explanações testáveis e predições sobre a realidade – resulta da observação meticulosa do real através da concorrência de instrumentos observacionais e concetuais. Os **instrumentos observacionais** (*e.g.*, microscópio e sondas de DNA) permitem-nos ultrapassar as limitações físicas dos sentidos e da mente. Os **instrumentos concetuais** (*e.g.*, conceitos, teorias, hipóteses e modelos), formalizados matematicamente ou não, categorizam e organizam a realidade, *i.e.*, atribuem-lhe uma estrutura percecionável: tornam-na inteligível. Tanto uns como os outros são invenções humanas indispensáveis na explicação científica da realidade. Assim como um equipamento analítico mal calibrado falseia a composição química de uma amostra de água, os instrumentos concetuais inadequados fantasiam a realidade. Em ciência é tão importante desenvolver novos instrumentos observacionais como trabalhar conceitos. A organografia vegetal, a biologia da evolução e a ecologia são três ciências particularmente sensíveis ao subdesenvolvimento e à inconsistência concetuais.

Os conceitos são representações mentais (abstrações) sobre as quais se constrói o pensamento. No caso da organografia e anatomia vegetais, resumem as propriedades de um objeto natural concreto: o corpo das plantas. No capítulo dedicado à botânica sistemática, os objetos naturais concetualizados serão os *taxa*. No âmbito da morfologia interna e externa das plantas, os conceitos resultam da deteção de padrões que podem ir de simples regularidades na disposição espacial de tipos celulares, à posição relativa dos órgãos vegetais, ou à forma de folhas, flores e frutos. A inventariação e posterior conceptualização dos padrões morfológicos internos e externos das plantas são uma das mais antigas e importantes tarefas da botânica.

que seres vivos são sistemas materiais – pacotes concentrados de matéria e energia – regulados pelas mesmas leis físicas da matéria inerte. Portanto, o funcionamento do vivo é redutível a regras causais como o deslocamento de um líquido num tubo sob pressão.

[2] O **reducionismo** é uma doutrina filosófica que sustenta que a segmentação em partes da realidade é necessária, e suficiente, para explicar o todo. Para os reducionistas, sistemas tão complexos como os seres vivos ou os ecossistemas mais não são do que a soma das suas partes.

[3] A ciência é intrinsecamente reducionista-mecanicista. Do mesmo modo que o funcionamento de uma máquina é explorado pelo estudo das peças que a compõem e das forças que nelas atuam, na prática da ciência a realidade é decomposta em níveis de complexidade, e cada um destes níveis é explorado *per se*, com métodos e instrumentos próprios, procurando-se estabelecer conexões causais entre eles. O **mecanicismo biológico** parte do princípio

Uma correspondência inequívoca entre os conceitos, representados por vocábulos (*e.g.*, nomes científicos de estruturas ou espécies) ou símbolos (*e.g.*, fórmulas florais), e os objetos ou ideias concetualizados melhora a qualidade e acelera as trocas da informação entre professores e alunos, ou entre os praticantes de uma ciência. Quanto maior a precisão e o detalhe de um corpo conceitual, maior o seu **valor heurístico**, *i.e.*, maior a sua utilidade para gerar hipóteses e mais longe se pode chegar na compreensão dos objetos de estudo. Logo, o estudo científico da forma das plantas, da biologia da reprodução ou a sistemática vegetal, a observação e a construção de hipóteses – sustentadas na grande teoria unificadora da biologia que é a teoria da evolução – devem caminhar lado a lado com a construção de um conjunto consistente de termos e conceitos. Todas as ciências, sem exceção, cultivam um corpo de termos e conceitos. A terminologia botânica tem um denso lastro histórico que recua aos tempos em que o latim era a língua franca das gentes cultas. Estou consciente de que a complexidade do jargão diminui a acessibilidade da botânica ao grande público e que tem o condão de transformar simples descrições em aparentes explanações. Mas não há outro caminho.

No que à organografia vegetal diz respeito, pese embora uma história de quase três séculos de observação e descrição atenta da forma das plantas, falta ainda percorrer um longo caminho em busca da universalidade e consistência terminológico-conceitual. Como referem Voght *et al.* (2010), a descrição da morfologia dos entes vivos continua dificultada pela falta: (i) de uma terminologia estandardizada de uso comum; (ii) de um método comum estandardizado de descrição morfológica; (iii) e de um conjunto de princípios a aplicar na delimitação de caracteres morfológicos. Estas limitações são, como discuto no ponto [Sistemática filogenética \(cladística\)](#) [Vol. II], um sério entrave à conjugação da informação molecular com a informação morfológica no estabelecimento de filogenias.

Em ciência, os conceitos são mais ou menos consistentes, e as teorias e as hipóteses^[4] corroboradas (confirmadas) ou refutadas (eliminadas) com base na evidência observacional e/ou experimental. O vai e vem “teoria/hipótese-refutação” característico da ciência é uma elaboração da “tentativa e erro” intrínseca à aquisição de conhecimento, desde a incorporação da informação sobre o nicho ecológico no código genético por seleção natural, ao conhecimento científico, passando pelos saberes empíricos do caçador recoletor. Como refere Karl Popper (1972) “*From the amoeba to Einstein, the growth of knowledge is always the same: we try to solve our problems, and to*

obtain, by a process of elimination, something approaching adequacy in our tentative solutions”^[5].

Todo o conhecimento científico é então contingente e inacabado, e permanentemente escrutinado pela comunidade científica e pelos usuários da ciência. O facto de uma ciência absoluta, totalmente independente do observador e impermeável ao contexto social, que produz saberes definitivos ser inalcançável, não contradiz a ideia de progresso em ciência e de progresso no conhecimento humano do universo. A *praxis* é uma evidência suficiente desta tese. A acoplagem de instrumentos observacionais e concetuais sofisticados com mecanismos de divulgação, revisão, testagem e aperfeiçoamento do conhecimento atribuem à ciência uma enorme capacidade de explicar, de prever o funcionamento e de atuar na realidade. O conhecimento científico é, por isso, particularmente adequado para a solução de problemas.

A investigação das correlações forma-função nas plantas serve para ilustrar a natureza do conhecimento científico e a humildade que deve caracterizar a atitude científica. Toda a informação em ciência tem um propósito. A botânica não se fica descrição de padrões morfológicos das plantas, procura uma explanação para as descrições ou coleções de factos, respostas à pergunta “porquê”? A função de muitas formas, internas e externas, das plantas é autoevidente: os tubos ocos do xilema transportam seiva e as gavinhas servem para ancorar as plantas aos seus suportes. No entanto, muitas formas atuais foram evolutivamente adquiridas num passado remoto, e no presente não desempenham qualquer função ou têm uma função distinta da função primordial^[6]. As formas podem até nunca ter desempenhado qualquer função e a sua retenção ser uma obra do acaso. Os raciocínios de tipo adaptativo, que relacionam a forma com o desempenho de uma dada função, exigem uma ampla base indutiva observacional e, se possível, corroboração experimental. As proposições teleológicas do género “as plantas desenvolveram espinhos para evitar a herbivoria” devem ser evitadas, a menos que explicitadas como hipóteses ou fortemente suportadas pela evidência. A especulação em torno das relações forma-função envolve, por conseguinte, elevados níveis de incerteza. Peço, por isso, que o utilizador deste texto mantenha uma atitude de permanente reserva crítica em relação a muitos dos temas adiante discutidos.

A filogenia e a sistemática molecular ganharam, nas últimas décadas, uma importância acrescida em biologia. Os caracteres moleculares são hoje tão ou mais valorizados do que os caracteres morfológicos na modelação das interações genótipo-ambiente, no estabelecimento de filogenias, na investigação de padrões filogeográficos e na delimitação de *taxa*. Mas se o fenótipo é um produto direto da expressão génica, então a aprendizagem

[4] As **teorias** são coleções de factos e de hipóteses bem testadas que podem ser usadas para explicar um conjunto alargado de observações e fazer predições seguras. As **hipóteses** são declarações explanatórias que fazem predições suficientemente específicas que obrigam a sua rejeição caso as predições falhem (Denison 2012).

[5] Propositadamente não traduzido para evitar perdas de significado.

[6] Exaptações *sensu* Gould & Vrba (1982).

da morfologia externa e interna ou da biologia da reprodução das plantas deve preceder a “descida” à fisiologia e ao gene, e os estudos de *up-scaling* do gene à estrutura. A aplicação de ferramentas de ponta do melhoramento de plantas como o desenho de ideotipos e a modelação funcional-estrutural (de Vos *et al.* 2010) dependem de um perfeito domínio da forma das plantas. No que à filogenia e sistemática diz respeito, é consensual entre os especialistas que a morfologia e os dados moleculares são complementares – um tipo de informação não dispensa o outro (Ronse De Craene e Wanntorp 2011). Esta tese será recuperada mais de uma vez ao longo do livro.

A sistemática oferece um conjunto de conceitos, princípios, métodos e informação descritiva que possibilita a apreensão da diversidade vegetal de forma rápida e estruturada. A partilha de caracteres morfológicos nas plantas deve-se, frequentemente, à partilha de antepassados comuns, por conseguinte, a sistemática vegetal permite, ainda, aos seus utilizadores, o aperfeiçoamento de capacidades inatas de antecipação da organização do mundo vivo à escala da percepção visual (questão a retomar no início do Vol. II).

A **botânica sistemática** é, simultaneamente, uma ciência secular e uma ciência moderna e de vanguarda, na confluência de um conjunto alargado de ciências fundamentais; *e.g.*, evolução, histologia e ecologia. No passado reduzia-se à prática da classificação biológica das plantas. Hoje é indispensável em ecologia – em ecologia as biocecoses são geralmente segmentadas ao nível da espécie ou da família – em paleoclimatologia, no melhoramento de plantas, e na testagem de hipóteses de biogeografia e de biologia da evolução, por exemplo.

A botânica conforme é abordada neste texto é uma disciplina de charneira entre a evolução, a biogeografia, a etnobiologia e a agronomia. Ronse De Craene & Wanntorp (2011) criticam duramente o efeito negativo que o fascínio pelo molecular está a ter na persistência e no progresso do conhecimento sobre a morfologia das plantas e a sua sistemática, *i.e.*, na botânica dita geral ou clássica. Insidiosamente, a universidade (assim como o ensino não universitário) está a eliminar a botânica geral dos *curricula* quebrando, de forma irreparável, um cadeia secular de transmissão de saberes, trocando-os por conhecimentos hiperespecializados, sem uma imediata aplicação prática. Faz sentido saber de cor os ciclos de Krebs e de Calvin-Benson ou a mecânica do DNA sem perceber o corpo das plantas? De acordo com os mesmos autores, a falta de investimento em botânica de clássica está em contraciclo com a crise da biodiversidade que ameaça as sociedades modernas. A sobrevalorização do molecular reduz a utilidade social do sistema de ensino.

Fontes informação

A pequena introdução à célula, histologia e anatomia vegetais que abre o Vol. I, e as descrições anatómicas que se seguem basearam-se nas publicações de Esau (1977), Beck (2010), Brandão Oliveira (2011), Moreira (1983), Moreira (2010) e Rudal (2007), complementadas com artigos e livros diversos. A bibliografia de origem indiana é particularmente rica nestes domínios da botânica. Recomendo a todos aqueles que pretendam aprofundar os seus conhecimentos sobre a célula, os tecidos e a anatomia dos vegetais as publicações de Carvalho (2012), Moreira (1983) e Brandão Oliveira (2011), respetivamente, e ainda as páginas Web: <http://botweb.uwsp.edu/anatomy/> e http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/index.html.

As *Noções de Morfologia Externa de Plantas Superiores* do Prof. João de Carvalho e Vasconcellos (Vasconcellos 1969) fixaram a terminologia botânica de uso corrente em português europeu. No estudo da forma das plantas são também indispensáveis o *Diccionario de Botânica* de Pio Font Quer (Font Quer 1985) e o *Glossário de Termos Botânicos* da Prof. Rosette Battarda Fernandes (Fernandes 1972). Na preparação deste documento consultei ainda extensivamente os livros de Bell (2008), Beentje (2012), Hallé (2002), Ingrouille & Eddie (2006), Judd *et al.* (2007), Keller (2004), Pérez-Morales (1999), Ronse de Craene (2010), Vozzo (2002), e um grupo alargado de artigos citados nas referências bibliográficas. A natureza e o arranjo espacial das partes das plantas é o objeto da chamada arquitetura de plantas (Vol. I). De forma recorrente uso o conceito de **metamorfose**, importado da bibliografia de língua alemã; entende-se por metamorfose uma morfologia especializada, qualquer que ela seja. A normalização terminológica e concetual com o vocabulário do *Plant Ontology Consortium* (<http://www.plantontology.org/index.html>) fica adiada para uma próxima versão deste livro.

Com mais de 100 anos de edições sucessivas, o *Strasburger: Tratado de Botânica* (Sitte *et al.* 2003) continua a ser uma das fontes mais valiosas de informação sobre biologia da reprodução. Neste ponto optei por valorizar a biologia floral em detrimento dos aspectos celulares e fisiológicos da reprodução. Parece-me mais útil para os potenciais utilizadores deste livro explorar os aspectos ecológicos, funcionais e evolutivos da polinização do que analisar em detalhe a complexa tipologia do saco embrionário ou do desenvolvimento do endosperma, por exemplo. Uma opção arriscada porque, verdade seja dita, descrever tipologias é bem mais cómodo do que enveredar pelos caminhos ínvios onde se cruzam a ecologia e a biologia da evolução.

O estudo dos ciclos de vida retornou em força à botânica e à biologia evolutiva. O livro de texto de Díaz *et al.* (2004) contém uma descrição cuidadosa e precisa dos ciclos de vida das plantas e de grupos algais hoje em dia

excluídos do conceito de plantas. As figuras desenhadas pelo Prof. T. Díaz González adaptadas com autorização para este livro são extraordinárias. A leitura dos vários trabalhos sobre o tema do botânico estadunidense K. Niklas foi fundamental.

A introdução à biologia da evolução e o capítulo dedicado à evolução de plantas, contidas no Vol. II foram profusamente aditados com referências bibliográficas. Para aprofundar estes dois temas recomendo, respetivamente, o *The Princeton Guide to Evolution* de Losos (2014) e o tratado de Taylor *et al.* (2009). A síntese de Armstrong (2014) é uma alternativa bem pensada e escrita, de mais fácil leitura que o livro de Taylor *et al.* (2009). O livro texto de Willis & McElwain (2013) situa-se, em complexidade, entre a síntese de Armstrong (2014) e o tratado de Taylor *et al.* (2009). As microfotografias do livro *Botânica. A Passagem à Vida Terrestre* ilustram muito bem as grandes aquisições evolutivas dos grandes grupos de plantas-terrestres (Antunes e Sevinate Pinto 2006). A narrativa da história evolutiva das plantas vertida no Vol. II não inclui todas as referências e hipóteses mais recentes ou relevantes – não está atualizada, como é óbvio. Os livros sobre áreas científicas tão ativas como a biologia da evolução e a paleontologia são trabalhos inacabados (e intelectualmente arriscados).

A organização taxonómica das famílias e grandes grupos taxonómicos seguida no Vol. III deste livro funda-se no *APG IV* (Angiosperm Phylogeny Group 2016). As descrições das famílias botânicas foram adaptadas com adições e correções do *Guia de Árvores e Arbustos de Portugal Continental* de Bingre *et al.* (2007) as quais, por sua vez, se basearam nos textos de Heywood (1993), Stevens (2001+), Spichiger *et al.* (2009) e Judd *et al.* (2007). As descrições dos *taxa* supra-específicos, inclusive nas obras de referência, são frequentemente secundárias, não sendo clara a origem da informação. Li muita bibliografia durante a preparação das descrições das famílias botânicas parte da qual não está citada no texto. Entre esta destaco os livros de Christenhusz *et al.* (2017) e de Soltis *et al.* (2018).

A descrição das famílias foi, em grande parte, reduzida aos caracteres necessários para uma identificação positiva. Em itálico indicaram-se os caracteres morfológicos exclusivos ou com maior valor diagnóstico na diferenciação das famílias. Para facilitar a percepção da morfologia das famílias, de uma forma muito concisa, é oferecida informação sobre o número de espécies à escala global ou presentes em Angola, Guiné-Bissau, Moçambique e Portugal continental, e um apontamento sobre as plantas de maior interesse económico. Os exemplos citados, salvo indicação em contrário, referem-se à flora ibérica ou a plantas cultivadas. Muitos dos desenhos a preto e branco do Vol. III foram retirados do livro clássico de Le Maout & Decaisne (1868), todos eles de domínio público. Para saber mais sobre as famílias das plantas-com-semente recomendo três livros de referência: *Plant Systematics. A*

Phylogenetic Approach (Judd *et al.* 2007), *Flowering Plants of the World* (Heywood 1993) e *Plants of the World. An Illustrated Encyclopedia of Vascular Plants* (Christenhusz *et al.* 2017). O site <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/welcome.html> é indispensável para quem se quiser manter a par com as descobertas mais recentes de filogenia das plantas-com-semente.

Convenções

Os nomes dos *taxa* foram grafados em itálico; *e.g.*, *Celtis australis* e *Magnoliophyta*, qualquer que seja a sua categoria. Refira-se que na literatura mais atual verifica-se a tendência de italicizar apenas os nomes genéricos, específicos e infraespecíficos. O código de nomenclatura botânica em vigor – *Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants-ICN* (McNeill *et al.* 2012) – é omissivo a este respeito: "*typography is a matter of editorial style and tradition, not of nomenclature*". As categorias taxonómicas foram assim abreviadas (Recomendação 5A do ICN):

- cl. (classe);
- ord. (ordem);
- fam. (família);
- subfam. (subfamília);
- tr. (tribo);
- gen. (género);
- subgen. (subgénero);
- sect. (secção);
- ser. (série);
- sp. (espécie);
- subsp. (subespécie);
- var. (variedade);
- f. (forma).

Para evitar redundâncias fonéticas os nomes específicos, foram, por vezes, reduzidos à primeira ou à primeira e segundas letras (quando a segunda letra é um "h"); *e.g.*, *Q. robur* (*Quercus robur*), *Ch. fuscatum* (*Chamaemelum fuscatum*).

À exceção dos nomes genéricos, específicos e infraespecíficos, admite-se que todos os nomes latinos podem ser vernaculizados. Os nomes latinos dos *taxa* supragenéricos foram traduzidos sob a forma de substantivos adjetivados comuns, femininos e plurais (Font Quer 1985). Os sufixos previstos pelo ICN foram aporuguesados do seguinte modo:

- *-phyta* em “-fitas” (divisão ou filo);
- *-phytina* em “-fitinas” (subdivisão ou subfilo);
- *-opsida* em “-ópsidas” (classe);
- *-idae* em “-idas” (subclasse);
- *-ales* em “-ales” (ordem);
- *-ineae* em “-íneas” (subordem);

- *-aceae* em “-áceas” (família);
- *-oideae* em “-oideas” (subfamília);
- *-eae* em “-eas” (tribo);
- *-inae* em “-inas” (subtribo).

Alguns exemplos: angiospérmicas, magnoliófitas, li-liópsidas, coníferas, fabales, asteráceas ou mimosoideas. Era tão importante normalizar esta terminologia nos países de língua oficial portuguesa ...

O PhyloCode admite o uso de nomes informais e formais na designação dos clados (grupos monofiléticos), e estabelece regras de ortografia para o efeito. Uma vez que o PhyloCode não passou ainda a fase de rascunho, neste texto todos os clados foram designados de forma informal, escritos em cursivo e iniciados com minúsculas. Nas publicações de filogenética vegetal em língua inglesa, os nomes informais dos clados geralmente terminam em “ids”. Na sua tradução para português optei por substituir “ids” por “ídeas”; *e.g.*, rosids em rosídeas e lamids em lamiídeas. De momento parece ser esta a prática mais comum em língua portuguesa. Os grados (grupos parafiléticos) estão em minúsculas cursivas e assinalados geralmente com aspas simples; *e.g.*, ‘briófitos’ e ‘coníferas’. As relações filogenéticas entre os grupos que constituem os clados foram pontualmente expressas em formato Newick; *e.g.*, clado fixador de azoto das fabídeas = *Fabales*, (*Rosales*, (*Cucurbitales*, *Fagales*)). Os cladogramas foram desenhados no programa Phylodendron.

De acordo com Louro (1943) e Font Quer (1985), tomei como esdrúxulas e masculinas as palavras de etimologia grega derivadas de *fito* (transliteração de Φυτό) “planta” ou de *filos* (transliteração de φίλος) “amigo”; *e.g.*, xerófito (planta adaptada a ambientes secos), heliófilo (que aprecia a luz), fitófilo (aquele que ama as plantas), espermatófito (planta-com-semente) e gametófito (indivíduo haploide parte integrante do ciclo de vida haplodiplonte característico das plantas-terrestres). Pela mesma razão, desde que não se refiram a um *taxon* com a categoria de divisão, são incorretos os termos espermatófito, briófito e pteridófito, tão comuns na bibliografia botânica em língua portuguesa. As palavras compostas com a raiz grega *phyllo* ou *filo* (transliteração do grego moderno φύλλον) “folha”, são graves, não têm acentuação; *e.g.*, esporófilo (estrutura foliar que suporta esporângios) e mesófilo (interior parenquimatoso da folha).

Segundo Louro (1943), gimnospermos, angiospermos, monocotilédones, e dicotilédones são melhores do que gimnospérmicas, angiospérmicas, monocotiledóneas e dicotiledóneas, respetivamente. Neste caso, usei as versões no feminino porque estão consagradas pelo uso.

Na bibliografia portuguesa e internacional, as vernaculizações de *Magnoliophyta* e de muitos outros nomes originalmente criados de acordo com as regras do CNB para apelidar *taxa*, estão a ser usados para designar clados sem categoria taxonómica definida. Então, o sufixo

Quadro 1. Abreviaturas, siglas e expressões latinas.

ca. – *circa*, aproximadamente, cerca de. Com o mesmo sentido utiliza-se o símbolo “~”

CBE – Conceito Biológico de Espécie

cf. – *confer*, conferir, ver

cv. – cultivar

e.g. – *exempli gratia*, por exemplo

et al. – *et alia*, e outros

excl. – *excluso*, excluído

fam. – família

gen. – género

i.e. – isto é

ICN – Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas *

ICNCP – Código Internacional de Nomenclatura das Plantas Cultivadas**

inc. – *incluso*, incluído

lat. – em latim

M.a. – milhões de anos antes do presente

MS – matéria seca

n.b. – *nota bene*, preste atenção

o.m.q. – o mesmo que

pCO_2 – concentração atmosférica de CO_2

pO_2 – concentração atmosférica de O_2

p.p. – *pro parte*, uma parte

s.d. – sem data

s.l. – *sensu lato*, num sentido alargado do termo

s.str. – *sensu stricto*, num sentido estrito do termo

sin. – sinónimo

sing. – singular

sp. – espécie não determinada

sp.pl. – várias espécies

subsp. – subespécie

vd. – *vide*, ver

v.i. – *vide infra*, ver mais adiante

v.s. – *vide supra*, ver antes

vs. – *versus*, contra

* Desde 1 de Janeiro de 2012 em vigor o código de Melbourne (McNeill *et al.* 2012)

** Em vigor a oitava edição publicada em 2009 (Brickell *et al.* 2009)

-phyta deveria ser vernaculizado no masculino quando designar um grupo de plantas sem categoria taxonómica definida, e no feminino se se referir a *taxa* com a categoria taxonómica “divisão”. Consoante o contexto, os termos espermatófitos e espermatófitas poderão estar ambos corretos. Como defenderei por mais de uma vez ao longo do texto, à escala dos grandes grupos de seres vivos não é prioritário precisar a categoria taxonómica – importante

é sim identificar as hipóteses filogenéticas implícitas no seu uso. Portanto o vocábulo *Magnoliophyta* será geralmente traduzido no masculino por magnoliófitos (vd. Quadro 2).

Os nomes vulgares foram escritos em minúsculas, hifenizados e apresentados entre aspas; e.g., «lódão-bastardo». A grafia dos nomes de cultivares, em acordo com o ICNCP, obedeceram a três regras [Vol. II]: (i) primeira letra em maiúsculas; (ii) hifenização de todas as palavras; (iii) intercalação entre aspas simples ou, então, precedidos da abreviatura “cv.”. Dois exemplos: alface ‘Orelha-de-mula’ e macieira cv. Starking.

Abreviaturas, siglas e expressões latinas

No Quadro 1 expõem-se as abreviaturas e siglas adotadas no texto.

Imagens

Todas as autorias estão devidamente assinaladas. Algumas imagens foram publicadas sem autorização expressa dos seus autores por falta de resposta às solicitações enviadas por e-mail. As fotos cuja proveniência está omissa nas legendas foram obtidas em Portugal

Proponho ao leitor interessado na flora Portuguesa que acompanhe a leitura deste texto, em particular do Vol. II, com visitas regulares ao site:



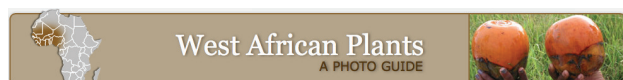
A melhor fonte de informação na web sobre a flora de Angola está disponível aqui:



Para Moçambique aqui:



E para a Guiné-Bissau recomendo a página:



Anexos e índices

No final de cada volume está disponível um anexo com os nomes científicos das plantas cultivadas mais citadas no texto. A busca de definições deve ser feita através do índice remissivo disponibilizado no final de cada volume. Um glossário seria redundante com o texto.

Agradecimentos

Estou grato aos professores José Alberto Pereira, Paula Minhoto, Rubim Almeida da Silva, e aos doutores Henrique Pereira dos Santos e Jorge Capelo pela leitura crítica de alguns capítulos. Endereço um agradecimento especial ao esforço dedicado ao melhoramento do texto pelos professores Ana Maria Carvalho e Lisete Caixinhas, e pelo doutor Tiago Monteiro Henriques. O dr. João Lourenço alertou-me para algumas ingenuidades nas partes mais filosóficas do texto. É-me impossível enumerar todos os comentários, referências bibliográficas e palavras de apoio recebidas nestes últimos anos. A todos muito obrigado.

Obviamente, todos os erros são da minha inteira e exclusiva responsabilidade.

Persistem inúmeros erros, omissões e gralhas. Só com a colaboração dos leitores poderão ser corrigidos.

Agradeço todas as propostas de adição de novas matérias ou de referências bibliográficas. Novas fotos e esquemas são particularmente bem-vindos.

Para todos estes fins está à vossa disposição o seguinte endereço de e-mail: botanica@ipb.pt.

I. A natureza e a estrutura das plantas



Foto da página anterior.

Anacardium excelsum (*Anacardiaceae*) «caracolí»,
uma grande árvore do Caribe. [Cartagena de Índias; Colombia;
foto do autor].

1. CONCEITO DE PLANTA. O CORPO DAS PLANTAS

CONCEITO DE PLANTA

No séc. IV a.C. Aristóteles dividiu os seres vivos em dois grandes grupos, depois de Carlos Lineu [1707-1778] categorizados ao nível do reino: reinos *Plantae* e *Animalia* (= *Metazoa*). Em 1866, o zoólogo alemão Ernst H. Haeckel [1834-1919] reconheceu que nem todos os seres vivos são animais ou plantas e sugeriu, então sem grande sucesso no meio académico, a criação de um novo reino – o reino *Protista* – para absorver os atuais procaríotas, os protozoários, as algas e os fungos. Durante boa parte do século XX, os livros-texto de botânica, além das plantas-terrestres, incluíram no reino das plantas todo o tipo de algas, os fungos e até alguns grupos de bactérias. Somente em 1961, quase cem anos depois da proposta de E. Haeckel, os microbiologistas R. Y. Stanier e C. B. van Neil clarificaram a dicotomia fundamental da vida entre procaríotas e eucariotas, identificada na década de 1920 pelo biólogo francês Édouard Chatton [1883-1947], eliminando, em definitivo, a clássica oposição planta-animal.

Robert Whittaker [1920-1980] propôs, com um enorme êxito, um sistema de classificação alternativo à aproximação lineana, fundado em cinco reinos (Whittaker 1969): *Monera*, *Protista*, *Animalia*, *Fungi* e *Plantae*. Este conhecido sistema tem uma índole funcional e ecológica – R. Whittaker era um ecólogo de vegetação – e não expressa qualquer tipo de relação evolutiva. Apoiar-se em três critérios:

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

Os conhecimentos de bioquímica, fisiologia, genética e biologia evolutiva acumulados nas últimas décadas, a par da progressiva aceitação do **princípio da monofilia** –

os *taxa* têm de incluir todos, e apenas, os descendentes de um ancestral comum [Vol. II] – implicaram uma redução significativa do âmbito do conceito de planta e a progressiva substituição do sistema ecológico/funcional de R. Whittaker por sistemas de classificação filogenéticos.

As plantas são eucariotas (domínio *Eukaryota*), um dos três domínios (= super-reinos) da vida celular^[7] definidos por Carl Woese *et al.* (1990). Embora a origem dos eucariotas permaneça um enigma, e seja um dos maiores desafios da biologia evolutiva atual (Lane 2015), as relações filogenéticas entre os grandes grupos de eucariotas estão convergindo num consenso, entretanto incorporado nos sistemas de classificação de grandes grupos mais atuais. O sistema de classificação de Adl *et al.* (2012) reconhece cinco supergrupos^[8] de eucariotas: *Opisthokonta*, *Amoebozoa*, *Excavata*, SAR e *Archaeplastida*. Grosso modo, os *Opisthokonta* incluem, entre outros seres, os fungos (*Fungi*) e animais (*Metazoa*); as *Amoebozoa* e as *Excavata* reúnem essencialmente seres unicelulares; os oomicetas^[9] (*Peronosporomycetes*, = *Oomycetes*), as algas-castanhas (*Phaeophyceae*) e as diatomáceas (*Diatomea*, = *Bacillariophyta*)^[10] são os grupos de SAR^[11] mais conhecidos; as plantas encontram-se nas *Archaeplastida*.

Na bibliografia atual, o nome *Plantae*, nem sempre com a categoria de reino, é aplicado a um agregado constituído pelas plantas-terrestres e um conjunto variável de linhagens de algas. Outros autores tendem a restringir o conceito às plantas-terrestres. Neste texto segue-se a taxonomia do *Tree of Life* (<http://tolweb.org/tree/>):

- ***Plantae*** = glaucófitos (*Glaucophyta*) + algas-vermelhas (*Rhodophyta*) + plantas-verdes.

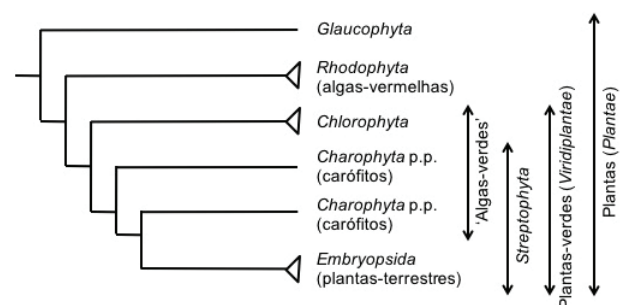


Figura 2. Relações evolutivas entre os grupos basais de plantas. [Original].

[7] Por definição excluindo vírus e príões.

[8] **Categoria não formal**, *i.e.*, não reconhecida pelo *Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (ICN).

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

[10] Grupos colocados nas *Chromalveolata*, na versão de 2005 (Adl *et al.* 2005).

[11] Acrónimo de *Stramenopiles*, *Alveolata* e *Rhizaria*.

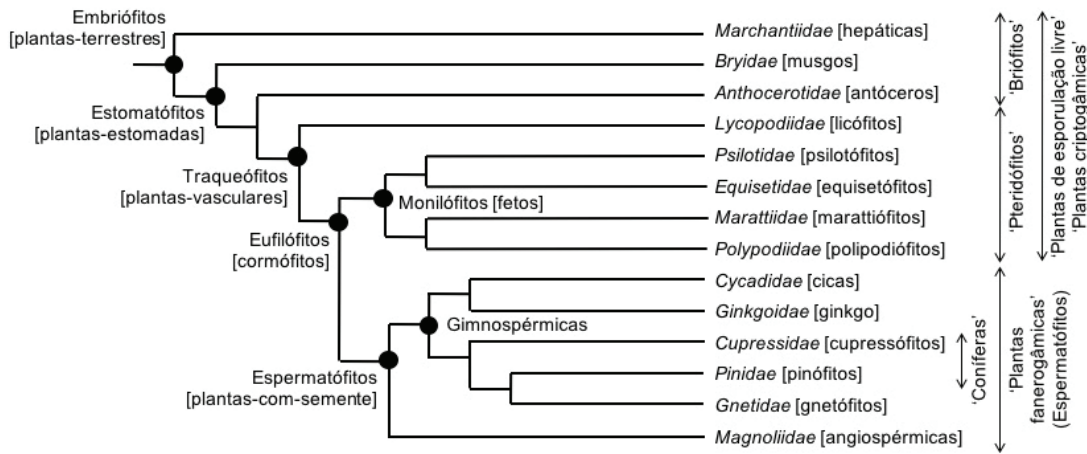


Figura 3. Relações evolutivas entre os grandes grupos de plantas-terrestres. Filogenia baseada em Testo & Sundue (2016) para os fetos, Li et al. (2017) para as gimnospérmicas e Magallón et al. (2013) para as angiospérmicas. Nomenclatura resumida no Quadro 2. [Original].

Infelizmente, o nome *Plantae* é equívoco porque desde a fundação da moderna nomenclatura biológica por Carlos Lineu, nos meados do séc. XVIII, foi usado com demasiados sentidos. A solução mais parcimoniosa para este inconveniente talvez fosse substituí-lo pelo nome *Archaeplastida*^[12], sem concretizar a categoria taxonómica (Adl et al. 2005, Adl et al. 2012), traduzido para vernáculo por **linhagem-verde** ou simplesmente por **plantas** (Quadro 2, Figura 2).

Um dos três grandes grupos de plantas, as chamadas **plantas-verdes**, repartem-se por duas grandes linhagens (Leliaert et al. 2012):

- **Plantas-verdes (*Viridiplantae*^[13])** = *Chlorophyta* + *Streptophyta*.

As ***Streptophyta*** são constituídas por um grupo de ‘algas-verdes’, as *Charophyta*^[14], mais as plantas-terrestres, seus decentes diretos. Então:

- **Estreptófitos** = ‘carófitos’ + plantas-terrestres.

As plantas-terrestres abrangem três grandes grupos (Figura 3):

- **Plantas-terrestres (embriófitos ou *Embryopsida*^[15])** = ‘briófitos’ + ‘pteridófitos’ + plantas-com-semente.

Quadro 2. Enquadramento taxonómico da classe *Embryopsida* «plantas-terrestres». Baseado em Adl et al. (2005), Chase & Reveal (2009), Christenhusz et al. (2011) e Christenhusz & Chase (2014).

Categoria taxonómica	Taxa	Nome vulgar
Sem categoria formal	<i>Eukaryota</i>	Eucariotas
Sem categoria formal	<i>Archaeplastida</i>	Linhagem-verde ou plantas
Sem categoria formal	<i>Viridiplantae</i>	Plantas-verdes
Sem categoria formal	<i>Streptophyta</i>	Estreptófitos
Classe	<i>Embryopsida</i>	Plantas-terrestres, embriófitos
Subclasse	<i>Marchantiidae</i>	Hepáticas
Subclasse	<i>Bryidae</i>	Musgos
Subclasse	<i>Anthocerotidae</i>	Antóceros
Subclasse	<i>Lycopodiidae</i>	Licopodiídeos, licopodiófitos, licófitos, licopódios
Subclasse	<i>Ophioglossidae</i> *	Ophioglossídeos, psilotófitos**
Subclasse	<i>Equisetidae</i>	Equisetídeos, equisetófitos, fetos-equisetidos, equisetos, cavalinhas
Subclasse	<i>Marattiidae</i>	Marattiídeos, marattiófitos, fetos-marattiídeos
Subclasse	<i>Polypodiidae</i>	Polipodiídeos, polipodiófitos, fetos-verdadeiros, fetos-leptoesporangídeos
Subclasse	<i>Ginkgoideae</i>	Ginkgoídeos, ginkgófitos, ginkgos
Subclasse	<i>Cycadidae</i>	Cicadídeos, cicadófitos, cicas, cicas
Subclasse	<i>Cupressidae</i> ***	Cupressídeos, cupressófitos
Subclasse	<i>Pinidae</i>	Pinídeos, pinófitos
Subclasse	<i>Gnetidae</i>	Gnetídeos, gnetófitos
Subclasse	<i>Magnoliidae</i>	Angiospérmicas, magnoliófitos, magnoliídeos, plantas-com-flor

* *Psilotidae* até há bem pouco tempo.

** Mantenho por enquanto a designação mais corrente na bibliografia.

*** *Pinidae* s.l. (*Pinales+Araucariales+Cupressales*) é provavelmente parafilética. A solução passa por recuperar a subclasse *Cupressidae* (*Araucariales+Cupressales*) não admitida por Christenhusz et al. (2011).

[12] Um terceiro nome disponível na bibliografia: *Primoplantae*.

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

[14] As *Charophyta* (‘carófitos’ ou ‘algas-carófitas’), e implicitamente as ‘algas-verdes’ (= *Chlorophyta* + *Charophyta*), são parafiléticas porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum; concretamente, excluem as plantas-terrestres.

[15] Nome correto para a classe que expressa a retenção de um embrião diploide no arquegónio (Pirani & Prado 2012). Outros nomes: *Equisetopsida*, *Embryobionta*, *Embryophyta* e *Archegoniatae*.

Quadro 3. Principais características estruturais e funcionais das plantas-terrestres. Adaptado de Ingrouille & Eddie (2006) e autores vários.

Característica	Descrição
Estrutura celular eucariótica	Células com um núcleo e outras estruturas complexas encerradas por membranas.
Multicelularidade	Indivíduos com mais de uma célula, com diferentes funções e interdependentes entre si.
Imobilidade	Organismos fixos a um substrato durante grande parte do seu ciclo biológico, com fases de dispersão breves, sob a forma de esporos, pólen, sementes ou propágulos (e.g., rizomas).
Estrutura modular	Indivíduos constituídos pela repetição de unidades multicelulares discretas, i.e., por módulos, de grande autonomia funcional (semiautónomos) (" Estrutura modular das plantas. Totipotência celular ").
Elevada plasticidade fenotípica	Capacidade de um determinado genótipo alterar a sua morfologia em função das condições ambientais (" Estrutura modular das plantas. Totipotência celular ").
Crescimento indeterminado	Indivíduos crescem continuamente até à senescência, ainda que este crescimento possa ser interrompido por períodos de quiescência/dormência mais ou menos alargados (" Organização do corpo das plantas-com-semente ").
Paredes celulares celulósicas	Estrutura rígida que envolve o protoplasma maioritariamente constituída por um polímero de β glicose.
Cutícula	Camada não celular, cerosa, de proteção dos órgãos aéreos primários.
Revestimento de algumas estruturas reprodutivas com esporopolenina	Biopolímero complexo, de composição química mal conhecida, muito resistente à agressão química, empregado pelas plantas na proteção de esporos e grãos de pólen contra os raios UV e a dessecação.
Foto-autotrofia	Produzem compostos orgânicos complexos e ricos em energia a partir de moléculas inorgânicas simples (e.g., H_2O , CO_2 , K^+ , e NO_3^-), e da energia química (sob a forma de ATP) e do poder redutor (sob a forma de $NADPH_2$) gerados pelas moléculas de clorofila excitadas pela luz solar.
Órgãos assimiladores* com uma elevada relação superfície/ volume	Elevada relação superfície/volume conseguida através da redução da espessura das folhas e do diâmetro das raízes; uma consequência da fototrofia e do consumo de alimentos inorgânicos diluídos (" Volume e superfície nas plantas ").
Estomas	Pequenas aberturas na superfície dos órgãos aéreos primários por onde se processam as trocas gasosas com o exterior (ausentes no gametófito dos 'briófitos').
Órgãos especializados na absorção de nutrientes do solo	Rizoides (nos 'briófitos' e no protalo dos 'pteridófitos') ou sistema radicular (esporófito dos 'pteridófitos' e plantas-com-semente).
Órgãos fotossintetizadores suportados por um sistema tubular rígido	Sistemas de caules com folhas <i>s.l.</i> , i.e., com filídios dos musgos, e microfilos ou megafilos nas plantas vasculares.
Ciclo de vida haplodiplonte heteromórfico	Com meiose desfasada da fecundação e alternância de duas gerações – fases haploide (gametófito) e diploide (esporófito) – de distinta morfologia (" Ciclos de vida das plantas-terrestres ").
Anterídios e arquegónios	Órgãos onde se diferenciam, respectivamente, gâmetas ♂ e ♀ (" Ciclos de vida das plantas-terrestres ").
Esporângios	Órgãos onde se diferenciam esporos (" Ciclos de vida das plantas-terrestres ").
Embrião	Estrutura multicelular (rudimento do esporófito) protegida por um tecido multicelular haploide (nos 'briófitos', 'pteridófitos' e gimnospérmicas) ou triploide (nas angiospérmicas) (" Ciclos de vida das plantas-terrestres ").

* Entende-se por **assimilação** a incorporação e conversão de nutrientes no protoplasma, processo que nas plantas envolve a fotossíntese nos órgãos herbáceos aéreos (folhas e caules primários) e a absorção de nutrientes pelas raízes.

Sendo (Figura 3):

- **'Briófitos'**^[16] = hepáticas + antóceros + musgos;
- **'Pteridófitos'** = licófitos + fetos;
- **Plantas-com-semente** = angiospérmicas + gimnospérmicas.

Os 'briófitos' são um **grupo parafilético** (= **grado**) porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum. As hepáticas são basais relativamente às restantes plantas-terrestres. Como veremos no Vol. II, as primeiras plantas que colonizaram a terra firme, algures durante o Ordovícico [485-458 M.a.], eram provavel-

mente hepáticas. Os 'pteridófitos' são também parafiléticos; incluem os licófitos e os fetos propriamente ditos. Os 'briófitos', os licófitos e os fetos são **plantas de esporulação livre**, *i.e.*, disseminam-se por esporos. Nas plantas-com-semente, os esporos ♀ estão retidos no interior do primórdio seminal e em sua vez dispersam-se sementes. As plantas-com-semente são o objeto deste livro.

No **Quadro 2** faço um enquadramento taxonómico dos principais grupos de plantas-terrestres (relações evolutivas explicitadas na **Figura 3**). Embora tenha optado por uma categorização formal dos grandes grupos de plantas-terrestres antecipo desde já que as categorias formais entre o domínio e a classe, inclusive, são, na prática, dispensáveis [Vol. II]. Por essa razão, como refiro no "**Prólogo**", optei por aplicar de forma quase indiscrimina-

[16] Para evitar equívocos, neste texto o termo 'briófito' designa o grupo parafilético hepáticas+musgos+antóceros. Uma alternativa seria considerar briófitos *s.str.* = musgos, e 'briófitos *s.l.*' = hepáticas+musgos+antóceros.

da o sufixo “fitos” na designação dos grandes grupos de plantas-terrestres.

Uma vez que este texto versa as plantas-com-semente, e as plantas-terrestres de esporulação livre são ciclicamente recordadas, impõe-se, por conseguinte, uma importante questão: o que é uma planta-terrestre? As plantas-terrestres são um *taxon* monofilético (= **clado**) de plantas adaptadas a ambientes terrestres, secundariamente aquáticas, cujos elementos partilham um conjunto alargado de características herdado de um ancestral comum. O Quadro 3 resume as principais características funcionais e estruturais deste importante grupo de seres vivos, a serem desenvolvidas ao longo deste livro. Início esta longa jornada de aprendizagem da botânica com uma apresentação, em grande rasgos, da estrutura corpo das plantas e do muito que separa as plantas dos animais.

ORGANIZAÇÃO DO CORPO DAS PLANTAS-COM-SEMENTE

Desenvolvimento e senescência

O termo **desenvolvimento** (= **ontogénese**) refere-se à história das transformações estruturais vividas por um indivíduo, ou por uma parte de um indivíduo (*e.g.*, um ramo ou uma flor), desde o embrião, ou de um meristema, até à senescência. Diz-se que os espinhos folheares^[17] e caulinares têm uma ontogénese distinta porque os primeiros são folhas modificadas e os segundos caules modificados ("[Homologia e analogia. Princípio da homologia](#)").

O desenvolvimento das plantas envolve dois processos distintos: (i) crescimento e (ii) diferenciação. O **crescimento** é um acréscimo da massa de células vivas originado pela multiplicação (mitose) e alongamento das células. Ao nível da planta, o crescimento consiste num aumento irreversível de tamanho geralmente acompanhado por um aumento de **matéria seca** (biomassa em verde menos o peso da água). O crescimento é um fenómeno quantitativo no sentido em que pode ser medido diretamente com fitas métricas ou balanças, por exemplo. Entende-se por velocidade de crescimento o aumento de peso ou da dimensão por unidade de tempo. Distinguem-se quatro fases no crescimento das plantas, sejam elas anuais ou perenes: (i) um período inicial de crescimento lento (fase lag); (ii) crescimento rápido de tipo exponencial (fase log); (iii) redução progressiva da velocidade de crescimento; e (iv) a anulação da acumulação de biomassa e eventual declínio (fase estacionária).

Estas quatro fases desenham uma sigmoide num gráfico a relacionar tempo com crescimento (Figura 4).

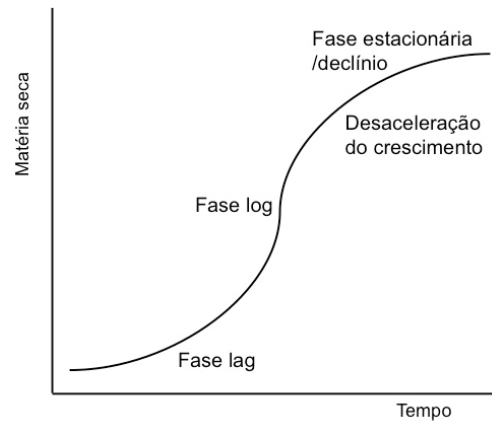


Figura 4. Curva de crescimento das plantas. [Original].

O crescimento refere-se a mudanças quantitativas no corpo das plantas, enquanto a diferenciação expressa alterações qualitativas. O número de tipos celulares, tecidos, órgãos e, em última instância, a fisionomia das plantas, são uma consequência da **diferenciação**^[18] celular. A diferenciação é uma especialização das células em determinadas funções frequentemente mediada por reguladores do crescimento. O estudo da regulação da diferenciação nas plantas é um objeto clássico da fisiologia vegetal que ultrapassa os objetivos deste livro.

A **senescência** pode ser definida como um processo de desenvolvimento altamente regulado que conduz à morte de células, órgãos (*e.g.*, folhas) ou toda uma planta (Krupinska & Humbeck 2008). Portanto, a senescência nem sempre é um sinónimo de morte do indivíduo. Por exemplo, as folhas das plantas caducifólias temperadas senescem em resposta a uma diminuição do comprimento do dia, ou à interação entre a redução das horas de luz e a queda da temperatura ambiente. Parte do seu conteúdo é então absorvido e realocado noutras partes da planta. No final do processo diferencia-se uma camada de abscisão na base do pecíolo e as folhas tombam no solo. As folhas de um ramo extraído de uma árvore pelo contrário, secam, ficam castanhas, sem se destacarem. As plantas anuais e bienais entram em senescência no final do ciclo de vida. As plantas perenes morrem por causas parasitárias ou colpsam de decrepitude, mecanismos que nada têm a ver com a morte programada por senescência.

Órgãos fundamentais

O esporófito – a fase diploide do ciclo de vida das plantas-terrestres – das plantas-com-semente é constituído por três **órgãos fundamentais**: raiz, caule e folhas (Troll 1948 cit. Classen-Bockoff 2001, Figura 5, Figura 7). Todas as estruturas das plantas resultam de **mudanças ontogénicas** (ao longo do ciclo de vida) ou de **mudanças**

[17] Folhear ou foliar.

[18] Alguns autores sinonimizam desenvolvimento e diferenciação.

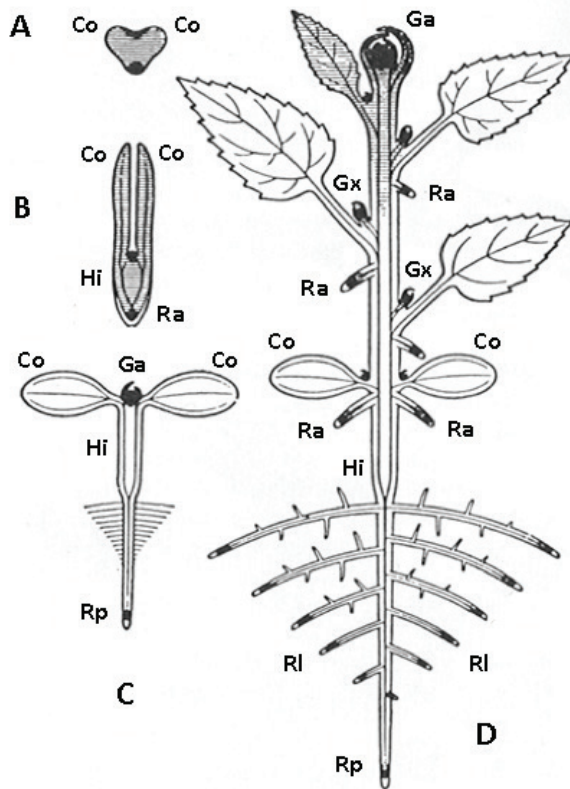


Figura 5. Estrutura do embrião (cormo embrionário) e do cormo pós-embriônico. **A)** Embrião jovem: Co – cotilédone. **B)** Embrião maduro de uma semente cotiledonar: Hi – hipocótilo; Ra – radícula. **C)** Plântula: Rp – raiz primária. **D)** Estrutura do cormo de uma angiospérmica: Ga – gema apical; Rl – raízes laterais; Ra – raízes adventícias; *n.b.*, gemas axilares. [Figura clássica de Sachs adaptada por Troll (1954)].



Figura 7. Estrutura do cormo. Plântula de *Lupinus albus* (Fabaceae); comparar com a Figura 5. [Foto do autor].



Figura 6. Folhas de crescimento de indeterminado. A *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae, Gnetidae) geralmente produz duas, eventualmente três pares de folhas (von Willert 1993). O primeiro par – os cotilédones – é rapidamente substituído por duas folhas opostas longas (até 4 m) persistentes durante toda a vida da planta (von Willert 1995). A produção de novas folhas cessa em seguida ficando a planta truncada na extremidade distal. As duas folhas alongam-se continuamente pela base a partir de meristemas intercalares foliares situados na interface da folha com a coroa. A destruição dos meristemas intercalares pela herbivoria compromete irremediavelmente a sobrevivência da planta. [Angola, Deserto do Namibe; cortesia de J.C. Costa].

evolutivas (durante o processo evolutivo) de um destes três órgãos. A flor, por exemplo, é um ramo curto muito modificado, com folhas especializadas na reprodução sexuada.

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

As raízes e os caules exibem a nível anatómico uma simetria radial e, geralmente, têm um **crescimento indeterminado**. As folhas, pelo contrário, são, salvo raras exceções, determinadas e de simetria bilateral ("**Simetria**"). Nos órgãos de **crescimento determinado** ("**Alongamento rameal**"), como sejam as folhas e alguns tipos de caules (e.g., esporões), o crescimento e a diferenciação estão sujeitos a um estreito controlo genético, pouco sensível a fatores ambientais. As folhas representam um caso extremo de determinação porque, concluída a sua diferenciação, mantêm a mesma forma e estrutura interna até à senescência. Estão descritas algumas, muito raras, exceções. As folhas têm crescimento indeterminado na *Welwitschia mirabilis* (*Welwitschiaceae*, *Gnetidae*) (Figura 6) e em vários membros da família das *Gesneriaceae* (*Magnoliidae*).

As raízes inserem-se, geralmente, no **colo** (região de encontro do caule com o sistema radicular) ou noutras raízes. As raízes adventícias, por definição, são emitidas por raízes lenhosas ou inserem-se qualquer ponto da parte aérea, sobretudo nos nós dos caules, imediatamente abaixo da inserção das folhas ("**Tipos de raízes**"). As raízes jamais possuem folhas embora, por vezes, possam diferenciar gemas adventícias que mais tarde dão origem a novos caules e folhas. Os caules de origem radicular são designados, respetivamente, nas plantas lenhosas por **pôlas** ou **rebentões radiculares** e nas plantas herbáceas vivazes por ou **rebentos radiculares** (Quadro 52).

As folhas inserem-se, num padrão regular, obliquamente nos **nós** (= **verticilos caulinares**) (Figura 5-D, Figura 7). O **entrenó** corresponde à porção de caule entre dois nós sucessivos. Nas *Ephedraceae* «éfedras» e nas *Casuarinaceae* «casuarinas» os entrenós destacam-se com facilidade – são **articulados** (Figura 8). Na axila de cada folha encontra-se, geralmente, pelo menos uma **gema** ("**Gemas**"), i.e., um aglomerado de células indiferenciadas com capacidade meristemática ("**Meristemas**"), envolvido por esboços de folhas complementado, ou não, por um revestimento externo de folhas de proteção escamiformes (catafilos, "**Tipos de filomas**"). A queda das folhas deixa uma **cicatriz folhear** no nó, cuja forma tem valor diagnóstico em algumas famílias de plantas-com-flor (e.g., *Moraceae*) (Figura 172-D). Na extremidade distal dos ramos situa-se uma **gema apical**, e no seu interior um **meristema apical caulinar**. As **gemas axilares**, e os respetivos **meristemas**

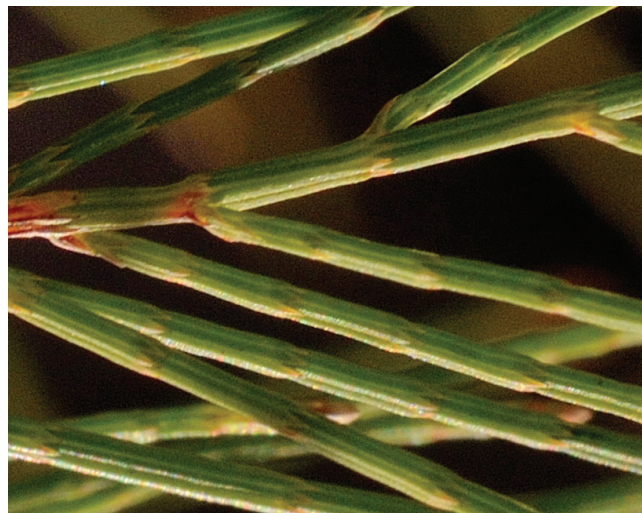


Figura 8. Caules articulados de *Casuarina equisetifolia* (*Casuarinaceae*). N.b., folhas verticiladas escamiformes, muito curtas. [Porto, Portugal; cortesia de Paulo Araújo].

axilares, localizam-se, como se depreende do termo, na axila das folhas (Figura 5-D, Figura 7).

Nas plantas-com-semente, a formação do cormo inicia-se com a germinação da semente e, implicitamente, com a retoma do crescimento do embrião. O cormo embrionário consta geralmente de (Figura 5-B, Figura 166):

- **Radícula** (= raiz embrionária) – esboço de raiz;
- **Cotilédones** – filomas embrionários frequentemente ricos em reservas ("**Tipos de filomas**");
- **Plúmula** ou **gémula** – esboço de caule com folhas embrionárias a envolverem um meristema apical.

Nas eudicotiledóneas, os entrenós situados acima e abaixo dos cotilédones são conhecidos, respetivamente, por **hipocótilo** e o **epicótilo**. Nas *Poaceae*, o primeiro entrenó do caule acima do escutelo^[19] ("**Semente e germinação do milho-graúdo**") merece uma designação especial: **mesocótilo** (Figura 248). O colo corresponde à zona de transição entre a raiz e o caule. Na semente, como se verá, o embrião está acompanhado por tecidos de reserva, e o conjunto "embrião + tecidos de reserva" envolvido por um tegumento.

Volume e superfície nas plantas

As plantas, e todos os seres vivos que povoam o planeta Terra, são máquinas biológicas e como tal sujeitos à segunda lei da termodinâmica – para crescerem, reproduzirem-se ou, simplesmente, para permanecerem vivos, consomem e dissipam energia. Uma interrupção prolongada no abastecimento de energia traduz-se numa desorganização das células e na morte dos indivíduos. Os animais são heterotróficos: obtêm a energia de que necessitam, e constroem o seu corpo, a partir de compostos orgânicos complexos. As plantas têm um metabolismo

[19] Designação do cotilédono nas poaceas.

energético muito distinto, são seres **fotoautotróficos**^[20]. Pela intervenção da molécula verde, a clorofila, no processo da **fotossíntese**, sequestram a energia solar sob a forma de energia química (ATP) e poder redutor (NADPH₂) que posteriormente utilizam na síntese de compostos orgânicos a partir de moléculas inorgânicas simples (e.g., CO₂, K⁺, e NO³⁻). Embora seja a fonte primária de toda a matéria orgânica e energia que percorre os ecossistemas, a fotossíntese é um processo pouco eficiente de conversão energética. O máximo teórico da eficiência de conversão da energia solar incidente total em energia armazenada sob a forma de biomassa é de 4,6% nas plantas C₃ e 6% nas plantas C₄^[21] (Zhu *et al.* 2008). Em contrapartida, a eficiência da conversão da energia solar total em energia elétrica em painéis solares fotovoltaicos experimentais ultrapassou a barreira dos 45%, e ronda os 14-19% nos modelos comerciais (Dimroth 2014).

A química da vida é essencialmente uma química do carbono. O CO₂, o principal nutriente carbonado das plantas, é absorvido do ar pelas folhas e caules primários. O ar é uma solução gasosa à base de azoto, com uma concentração muito baixa de CO₂, ~0.04% em volume (400ppm). Os restantes nutrientes que compõem a massa das plantas são maioritariamente absorvidos pelas raízes de uma solução igualmente muito diluída – a **água do solo** –, ou extraídos da superfície dos minerais e da matéria orgânica do solo. A otimização evolutiva da absorção da luz e do CO₂ fez-se através do aumento da superfície em detrimento do volume da parte aérea (maximização da relação superfície/volume). Portanto, as folhas laminares são uma adaptação à captura de luz e, em menor grau, à sequestração de CO₂. Dada a ineficiência intrínseca da fotossíntese, as plantas necessitam de grandes superfícies de coleção e conversão de energia luminosa expostas ao sol para satisfazerem as suas necessidades energéticas.

O sistema radicular foi sujeito a uma pressão evolutiva análoga. A captura de nutrientes, sobretudo dos nutrientes de baixa mobilidade como o fósforo, depende da exploração de um grande volume de solo por uma extensa rede de raízes tubulosas. Neste caso, o aumento da relação superfície/volume fez-se à custa da minimização do diâmetro das raízes. François Hallé (2002) estimou que a superfície externa da parte aérea (caules + folhas) de uma árvore com 40 m de altura possa ultrapassar 1 ha. A superfície das raízes é ainda maior. A relação superfície da parte aérea/superfície da parte subterrânea é muito variável, Hallé (2002) refere um valor meramente indicativo de 1:130. Assim sendo, a superfície externa das raízes da tal árvore de 40 m pode atingir os 130 ha! Este valor é substancialmente maior se for contabilizada a superfície das hifas dos fungos micorrízicos ("**Micorrizas**").

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

[21] Admite-se que esta diferença de rendimento se esbaterá com o aumento da concentração do CO₂ atmosférico em curso. A evolução das fotossíntese em C₃ e C₄ é discutida no Vol. II.

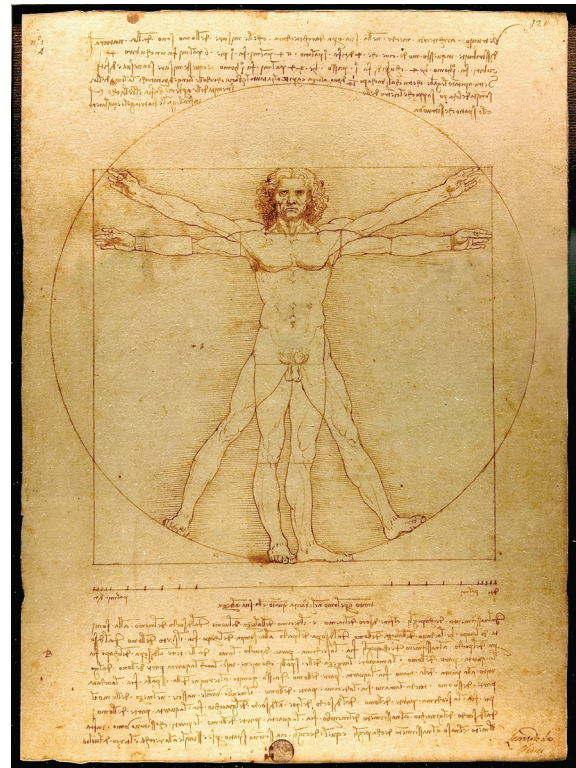


Figura 9. O corpo animal. As partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e têm, aproximadamente, a mesma idade. As estruturas externa e interna mantêm-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embriológico. [Homem Vitruviano de Leonardo da Vinci, ca. 1490; Luc Viatour, https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/22/Da_Vinci_Vitruve_Luc_Viatour.jpg. Domínio público].

O corpo de plantas e animais: análise comparativa

As plantas e os animais divergem há *ca.* 1.250 M.a. (Gibson *et al.* 2017), desde o momento em que uma cianobactéria endossimbionte, ancestral de todos os cloroplastos, ficou retida e se reproduziu no interior da alga primordial. Enquanto os animais prosseguiram na senda da heterotrofia herdada último ancestral comum aos dois clados, as plantas exploraram as oportunidades evolutivas abertas pela autotrofia. Estão em causa duas formas antitéticas de obter energia. Não surpreende, por isso, que a ontogénese e a estrutura do corpo dos animais e das plantas sejam tão distintas.

Os animais como seres unitários

Os animais (metazoários) são genericamente **seres unitários** (= não modulares). Por três razões: (i) ao contrário das plantas, o seu corpo não resulta da acumulação de unidades multicelulares discretas (módulos); (ii) as partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente; (iii) os animais exibem um crescimento e uma estrutura determinados.

O produto da embriogénese animal é uma edição minimalista de um indivíduo adulto, com todos os órgãos já iniciados. As estruturas externa e interna dos animais

unitários – *e.g.*, o sistema vascular, o número de membros e a posição espacial do aparelho digestivo ou dos pulmões de um mamífero ou de uma ave – mantêm-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embrionário (Figura 9). E o volume e a massa do corpo estabilizam no estado adulto. Os insetos holometábolos^[22], embora sofram modificações estruturais muito profundas durante o desenvolvimento, transitam de forma determinada entre os estádios de ovo, larva, crisálida e adulto, e os adultos são semelhantes entre si e de forma definitiva. As células estaminais^[23] animais têm, nos indivíduos adultos, a função de repor células especializadas de duração limitada (*e.g.*, células do sangue ou da pele) (Baürl & Laux 2003). Nas plantas, as células estaminais geram novos órgãos.

As partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e têm, aproximadamente, a mesma idade, ainda que coexistam células mais velhas e mais jovens. Hierarquizadas porque são constituídas por um elevado número de tipos celulares especializados (mais de 200 na espécie humana, Oliveira & Valente 2012), por sua vez organizados em múltiplos tipos de tecidos, órgãos e sistemas, com funções definidas e permanentes. A organização hierárquica e a interdependência funcional são tão profundas que os indivíduos necessitam de todas, ou de quase todas, as suas partes para se manterem funcionais. Um vertebrado não vive sem coração e a falta de um membro locomotor, por exemplo, compromete seriamente o seu sucesso reprodutivo. A integração funcional estende-se à morfologia e às relações forma-função, a tal ponto que os paleontólogos de vertebrados estão habituados reconstruir esqueletos, corpos e ecologias a partir de miscelâneas de poucos ossos e dentes (Cronquist 1988) – um luxo raro em paleobotânica.

Há uma correlação inversa entre a especialização funcional das células e a totipotência celular^[24]: os tipos celulares animais muito especializados, em condições normais, são incapazes de reverter à condição de célula estaminal. Este facto ajuda explicar por que razão a reposição de partes perdidas por efeito da idade, doença, acidente ou predação (*e.g.*, senescência células cerebrais, tecido cardíaco necrosado, ou a perda de membros ou órgãos) é muito limitada nos grupos animais de simetria bilateral.

A dimensão e as estruturas interna e externa dos seres unitários encontram-se sob um rigoroso controlo do genoma sendo, por isso, pouco sensíveis a fatores

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

[23] As **células estaminais** – células tronco, em português do Brasil – são células indiferenciadas que dão origem por mitose a novas células estaminais ou a células que perdem a capacidade de se dividir e se diferenciam em tipos celulares especializados.

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

ambientais. As plantas produzem **órgãos vegetativos** (*e.g.*, filídios, raízes, caules e folhas) e **órgãos reprodutivos** (*e.g.*, anterídios, cones e flores) em número variável e, geralmente, de forma escalonada ao longo do tempo, enquanto o número e a forma dos órgãos reprodutivos nos animais são determinados numa fase embrionária (Graham *et al.* 2010). Consequentemente, o corpo dos animais só em parte pode ser ajustado à disponibilidade de recursos. Este ajustamento ocorre antes ao nível da população através de variações da densidade populacional – os animais multiplicam-se com celeridade quando o alimento abunda; na falta de alimento migram ou morrem de fome em massa.

Vejam agora, por etapas, o mais distingue as plantas dos animais.

Estrutura modular das plantas. Totipotência celular

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

A estrutura modular apenas se concretiza na parte aérea do corpo das plantas. As raízes não se decompõem em módulos exteriormente evidentes e têm um crescimento oportunístico, dirigido pelos gradientes de oxigénio, água e nutrientes no solo. Os caules, pelo contrário, são construídos através do “encaixe” sucessivo, como numa construção de lego, de um módulo elementar – o **fitómero** (= **metâmero**) – constituído por um entrenó^[25], um nó e uma ou mais folhas com os respetivos meristemas axilares^[26]. O fitómero, por sua vez, organiza-se em módulos de complexidade crescente; *e.g.*, ramos e sistemas de ramos. O crescimento da parte aérea é menos oportunístico do que o das raízes, caso contrário a copa das árvores seria fortemente assimétrica, dirigida para onde vem a luz, e, nas latitudes mais elevadas do hemisfério norte, tombariam com a idade para sul, e para norte no hemisfério sul.

As plantas ajustam o número, a disposição espacial e, como refiro mais adiante, a identidade e a forma dos módulos, às condições ambientais (*e.g.*, temperatura) e à

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

[26] As flores são o módulo reprodutivo das angiospérmicas.

disponibilidade de recursos (*e.g.*, água, luz e nutrientes). Por outras palavras, ajustam a sua dimensão e arquitetura aos níveis de stresse ambiental. Quando as condições ambientais são propícias e os recursos abundantes, os meristemas caulinares ativos são mais numerosos, o número de módulos produzidos por meristema e o seu comprimento aumentam, os caules são mais ramificados e mais longos, e as inflorescências mais numerosas e com mais flores. Em condições de elevado stresse ambiental são construídos menos módulos e estes são mais curtos. Em condições de secura edáfica extrema, as plantas reduzem o número de partes, rejeitam ramos ("[Cladoptose](#)") e/ou folhas e, eventualmente, antecipam a produção de flores e frutos. O sistema radicular é igualmente deprimido pela escassez de recursos, em simultâneo com modificações ontogénicas e arquiteturais peculiares, abordadas no próximo capítulo.

Além do número e do arranjo espacial dos fitómeros, o crescimento dos organismos modulares envolve duas outras componentes: a (i) plasticidade dos módulos e a (ii) identidade dos módulos. Começamos por ver alguns exemplos de **plasticidade dos módulos**. As plantas pratenses sujeitas a uma herbivoria intensa tendem a apresentar folhas pequenas, entrenós curtos e um hábito prostrado. Num mesmo indivíduo, a dimensão dos entrenós e das folhas é influenciada pela exposição à luz – os ramos mais expostos ao sol têm, frequentemente, folhas mais pequenas, enquanto os ramos estiolados exibem entrenós mais longos e folhas maiores e mais delgadas, ricas em clorofila. A falta de água e a infertilidade da terra tendem a deprimir o comprimento dos módulos. Todos estes casos são exemplos de **plasticidade fenotípica** porque as alterações na forma são controladas diretamente pelo ambiente ([Adaptação vs. aclimatação](#), Vol. II).

A **identidade dos módulos** depende do programa genético expresso a nível meristemático. A mudança de programa é controlada por uma combinação diversa de fatores endógenos (*e.g.*, determinados pela idade ou a direção dos ramos) ou exógenos (*e.g.*, determinados pela qualidade da luz, fotoperíodo ou temperatura) (Mathews & Kramer 2012). Um meristema pode começar por produzir folhas juvenis, em seguida folhas maduras, depois brácteas e finalmente peças da flor. Os novos fitómeros de um caule podem surgir engrossados e diferenciar um tubérculo, ou muito curtos e organizarem-se numa roseta de folhas, por exemplo. Frequentemente, o câmbio de identidade dos módulos é gradual na conversão das folhas juvenis em adultas ("[Juvenilidade. Indução e diferenciação florais](#)") e abrupto na diferenciação da flor.

O corpo das plantas contém um vasto número de células totipotentes concentradas nos meristemas e no tecido fundamental parenquimatoso que enche os seus órgãos ("[Tecidos definitivos simples](#)"). A capacidade de reversão para uma condição meristemática das células parenquimatosas, conjugada com a estrutura modular, explica a facilidade com que as plantas repõem ou compensam a perda de partes. Quando uma árvore, por qualquer motivo,

perde uma fração significativa da sua copa ativam-se gomos dormentes, ou diferenciam-se gemas adventícias, que iniciam a reconstrução da região danificada. Em casos extremos a copa de uma árvore pode ser totalmente eliminada e restaurada em seguida. Rolam-se as copas dos castanheiros infetados com doença da tinta (*Phytophthora cinnamomi*, *Heterokontophyta*) para estimular a emissão de raízes sãs e conter o avanço da doença no sistema radicular; poucos anos depois as árvores têm uma nova copa e um sistema radicular parcialmente renovado. Muitas das árvores seculares de parques históricos passaram por vários ciclos de eliminação e reposição da canópia através de ramos epicórmicos ("[Ramos epicórmicos](#)"). Mecanismos análogos explicam a facilidade com que se propagam vegetativamente as plantas com fragmentos de caules, de raízes ou folhas, com gomos isolados ou com pequenos aglomerados de células nas técnicas de micropropagação. Algumas espécies lenhosas, e as plantas herbáceas com intensa propagação vegetativa (*e.g.*, por rizomas ou bolbos), são virtualmente imortais porque as partes que, por qualquer razão, colapsam são continuamente substituídas por outras novas. A resistência à herbivoria das plantas pratenses resulta, também, da sua estrutura modular: os animais herbívoros consomem biomassa aérea que posteriormente é restituída por meristemas intercalares e/ou por meristemas axilares ("[Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas](#)"). Em alternativa ou em complemento à reposição, as partes perdidas podem ser compensadas por um crescimento mais vigoroso, mais ou menos descentralizado, de outras. Os frutos das árvores-de-fruto comerciais têm maior calibre e mais sementes, se um número significativo de flores for eliminado com uma poda em verde, por métodos químicos ou por uma geada tardia.

Em resumo, as plantas têm um corpo flexível em massa, volume e forma. Consoante a sua história de vida, indivíduos coespecíficos com a mesma idade podem ter um tamanho e fisionomias muito distintas. A plasticidade fenotípica das plantas não tem paralelo no reino animal. As plantas-com-flor são mais plásticas do que as restantes plantas-vasculares ('pteridófitos' + gimnospérmicas), facto que, aparentemente, ajuda a explicar o seu sucesso evolutivo [Vol. II]. O crescimento por módulos e duas das suas consequências, a cladoptose e a totipotência celular, são essenciais para as plantas ultrapassarem a heterogeneidade ambiental e as limitações impostas à captura de recursos pela sua natureza séssil, *i.e.*, pela imobilidade. Pela mesma razão, os animais séssis geralmente também têm uma estrutura modular (*e.g.*, corais). A dormência ("[Dormência e abrolhamento dos gomos](#)") e outros mecanismo (*e.g.*, ciclo de vida anual), têm uma função similar. Em face da escassez, os animais movem-se em busca de alimento ou morrem; as plantas fazem-se pequenas, deprimem o metabolismo, aquietam-se e, eventualmente, contraem a biomassa viva.

A natureza modular das plantas torna a sua identificação bastante mais complexa que a dos animais unitários.

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

A modularidade tem outra consequência importante: permite que os módulos evoluam de forma quase independente sem alterar significativamente o funcionamento de outras partes. Por exemplo, as flores podem estar sujeitas a uma grande pressão de seleção pelos polinizadores enquanto o corpo vegetativo se mantém inalterado, em estase evolutiva. Nos animais não é assim.

Crescimento indeterminado nas plantas

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

As plantas estão “condenadas” a crescer, com interrupções cíclicas, é certo, até à senescência/morte. Entre outras destaco seis causas para o crescimento indeterminado nas plantas: a (i) herbivoria e (ii) parasitismo, a (iii) competição pela luz, a (iv) depleção dos nutrientes no solo e a degradação dos sistemas (v) fotossintético e (vi) vascular. A imobilidade confere-lhes uma grande susceptibilidade à herbivoria, ao parasitismo, à competição pela luz e à depleção de nutrientes no solo. A produção de esporos (nas plantas de esporulação livre), sementes

(nos espermatófitos) ou propágulos é o único momento do ciclo de vida que as plantas dispõem para se “desenraizarem” e mudarem lugar, de modo a escapar à ação de um herbívoro ou de um parasita, à sombra de um competidor ou à falta de nutrientes – um evento raro, insuficiente para tanto desafio, se se tiver em consideração a proporção entre a duração da dispersão e a duração do ciclo fenológico. A reposição pelo crescimento de partes perdidas é a grande resposta aos efeitos da herbivoria e do parasitismo. A mobilidade do fósforo e dos nutrientes catiónicos no solo é limitada; uma vez esgotado o *stock* a solução é partir em busca de solo não explorado, construindo mais raiz. O acesso à luz depende da emissão de caules com folhas acima da canópia dos competidores diretos. A degradação dos sistemas fotossintético e vascular com o tempo é, igualmente, resolvida pela continuidade do crescimento porque a capacidade de reparação destas funções à escala da célula é limitada. As folhas “danificadas” são substituídas por novas folhas; o câmbio produz novo tecido vascular. Nas plantas, o funcionamento do corpo é assegurado pela reposição ou substituição de partes, ao nível do tecido ou do órgão. Nos animais, pelo contrário, tudo acontece a nível celular – a substituição e a reparação de tecidos e órgãos é limitada. Nas plantas parar de crescer é morrer.

Os mecanismos de degradação dos sistemas vascular e fotossintético estão bem esclarecidos. A água que preenche os vasos e traqueídeos do xilema encontra-se sob tensão. Nestas condições, os gases têm tendência a segregar-se em bolhas microscópicas que podem coalescer, formar bolhas maiores e obstruir os elementos traqueais do xilema. Os ciclos de congelação-descongelação têm o mesmo efeito. Designa-se este fenómeno por **embolia**. As plantas têm mecanismos para se defenderem da embolia que não evitam, porém, uma lenta perda de eficiência do sistema condutor (*i.e.* da condutância hidráulica).

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

- Fotodegradação do sistema fotossintético – a incidência da luz nas folhas induz a formação de radicais livres que danificam as membranas cloroplásticas e os fotopigmentos; a eficiência fotossintética começa a decrescer logo após a expansão das folhas, muito antes destas entrarem em senescência;
- Degradação mecânica, herbivoria e parasitismo das folhas – as folhas estão sujeitas a abrasão (*e.g.*, danos causados por grãos de areia ou sais transportados a grande velocidade pelo vento) e rasgam-se, sendo consumidas ou parasitadas com alguma facilidade;
- Ensombreamento das folhas por efeito do crescimento – uma vez que os ramos, enquanto funcionais, se alongam continuamente, as folhas mais velhas vão ficando relegadas para as camadas mais profundas da copa, cada vez mais ensombradas, até que os seus

consumos respiratórios de energia ultrapassam os ganhos fotossintéticos;

- Acumulação de substâncias tóxicas – as folhas degradam-se naturalmente pela acumulação de substâncias tóxicas transportadas dissolvidas na corrente respiratória a partir do solo, ou produzidas pelo metabolismo secundário.

A produção de novas das folhas implica, mais tarde ou mais cedo, a eliminação das folhas mais velhas disfuncionais. O *turnover* das raízes finas é também muito elevado ("[Arquitetura do sistema radicular](#)"). Parte dos caules é eliminada por cladoptose ("[Cladoptose](#)"). As plantas retêm partes não funcionais, concretamente xilema e tecidos associados, nas camadas mais profundas do seu corpo. Embora mortas, é atribuída a estas células uma função acrescida de suporte. Este mecanismo não existe nos animais.

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

Sexualidade e ciclo de vida das plantas

O ciclo de vida é diplonte nos animais, e haplonte (tipo ancestral) ou haplodiplonte nas plantas ("[Ciclos de vida das plantas de esporulação livre](#)"). Os animais possuem um único tipo de célula reprodutiva: os gâmetas. O ciclo haplodiplonte característico das plantas-terrestres envolve a alternância de dois tipos, morfológicamente distintos, de corpo multicelular – o esporófito e o gametófito –, especializados na produção de distintas células reprodutoras unissexuais, respetivamente, esporos e gâmetas. Como demonstrarei no Vol. II, o gametófito e o esporófito têm histórias evolutivas distintas.

Num estágio inicial do ciclo de vida dos animais diferencia-se um grupo especializado de células – **células germinais** (*germ cells*) – do qual derivarão os gâmetas. Nas plantas-terrestres, as células precursoras dos gâmetas não estão pré-determinadas no embrião: o destino das células produzidas nos meristemas é flexível (Hallé 2002). Nos animais, as **mutações somáticas** (em células não reprodutivas) não são transmitidas à descendência. Nas plantas -terrestres nada impede que uma mutação ocorrida num meristema situado num determinado ponto da copa possa ser transmitida, por via assexual ou sexual, à descendência (Hallé 2002).

As células da canópia das plantas-com-semente estão expostas a doses elevadas de radiações UV. As radiações mutagénicas provavelmente incrementam a variação genética e aceleram as taxas de evolução, em particular nas espécies onde prepondera a reprodução assexuada. Em contrapartida, representam um risco de envelhecimento genético (acumulação de mutações deletérias) precoce, sobretudo nas plantas mais longevas como as grandes árvores. Quanto mais tempo vive uma planta mais prolongada a exposição à radiação e maior o número de divisões celulares. Por conseguinte, maior a probabilidade de acumular mutações, mediadas ou não pelos UV. Os esboços foliares que envolvem as células meristemáticas apicais e axilares e, mais tarde, a formação de um ritidoma contêm as radiações ionizantes, mas não chegam. O envelhecimento genético é compensado por dois mecanismos fundamentais. A meiose, o mais importante, é comum a plantas e animais [Vol. II]. A ocorrência de um grupo de células iniciais que raramente se divide, transmitido dos meristemas apicais para os axilares, reduz a acumulação de mutações deletérias, efeito confirmado experimentalmente em grandes árvores seculares (Schmid-Siebert *et al.* 2017). As células iniciais nas plantas e a células germinais nos animais são então duas soluções para um mesmo problema: o envelhecimento genético.

A embriogénese das plantas desemboca numa estrutura simples – o embrião –, um rudimento do esporófito que se resume a um meristema apical radicular, uma raiz embrionária, o hipocótilo, um ou dois cotilédones (folhas embrionares), o epicótilo e a plúmula que contém o meristema apical caulinar ([Figura 5-B](#)). Todos os órgãos das plantas adultas são diferenciados durante a vida pós-embriónica por meristemas que produzem órgãos completos (raiz, caules, folhas e flores). As células, os tecidos e os órgãos das plantas adultas, ao contrário do ocorrido nos animais unitários, não têm a mesma idade. As células diminuem de idade de dentro para fora nos caules com crescimento secundário; as folhas e os tecidos caulinares proximais são mais velhos do que os distais.

Imobilidade celular nas plantas

A **migração celular** a longa distância é característica de vários grupos especializados de células animais (*e.g.*, células sanguíneas e linfáticas). A evolução da parede celular explica, pelo menos em parte, a imobilidade das células vegetais. Os anterozoides das plantas de esporulação livre, do ginkgo e das cicas, e as células constituintes do tubo polínico das restantes gimnospermas e das angiospermas são as únicas exceções conhecidas ("[Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico](#)"). A imobilidade das células faz com que a orientação da divisões celulares, ocorridas a nível meristemático, estabeleça a posição das células filhas no contexto dos órgãos em desenvolvimento. A posição das células produzidas nos meristemas, por sua vez, condiciona a sua diferenciação.

As células são capazes de "percecionar" a sua posição relativa nos meristemas e, em face disso, modular o perfil de expressão genética e diferenciar-se num tipo celular adequado (Kwak *et al.* 2005, Singh & Bhalla 2006).

Simetria

A **simetria**, por definição, consiste na repetição regular, geneticamente determinada, de elementos estruturais iguais ou similares (Figura 10). No Quadro 4 descrevo os três tipos de simetria encontrados no corpo das plantas.

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

ALGUNS CONCEITOS E TERMOS ESSENCIAIS DE ORGANOGRAFIA VEGETAL E EVOLUÇÃO

No "[Prólogo](#)" a este volume alertei para a importância da precisão conceptual e terminológica no avanço da ciência. Antes de prosseguir com a leitura de novos capítulos proponho ao leitor o estudo de alguns termos e conceitos fundamentais de organografia vegetal e de biologia da evolução, vertidos no Quadro 5. As noções de homologia e analogia precisam de uma discussão adicional. No Vol. II debato os fundamentos e os conceitos fundamentais de evolução.

Homologia e analogia. Princípio da homologia

A homologia e a analogia – dois conceitos originalmente formulados por Darwin – são fundamentais para uma correta interpretação da forma das plantas e na construção dos modernos sistemas de classificação das plantas

Quadro 4. Tipos de simetria.

Tipo de simetria	Descrição	Exemplo
Simetria por metameria	Repetição de elementos estruturais ao longo de um eixo.	Repetição do módulo elementar caulinar – o fitómero – constituído por um entrenó, um nó e uma ou mais folhas com os respectivos meristemas axilares.
Simetria radial	Repetição de um número variável de elementos estruturais, com um mesmo ângulo, em torno de um eixo.	Pétalas em redor do eixo floral (= receptáculo) ou a disposição radial dos tecidos no caule e na raiz.
Simetria bilateral	Repetição de elementos estruturais nos dois lados de um plano de simetria; simetria predominante no reino animal.	Flores zigomórficas (com um plano de simetria) e folhas dorsiventrais; comum nas flores polinizadas por insectos.



Figura 10. Simetria. **A)** Simetria radial: flor de *Hibiscus rosa-sinensis* (*Malvaceae*); *n.b.*, estames monadelfos. **B)** Simetria bilateral: folhas dorsiventrais de *Quercus lusitanica* (*Fagaceae*). **C)** Simetria por metameria: caule de *Galium aparine* (*Rubiaceae*). [Fotos do autor].

[Vol. II]. “*Em diferentes plantas as partes da flor são homólogas, e geralmente estas partes são homólogas às folhas*”, escreveu Darwin (1859). Precisando um pouco mais, duas estruturas, qualquer que seja a sua forma ou função, são **homólogas** se tiverem uma origem comum, *i.e.*, se forem elaborações evolutivas de uma estrutura herdada de um ancestral comum. As peças da flor são homólogas porque têm uma origem comum: o megáfilo (folha

Quadro 5. Glossário de termos fundamentais de organografia vegetal e biologia da evolução.

Conceito	Definição
Organografia vegetal	
Concrescência (= coerência)	Partes semelhantes unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto; <i>e.g.</i> , as pétalas são concrescentes em muitas espécies, formando um tubo, dizendo-se a corola simpétala.
Adnação (= aderência)	Partes distintas unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto; <i>e.g.</i> , no clado das asteridas os estames estão adnados ao tubo da corola dizendo-se, por isso, epipétalos.
Conivência	Partes, embora não concrescentes, indistintas de tão encostadas; <i>e.g.</i> , anteras no androceu das solanáceas.
Crescimento determinado	Tipo de crescimento, geralmente rápido, automaticamente interrompido assim que uma estrutura geneticamente determinada é concluída.
Crescimento indeterminado	Tipo de crescimento eventualmente ilimitado, cuja suspensão ou interrupção não se deve, primariamente, a causas genéticas.
Livre	Vocábulo usado para designar partes não concrescentes, nem aderentes; <i>e.g.</i> , carpelos livres de um gineceu apocárpico.
Proximal (= anterior)	Diz-se da parte de um órgão que está mais próxima do eixo ou do ponto onde se insere; <i>e.g.</i> , o pecíolo corresponde à parte proximal da folha.
Distal (= posterior)	O inverso de proximal; <i>e.g.</i> , o ápice da folha corresponde à parte distal da folha e o estigma tem uma posição distal no pistilo.
Segmento	Partes em que um todo se divide; <i>e.g.</i> , segmento de uma folha secta.
Adventício	Adjetivo usado para coadjuvar a designação de órgãos situados posições atípicas; <i>e.g.</i> , as raízes de origem caulinar são adventícias.
Deiscência	Processo ou mecanismo natural mediante o qual um fruto, uma antera ou um esporângio, entre outros órgãos, abrem espontaneamente e libertam para o exterior o respectivo conteúdo.
Biologia da evolução	
Adaptação	Dois significados distintos: i) carácter morfológico ou funcional, produzido por seleção natural, que incrementa o sucesso reprodutivo dos indivíduos portadores no seu ambiente natural; ii) processo de evolução por seleção natural. Por conseguinte, um indivíduo diz-se adaptado quando a sua forma, fisiologia e/ou comportamento (nos animais) lhe conferem uma elevada probabilidade de sobrevivência e de sucesso reprodutivo em condições naturais.
Metamorfose	Conjunto das modificações morfológicas ocorridas numa planta, no decurso da sua história evolutiva, à escala do corpo (<i>e.g.</i> , corpo das plantas aquáticas flutuantes do género <i>Lemna</i> [Araceae]) ou do órgão (<i>e.g.</i> , folhas de proteção dos gomos). Tendencialmente associa-se o termo metamorfose a modificações evolutivas profundas, muito divergentes da forma original do órgão que lhe deu origem.



Figura 11. Homologia e analogia. A) *Carlina vulgaris* (Asteraceae). **B)** *Eryngium campestre* (Apiaceae). **C)** *Daucus carota* (Apiaceae). O *E. campestre* é mais parecido com a *C. vulgaris* mas filogeneticamente mais próximo do *D. carota* (pertencem à mesma família). A semelhança entre *C. vulgaris* e *E. campestre* resulta de convergência evolutiva: o hábito espinhoso é, neste caso, uma analogia. As inflorescências da *D. carota* e do *E. campestre* são homólogas: ambas as espécies possuem a umbela composta característica da família das umbelíferas, herdada de um ancestral comum. [Gravuras de Bonnier & Douin 1911-1935].

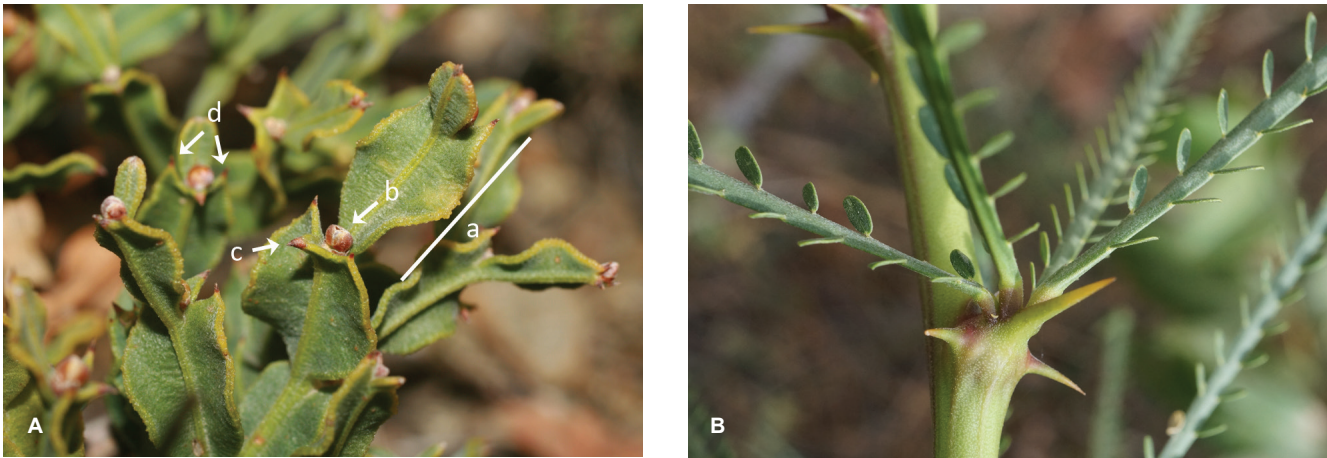


Figura 12. Princípio da homologia. **A)** No *Pterospartum tridentatum* (*Fabaceae, Faboideae*) «carqueja» a fotossíntese é realizada por caules alados (com asas); as folhas estão reduzidas a 3 dentes, os dois laterais de natureza estipular (d) e o central (a) correspondendo ao limbo da folha. Legenda: a - entrenó, b - gomo axilar. **B)** A interpretação dos espinhos é particularmente complexa na *Parkinsonia aculeata* (*Fabaceae, Caesalpinioideae*), uma árvore com origem nos trópicos centro-americanos, assilvestrada em muitos países africanos. A posição dos espinhos, imediatamente por baixo de um meristema axilar (não visível da foto), prova a sua origem foliar. Os dois espinhos proximais (da base) são estípulas modificadas, como aliás acontece em muitas leguminosas espinhosas. O espinho terminal corresponde à extremidade do ráquis de uma folha recompostas bipinada. Portanto, as folhas da *Parkinsonia* são sésseis, com um ráquis muito curto encimado por um espinho. Entende-se por ráquis o eixo situado no prolongamento do pecíolo, onde se inserem as pínulas de uma folha recomposta ([Divisão ou composição da folha](#)). A folha da figura têm quatro pínulas, duas de cada lado do ráquis. Cada pínula, por sua vez, tem um pulvino na base e pode conter até 100 folíolos. [B] Sumbé, Angola; fotos do autor].

verdadeira) adquirido pelo eufilófito ancestral de todas as plantas-com-semente, algures, no Devónico Superior (~370 M.a.).

“... [A analogia é uma] *semelhança de estrutura que depende da similaridade de funções, como as asas dos insetos e das aves*” (Darwin 1859). As estruturas **análogas** desempenham a mesma função, exibem alguma similaridade, mas não foram herdadas de um ancestral comum. As analogias são criadas por evolução convergente, *i.e.*, evoluem de forma independente pela ação de pressões de seleção similares [Vol. II]. As asas do insetos, dos morcegos e das aves têm a mesma função e origens independentes (outros exemplos na [Figura 11](#)): são análogas. Mas, atenção, se o objeto de análise forem os membros anteriores, então é correto afirmar que as asas das aves, os braços humanos e as barbatanas peitorais dos golfinhos são homólogos. As raízes de todas as plantas-com-semente são homólogas, porém, as raízes tuberosas da batateira-doce e da cenoura são estruturas análogas porque não evoluíram num ancestral comum às duas espécies. A semente das angiospérmicas e das gimnospérmicas são homólogas; os frutos e as frutificações, não. Os conceitos de homologia e analogia podem também ser aplicados a características fisiológicas ou a segmentos do DNA.

A morfologia externa e a posição espacial no corpo da planta facilitam a identificação de órgãos com a mesma origem evolutiva (homólogos) evolutivamente muito modificados ([Figura 12](#), [Figura 77](#)). Os espinhos situados na axila de uma folha, ou com pequenas folhas dispersas, têm, certamente, uma origem caulinar. Um par de espinhos inseridos na proximidade do pecíolo de uma folha provavelmente corresponde a um par de estípulas modificadas ("[Apêndices folheares](#)"). As emergências ("[Emergências](#)") não são homologáveis (interpretáveis) como caules, folhas, raízes ou gemas modificadas porque têm origem na epiderme ou em tecidos subepidérmicos caulinares ou folheares (*e.g.*, acúleos de uma roseira e espinhos folheares). Nos casos extremos em que a morfologia externa e a posição espacial sejam inconclusivos, as raízes, as folhas e os caules podem ser identificados, nem sempre com sucesso, através de cortes histológicos e de estudos ontológicos (de desenvolvimento). A adnação de órgãos, por exemplo de caules com folhas ou de estames com o cálice, dificulta este tipo de interpretação. Todos estes exemplos ilustram o clássico **princípio da homologia** segundo o qual a função não define a estrutura; a identidade de uma estrutura nas plantas é antes determinada pela sua posição relativa, ontogénese e, em última instância, origem evolutiva comum.

2. INTRODUÇÃO À ANATOMIA E HISTOLOGIA VEGETAIS

CÉLULA VEGETAL

A célula foi descrita pela primeira vez pelo inglês Robert Hooke [1635-1703], em 1665, a partir de cortes finos de cortiça. Ao holandês Antonie van Leeuwenhoek [1632–1723] cabe a honra da primeira observação de células vivas e de microrganismos unicelulares. As evidências observacionais subsequentemente acumuladas, assistidas pelos progressos da microscopia óptica, culminaram século e meio depois na **teoria celular**. Esta teoria fundamental da biologia, originalmente proposta pelo botânico Matthias Schleiden [1804-1881] e pelo fisiologista Theodor Schwann [1810-1882], ambos de nacionalidade alemã, em 1839, postula que:

- Todos os seres vivos são constituídos por células;
- A célula é o elemento fundamental da organização da vida;
- Todas as células descendem de outra célula.

A vida, tal como a conhecemos, evoluiu uma única vez; todos os seres vivos têm, em última instância, um ancestral comum, cujas características quedam por clarificar. A natureza celular do primeiro ser vivo é, porém, inequívoca; a célula é uma plesiomorfia, *i.e.*, um carácter ancestral, de toda a vida terrestre [Vol. II].

Parede celular

O LECA (*Last Eukaryotic Common Ancestor*), o ancestral de todos os eucariotas, era heterotrófico. Provavelmente alimentava-se de procariotas ingeridos por fagocitose (Martin *et al.* 2017). Com a aquisição, por endossimbiose, de um plastídeo fotossintético [Vol. II], os componentes orgânicos da célula vegetal passaram a ser produzidos no seu interior, a partir dos esqueletos carbonados fornecidos pela fotossíntese. A célula vegetal pôde então especializar-se no consumo de substâncias minerais simples, capazes de penetrar na célula por absorção – e

a fagocitose volveu inútil. A fagocitose, ao contrário da absorção, é incompatível com o desenvolvimento de uma **parede celular**. A autotrofia está, portanto, à cabeça da longa cadeia causal que explica o aparecimento de uma parede rígida com a função de proteger o protoplasto contra predadores e em ambientes hipotónicos^[27].

A **parede celular primária** das células somáticas (= não reprodutivas) das plantas-vasculares diferencia-se ainda no interior dos meristemas. A parede celular primária é uma armadura resistente, e ao mesmo tempo flexível e porosa, de modo a permitir o alongamento celular e o movimento de água e outras substâncias nos espaços intercelulares. É constituída por três tipos de polissacarídeos (Refrégier *et al.* 2012): (i) microfibrilas de celulose (um polímero hidrófilo^[28] de β -glucose), (ii) entrelaçadas por hemiceluloses (polímeros de xiloglucano), (iii) numa matriz de pectinas (um polímero de ácido galacturónico). A celulose representa apenas cerca de 15% do peso seco da parede primária. As células alongam-se em consequência da pressão exercida pelo protoplasma na parede celular primária. Neste processo é determinante o aumento do volume do vacúolo.

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

Interrompem as paredes celulares, tanto primárias como secundárias, pequenas aberturas conhecidas por **pontuações** (*pits*). As pontuações podem ser simples, ou mostrar uma aréola (pontuações areoladas) ("**Tecido vascular**"). As pontuações de duas células vizinhas geralmente opõem-se. Nos tecidos vivos são percorridas por cordões microscópicos de protoplasma com origem no retículo endoplasmático, os **plasmodesmos**^[29]. A continuidade membranar e protoplasmática das células vegetais não tem paralelo nos animais, embora não seja caso único

[27] Com poucos sais e que causam a turgescência e a eventual lise (ruptura) da célula.

[28] Com afinidade para com as moléculas de água; que atrai a água. Opõe-se a hidrófobo.

[29] Ou *plasmodesmata*; sing. plasmodesmo ou *plasmodesma*.

entre os seres vivos (evoluiu de forma independente nas algas-verdes e nos fungos). Os plasmodesmos permitem o transporte polar de grandes moléculas, o que facilita a nutrição de células especializadas (*e.g.*, elementos crivosos) e o controlo fisiológico da diferenciação celular.

Porém, a parede celular celulósica característica das plantas-verdes dificulta a excreção de subprodutos tóxicos do metabolismo. Uma das soluções evolutivas encontradas para este problema consistiu na sua acumulação num **vacúolo**, que nas células mais velhas ocupa a quase totalidade do protoplasma (~80%), e comprime o citoplasma e o núcleo para a periferia da célula. Além da acumulação de resíduos, o vacúolo foi trabalhado pela evolução para conferir rigidez estrutural às células, acumular químicos tóxicos para os inimigos das plantas ou armazenar substâncias de reserva. O vacúolo participa no processo de alongamento celular. Nas plantas vasculares é determinante na proteção das células contra a desidratação. A parede celular e o vacúolo são apenas duas das muitas características que diferenciam a célula vegetal da célula animal, descritas ao pormenor nos livros-texto de biologia.

Outras características da célula vegetal

Além do citoplasma, vacúolo, núcleo e organitos celulares^[30] (Figura 13), as células vegetais contêm, frequentemente, **inclusões** de vária ordem; *e.g.*, grânulos de amido e cristais de oxalato de cálcio. Dizem-se **ergásticas** as substâncias de reserva ou os subprodutos do metabolismo, constituintes de acumulações intracelulares ou inclusos na parede celular. As células com **substâncias ergásticas** caem, muitas vezes, no conceito de idioblasto (*v.i.*).

As **ráfides** são cristais alongados em forma de agulha de oxalato de cálcio ou de carbonato de cálcio, comuns e de fácil observação microscópica, que se admite terem algum efeito na contenção da herbivoria. Por exemplo são abundantes na *Oxalis pes-caprae* (*Oxalidaceae*), no *Chlorophytum comosum* (*Agavaceae*) e nos inhames [*e.g.*, *Calocasia esculenta* (*Araceae*) e *Xanthosoma sagittifolium*]. Muitas gramíneas e cucurbitáceas, entre outras plantas-com-semente, sobretudo nas células da epiderme, depositam grandes quantidade de sílica, intra e/ou extracelularmente sob a forma de acumulações microscópicas conhecidas por corpos de sílica ou **fitólitos** (*phytoliths*). As células com estas propriedades são designadas por **células silicificadas** (*silicified cells*). Alguns investigadores admitem que as deposições de sílica sejam o resultado do transporte inadvertido de ácido silícico a partir do solo, uma vez que este tende a acumular-se nos tecidos vasculares e nas células epidérmicas localizadas no final da cor-

[30] Ou organitos celulares.

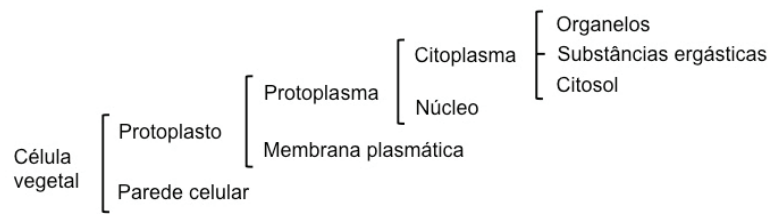


Figura 13. Constituintes da célula vegetal. [Original].

rente respiratória (Motomura *et al.* 2000). Foi demonstrado em gramíneas tropicais que a formação de corpos de sílica nas folhas é maior nas plantas provenientes de pastagens sujeitas a uma herbivoria intensa e nas plantas intensamente desfoliadas (McNaughton & Tarrants 1983). Aparentemente, a silicificação dos limbos das gramíneas tem a função de deter a herbivoria.

Orientação da divisão celular

O **desenvolvimento celular** compreende três processos essenciais:

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

As células vegetais dividem-se por mitose, outro tema abordado em detalhe nos livros de biologia geral. A meiose é um evento constante mas raro no ciclo de vida das plantas-terrestres, sempre associado com a produção de esporos ("[Ciclos de vida das plantas de esporulação livre](#)"). Nas plantas, a individualização das células filhas (= citocinese) resultantes de mitose é de imediato sucedida pela formação de parede celular. As células vegetais estão cingidas por uma parede celular rígida, portanto a forma dos órgãos vegetais reflete os planos de orientação das mitoses e o crescimento celular durante o processo de desenvolvimento. As divisões celulares paralelas à superfície de um órgão – **divisões periclinais** – aumentam a sua espessura. As **divisões anticlinais** são perpendiculares à sua superfície (Figura 15-A). Nos **órgãos cilíndricos** (= axiais) – raiz e caule – as **divisões celulares anticlinais**, por sua vez, podem ser transversas (perpendiculares ao eixo longitudinal) (Figura 15-B) ou radiais (decorrem num plano longitudinal). As **divisões anticlinais transversas** alongam os órgãos. As **divisões anticlinais radiais** ocorrem, por exemplo, no câmbio vascular e na felogene ("[Meristemas](#)") em resposta às tensões resultantes do aumento do diâmetro de raízes ou caules causado pelo crescimento secundário.

OS TECIDOS VEGETAIS

Conceito de tecido vegetal. Planos de corte

Os **tecidos** são aglomerados de células com uma origem, estrutura e funções principais similares. São estudados no âmbito da **histologia**; a sua disposição espacial nos órgãos é o objeto da **anatomia**. Os cortes histológicos com técnicas de coloração diferencial^[31] continuam a ser a técnica microscópica base da histologia e da anatomia vegetais. No estudo histológico-anatômico dos órgãos cilíndricos distinguem-se três **planos de corte**, consoante a sua orientação em relação ao eixo longitudinal (= eixo maior) (Figura 14):

- **Plano transversal** – plano perpendicular ao eixo longitudinal;
- **Plano radial** (= longitudinal ou radial longitudinal) – plano axial que intercepta o eixo longitudinal e divide o órgão em duas partes iguais;
- **Plano tangencial** (= tangencial longitudinal) – plano axial paralelo ao eixo longitudinal.

Vocábulos similares são usados para precisar a topografia das paredes celulares: **parede tangencial** (= **periclinal**), **parede radial** e **parede transversal** (Figura 14). As paredes tangenciais podem ser internas ou externas, e as paredes transversais anteriores ou posteriores.

Classificação

Os tecidos das plantas vasculares dividem-se em dois grandes grupos: (i) **tecidos meristemáticos** e (ii) **tecidos definitivos** (Figura 16). As células dos tecidos meristemáticos multiplicam-se ativamente por mitose e, por diferenciação, dão origem aos tecidos definitivos. Os tecidos definitivos das plantas repartem-se por três grandes grupos: (i) tecidos simples, (ii) tecidos complexos e (iii) tecidos especiais (secretores). Os **tecidos simples** são constituídos por um único tipo celular, pontualmente interrompido por células com características únicas (**idoblastos**). São tecidos simples o parênquima, o colênquima e o esclerênquima. Cada um, por sua vez, é dividido em múltiplos subtipos de acordo com a sua função principal. Os **tecidos complexos** envolvem mais de um tipo celular. A epiderme, a periderme, o xilema e o floema são tecidos complexos. No final deste capítulo faço uma introdução muito breve aos tecidos secretores.

Em corte transversal, na raiz, no caule e nas folhas das plantas vasculares reconhecem-se três **sistemas de tecidos definitivos**, contínuos entre órgãos (da raiz para o caule e do caule para as folhas), e distintos na função, origem meristemática (ontologia) e na combinação e ar-

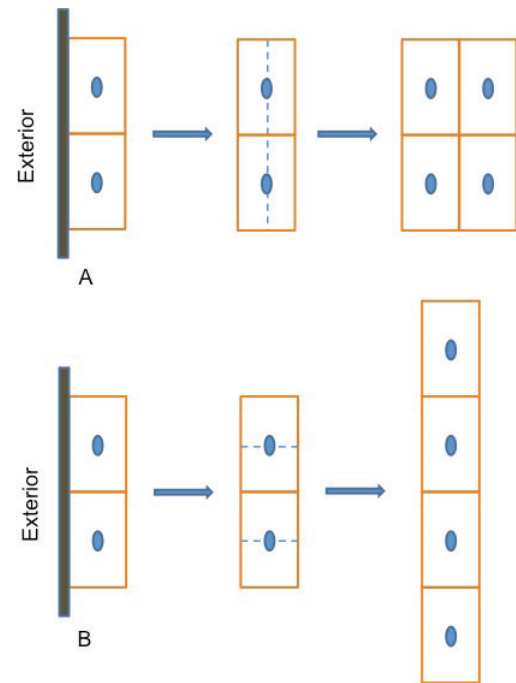


Figura 15. Representação esquemática da orientação das divisões celulares em corte radial. A) Divisão periclinal. B) Divisão anticlinal transversa. [Original].

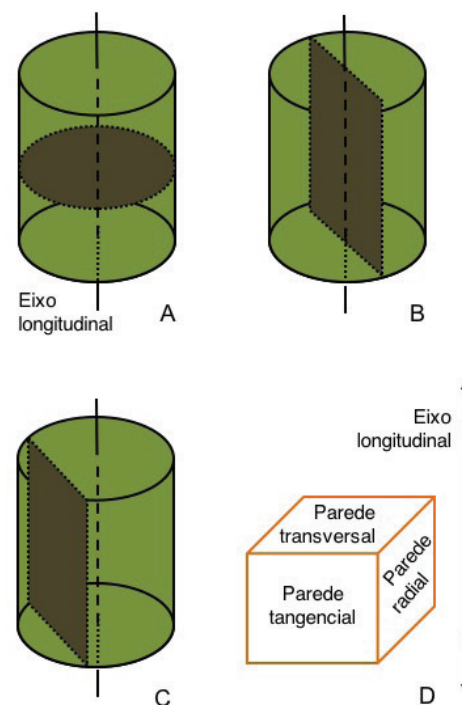


Figura 14. Planos de corte em órgãos cilíndricos. A) Plano transversal. B) Plano radial ou longitudinal. C) Plano tangencial. D) Qualificação das paredes celulares tendo o eixo longitudinal por referência. [Original].

[31] Que diferenciam, geralmente pela cor, diferentes tipos celulares e de tecidos.

ranjo de tecidos simples e complexos. Para os designar recupero, com pequenas simplificações, a terminologia original do grande botânico alemão Julius von Sachs [1832-1897] (Sachs 1874):

- Sistema tegumentar (= sistema de proteção)^[32];
- Sistema vascular;
- Sistema fundamental.

No Tratado de Botânica de Sachs, e na bibliografia subsequente, utilizam-se com um sentido análogo os termos tecido tegumentar, tecido vascular e tecido fundamental. O **sistema tegumentar ou de proteção** reveste exteriormente o corpo das plantas – medeia as trocas de nutrientes, água e gases com o exterior, e protege os restantes tecidos de agressões externas. Nas plantas ocorrem dois tipos de tecido de tegumentar, a epiderme e a periderme, respetivamente característicos do corpo primário e secundário. O **sistema vascular** transporta água e nutrientes, secundariamente tem a função de reserva e de suporte. O sistema vascular contém xilema e floema, por vezes acompanhados por tecidos secretores. Integram o **sistema fundamental** os tecidos que não cabem nos conceitos de tecido de proteção ou de tecido vascular. O tecido fundamental é constituído por várias combinações de tecidos com função de suporte (colênquima e esclerênquima), de reserva (vários tipos de parênquima), de preenchimento (parênquima indiferenciado), de elaboração (parênquima clorofilino), e de secreção.

Nas raízes e nos caules primários, constitui o **cilindro central** (= **cilindro vascular** ou **estela**) o conjunto do tecido vascular mais o tecido de suporte e fundamental a ele associados (Figura 41, "**Cilindro central**"). Sobretudo nos caules primários das eudicotiledóneas, por dentro do anel definido pelos feixes vasculares ocorre uma outra massa de tecido fundamental, a **medula**, que pela sua posição topográfica é parte integrante do cilindro central. O **córtex** corresponde à massa de tecido fundamental entre o cilindro central e a epiderme.

A classificação dos tecidos vegetais seguida neste livro sintetiza o que acabei de referir (Figura 16). Mas há outras formas de classificar os tecidos definitivos das plantas. Uma delas baseia-se na função dominante do tecido, assim teremos **tecidos de suporte** (colênquima e esclerênquima), **tecidos de transporte** (xilema e floema), **tecidos de proteção** (epiderme e periderme), **tecidos de reserva** (vários tipos de parênquima), **tecidos de elaboração** (clorênquima) e **tecidos secretores**, e outros.

Meristemas

Os meristemas como aglomerados de células estaminais

Todas as células vivas da semente em germinação se dividem por mitose. A progressiva diferenciação celular que

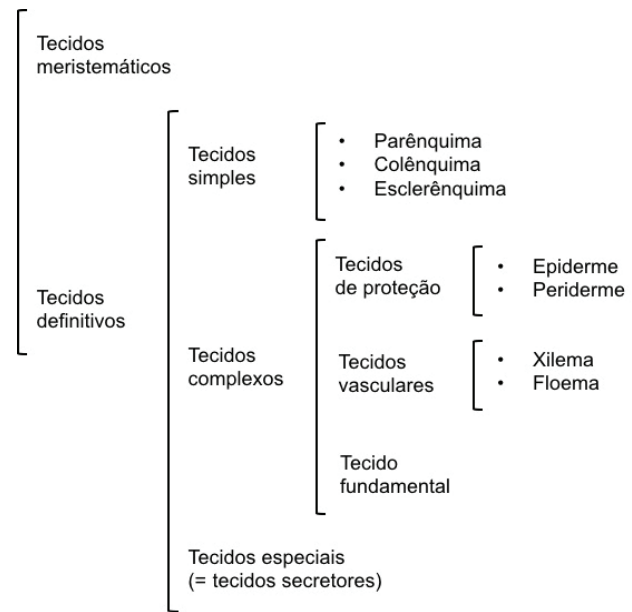


Figura 16. Tipologia dos tecidos vegetais adoptada nesta publicação. [Original].

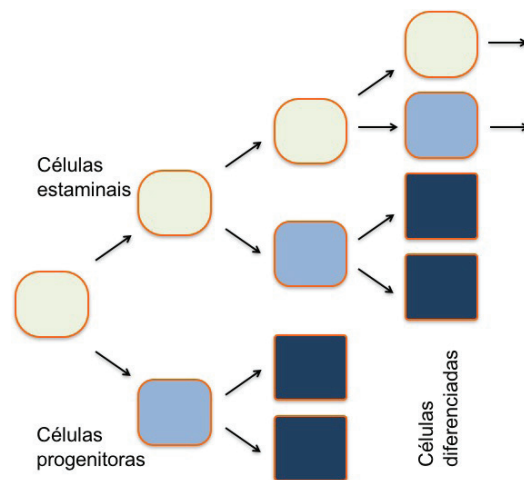


Figura 17. Diferenciação celular (representação esquemática). N.b., cada seta representa mais do que uma geração de células. [Original].

acompanha o crescimento das plantas compromete paulatinamente esta capacidade. A produção de novas células nas plântulas recém-germinadas pronto fica restringida a um tipo particular de tecido indiferenciado: os **meristemas** (*meristems*). Algumas células vegetais diferenciadas, sobretudo nos tecidos definitivos parenquimatosos, podem, pontualmente, desdiferenciar-se e dividir-se em órgãos não danificados, geralmente sem grande impacto na estrutura e funcionamento do corpo das plantas. O retorno de células diferenciadas, geralmente parenquimatosas, à condição meristemática, pelo contrário, é determinante na sobrevivência das plantas em caso de acidente, parasitismo ou velhice ("**Reparação de feridas. Resposta ao corte**") e nos processo de "**Multiplicação vegetativa**".

[32] Ou, talvez com menos propriedade, sistema dérmico.

Quadro 6. Tipologia dos meristemas vegetativos indeterminados.

Critério/Tipo	Descrição	Subtipos
Quanto à origem		
Meristemas primários (<i>primary meristems</i>)	A sua origem remonta às células embrionárias, sem que tenha ocorrido uma interrupção da atividades meristemática ; o adjetivo “primário” explicita a continuidade meristemática entre as células embrionárias e as células iniciais dos meristemas primários.	Meristema apical caulinar (<i>shoot apical meristem</i>), meristema apical radicular (<i>root apical meristem</i>), meristemas axilares (<i>axillary meristems</i>), meristema de espessamento* primário (<i>primary thickening meristem</i>) e meristemas intercalares (<i>intercalary meristems</i>). São também considerados primários os meristemas das inflorescências e das flores .
Meristemas secundários (<i>secondary meristems</i>)	Resultam da desdiferenciação celular (e.g., de células parenquimatosas), ou da reativação de células com capacidade meristemática temporariamente interrompida (e.g., células procambiais) que ocorrem em regiões do caule e da raiz dominadas por células diferenciadas.	Câmbio vascular (<i>vascular cambium</i>) (= câmbio libero-lenhoso ou, simplesmente, câmbio), felogene (<i>phellogen</i>) (= câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico, <i>cork cambium</i>) e meristema de espessamento secundário (<i>secondary thickening meristem</i>).
Quanto à posição		
Meristemas apicais (<i>apical meristems</i>)	Localizados nos ápices de caules ou raízes. Num sentido alargado incluem os meristemas axilares do caule,	Meristema apical caulinar e meristema apical radicular, meristema axilar.
Meristemas laterais (<i>lateral meristems</i>)	Revestem em extensão variável os órgãos axiais (caule e raiz) promovendo um aumento em diâmetro.	Câmbio vascular, felogene, meristema de espessamento primário e meristema de espessamento secundário.
Meristemas intercalares (<i>intercalary meristems</i>)	Meristemas primários próprios das monocotiledóneas, embutidos entre tecidos já diferenciados.	Meristemas intercalares folheares (<i>leaf intercalary meristems</i>); meristema intercalar caulinar (<i>stem intercalary meristem</i>).

* Ou “de engrossamento”, primário ou secundário.

Os meristemas são tecidos de células estaminais^[33]. Os meristemas abarcam ainda as células descendentes das células estaminais programadas para se diferenciarem (células progenitoras), com ou sem evidências histológicas de diferenciação, que mantêm a capacidade de se dividirem. Nas preparações histológicas, as células estaminais destacam-se pelo citoplasma denso sem vacúolos ou com vacúolos muito pequenos, pelas paredes celulares delgadas, geralmente angulosas, e por um núcleo de grande dimensão. Permanecem indiferenciadas em aglomerados compactos sem espaços intercelulares e não envelhecem – são virtualmente imortais e a origem de todas as células diferenciadas. Duas propriedades caracterizam as **células estaminais** (*stem cells*), tanto vegetais como animais: (i) a capacidade de se autoperpetuarem, produzindo novas células estaminais; (ii) a capacidade de se diferenciarem em tipos especializados de células. A divisão celular nos meristemas tem, então, a dupla função de manter o meristema repleto de células estaminais e de diferenciar tecidos e órgãos (Figura 17). As **células progenitoras** (*progenitor cells*), ao contrário das células estaminais, não são capazes de se dividir indefinidamente (e autoperpetuar-se): sofrem um certo número de mitoses e todas as suas descendentes convertem-se em células diferenciadas e, geralmente, evidenciam sinais de especialização celular. O contacto entre os aglomerados de células estaminais e de células progenitoras no interior dos meristemas apicais é difícil de precisar.

Todas as células meristemáticas procedem de um grupo restrito de células estaminais, das chamadas **células iniciais**. As iniciais dividem-se lentamente constituindo

uma espécie de reserva que alimenta de células as restantes regiões do meristema. A células iniciais são essenciais para mitigar o envelhecimento genético ("[Sexualidade e ciclo de vida das plantas](#)"). Os meristemas apicais das algas (com crescimento apical), de ‘briófitos’ e de muitos ‘pteridófitos’ têm uma única inicial. No ápice dos meristemas apicais das plantas-com-semente coexistem mais do que uma célula inicial. Nos meristemas apicais radiculares das angiospérmicas ocorre um grupo particularmente alargado de iniciais que praticamente não se divide organizado num centro quiescente ("[Anatomia da raiz](#)"). O câmbio e a felogene têm uma única fiada de iniciais (Beck 2010).

Tipos de meristemas

A polaridade embrionária é definida num estágio inicial da diferenciação da semente, persistindo durante todo o ciclo de vida da planta, até à senescência. Os pólos (= ápices) radicular e caulinar do embrião acolhem aglomerados de células com capacidade meristemática permanente que dão origem, após a germinação da semente, aos meristemas primários apical radicular e apical caulinar (Quadro 6). O alongamento liderado pelos **meristemas primários apical radicular e caulinar** gera o **corpo primário** das plantas. O diâmetro do ápice radicular onde se aloja o meristema apical radicular ronda os 0,2 mm; este diâmetro é maior e mais variável nos caules.

O desenvolvimento pós-embrionário das plantas é essencialmente controlado pelas células estaminais contidas nos meristemas apicais. Esta característica permite, como referi ("[Organização do corpo das plantas-com-semente](#)"), que organismos sésseis como as plantas sejam capazes de adaptar a diferenciação dos órgãos e a forma às condições

[33] Células-tronco na terminologia brasileira.

ambientais. Os meristemas apicais caulinares, ao mesmo tempo que diferenciam caule e folhas deixam na axila das folhas pequenos aglomerados de células meristemáticas que tomam o nome de **meristemas axilares** (Figura 18). Os meristemas axilares são os responsáveis pela ramificação da parte aérea das plantas. Depois de ativados em nada se distinguem de um meristema apical. As raízes não têm meristemas axilares: a sua ramificação segue um mecanismo diferente do caule ("[Morfologia da extremidade radicular e ramificação](#)").

Nos meristemas apicais radiculares e caulinares, as células estaminais, *i.e.*, as células iniciais mais as suas descendentes diretas, constituem o **promeristema** (*promeristem*) (Steeves & Sussex 1989). A maior parte dos autores inclui ainda nos meristemas apicais regiões teciduais de transição^[34], recém-produzidas pelas células estaminais, constituídas por células progenitoras. Estas células demonstram uma intensa atividade mitótica, e estão geneticamente programadas para a especialização e diferenciação em tipos celulares e teciduais específicos. O destino das células progenitoras é determinado pela sua posição espacial no interior do meristema. Distinguem-se três regiões teciduais de transição (Beck 2010) (Figura 18): a **protoderme** (*protoderm*), o **meristema fundamental** (*ground meristem*) e o **procâmbio** (*procambium*), que geram, respetivamente, a epiderme, o tecido fundamental cortical e medular, e a vasculatura primária (mais o periciclo na raiz). Nos meristemas apicais caulinares, logo abaixo do promeristema, distinguem-se primórdios folheares em construção por **meristemas folheares**.

Nas monocotiledóneas, e em algumas dicotiledóneas, o meristema apical caulinar é coadjuvado por um **meristema de espessamento primário** (DeMason 1983) ("[Espessamento primário e secundário do caule nas monocotiledóneas](#)"). Nas monocotiledóneas, e em algumas famílias de dicotiledóneas (*e.g.*, *Caryophyllaceae* e *Polygonaceae*; Khan 2002), persistem bandas de células meristemáticas na região do nó, encravadas entre tecidos já diferenciados, que facultam um **alongamento intercalar** dos entrenós. Estes meristemas podem, inclusivamente, ser ativados em caules já maduros. O alongamento dos caules das palmeiras-rattan (palmeiras trepadeiras tropicais da subfamília *Calamoideae*) atinge os 6 m/ano através de crescimentos intercalares com mais de 2 m em apenas 3-4 entrenós (Henderson 2002). Os **meristemas intercalares** das gramíneas situam-se na base dos entrenós, evidenciado-se através de uma pequena constrição no colmo. Contribuem mais para o crescimento dos caules e para a exposição das inflorescências do que os meristemas caulinares apicais ("[Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas](#)"). As gramíneas possuem ainda meristemas intercalares folheares, um na base da bainha e outra na base do limbo ("[Crescimento e desenvolvimento da folha](#)").

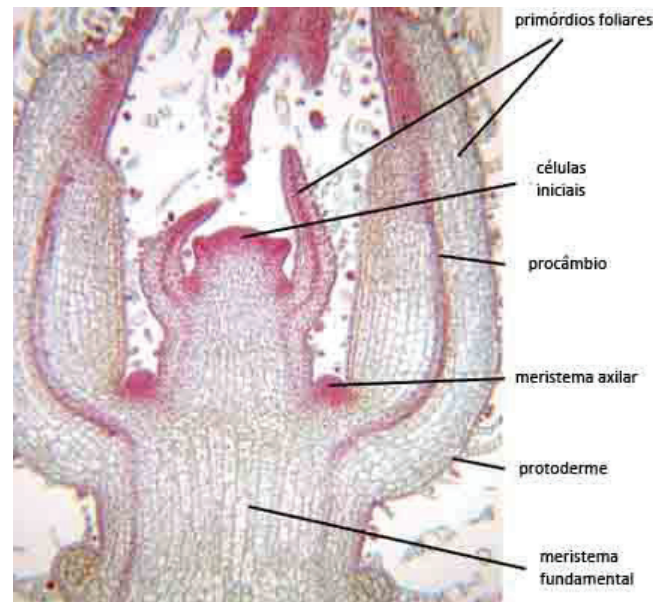


Figura 18. Estrutura do meristema apical caulinar (corte radial). [Adaptado de www.doctortee.com].

A grande maioria das monocotiledóneas e muitas dicotiledóneas herbáceas anuais só têm **crescimento primário**: a forma e a espessura dos caules é exclusivamente atribuída pelos meristemas primários (Dickison 2000). Nas gimnospermas e nas dicotiledóneas *s.l.* com **crescimento secundário**, o crescimento processa-se a dois tempos, governado por meristemas vegetativos distintos: as raízes e os caules primeiro alongam-se pela extremidade através da ação de meristemas apicais primários; numa fase posterior, geralmente prontamente iniciada, aumentam de diâmetro (engrossamento) com a produção do **corpo secundário** pelos meristemas secundários. A formação do corpo secundário depende de dois **meristemas laterais** especializados: o câmbio vascular e a felogene. A alusão à sua lateralidade denota que se dispõem no sentido do eixo caulinar ou radicular onde estão alojados. Nas monocotiledóneas com crescimento secundário entra em jogo o **meristema de espessamento secundário**.

O **câmbio** é uma delgada, sensível e contínua película cilíndrica de células meristemáticas, de uma a várias células de espessura, que percorre todo o corpo secundário das plantas (raízes e caules secundários), imediatamente por debaixo da casca. A presença de câmbio nas folhas é incomum. O câmbio produz centriptamente (para dentro) xilema e centrifugamente (para fora) floema. Regra geral diferencia-se a pouca distância dos meristemas apicais por entre os feixes primários de floema e xilema. A **felogene** tem uma estrutura semelhante ao câmbio – produz a **periderme**, um tecido complexo de proteção que substitui a epiderme nos caules e raízes com crescimento secundário. Como adiante refiro ("[Periderme e ritidoma](#)"), a felogene, ao invés do câmbio, é ciclicamente reiniciada. O câmbio vascular, a felogene e o meristema de espessamento secundário são descritos com mais detalhe no capítulo dedicado ao caule ("[Estrutura secundária do caule](#)").

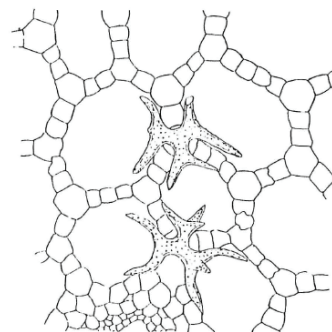
[34] Meristemas primários ou subzonas meristemáticas para outros autores. O termo meristema primário assim usado é equívoco (Quadro 6).

A vida pós-embriônica^[35] das plantas-com-semente pode ser dividida em duas fases: **fase vegetativa** e **fase reprodutiva** (= **generativa**). A transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva implica a conversão de todos ou de parte dos **meristemas vegetativos** (*vegetative meristem*), concretamente de meristemas apicais ou axilares caulinares, em **meristemas reprodutivos** (*reproductive meristems*) ("**Juvenilidade. Indução e diferenciação florais**"). As plantas anuais, bienais e **monocárpicas** perenes entram na fase reprodutiva e senescem pouco depois da frutificação. Nas plantas perenes **policárpicas**, a fase reprodutiva está relacionada com a capacidade de alternar, ou de somar, a produção de gemas vegetativas com a diferenciação de gemas florais ou mistas ("**Gemas**"). Os meristemas vegetativos são classificados de acordo com dois critérios: origem e posição (Quadro 6). Nas plantas-com-flor, os meristemas reprodutivos passam por duas fases: **meristema da inflorescência** (*inflorescence meristem*), enquanto diferenciam as estruturas da inflorescência, e **meristema floral** (*floral meristems*), quando formam flores.

Uma outra classificação dos meristemas refere-se à sua determinação (Sablowski 2007). Os **meristemas determinados** (*determinate meristem*) estão geneticamente programados para cessar a produção de novas células uma vez atingido um estágio de desenvolvimento específico. Produzem estruturas com dimensão e formas determinadas; *e.g.*, folhas (meristemas folheares) e flores (meristemas florais). Os **meristemas indeterminados** (*indeterminate meristem*) estão envolvidos no crescimento de **órgãos indeterminados**, *i.e.*, da raiz, do caule e, por vezes, da inflorescência. Os meristemas florais são o melhor exemplo de meristema determinado.

Os meristemas podem diferenciar-se a partir de tecidos definitivos, numa posição distinta dos meristemas enumerados no Quadro 6. Estes meristemas "fora do lugar" são designados por **meristemas adventícios**, e, eventualmente, dão origem a **órgãos adventícios** (*e.g.*, raízes e caules adventícios). Os meristemas adventícios têm origem em (i) células parenquimatosas definitivas que mantiveram a capacidade de se desdiferenciar e retomar uma capacidade meristemática, ou em (ii) células cambiais (Hartmann *et al.* 2014a). As células parenquimatosas definitivas em causa geralmente estão situadas nos raios xilémicos e floémicos, no periciclo caulinar, ou em lacunas ("**Cilindro central**"). A diferenciação de meristemas pode ser antecedida pela formação de um calo mais ou menos volumoso. Os **calos** são proliferações celulares irregulares de células parenquimatosas que se formam em feridas ou cortes, que têm a sua origem em células parenquimatosas definitivas. Diz-se que os órgãos adventícios diferenciados a partir de calos têm uma **organogénese indireta**. Implicitamente, nos outros casos a **organogénese é direta**.

Figura 19. Aerênquima num pecíolo de *Nuphar luteum* (*Nymphaeaceae*) «nenúfar-amarelo»; *n.b.*, dois escleritos no centro da figura. [Deyson (1965)].



Tecidos definitivos simples

Parênquima

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

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

O **parênquima fundamental** ou de preenchimento enche o córtex e a medula de caules e raízes. O **aerênquima** é um tipo de parênquima com abundantes espaços vazios entre as células, comum nas plantas aquáticas ou anfíbias (*e.g.*, arroz), ou no pecíolo da bananeira e outras monocotiledóneas *Zingiberales*. Foi também detetado nas raízes finas de árvores ciclicamente ou permanentemente submersas pela toalha freática (David *et al.* 2013). O aerênquima facilita o transporte de gases de e para as partes

[35] Que se segue à germinação das sementes.

das plantas (Figura 19) que têm dificuldade de aceder ao oxigênio, e libertar-se do dióxido de carbono produzido pela respiração celular. Designa-se por **clorênquima** (= **parênquima clorofilino**) o parênquima de células fotossintéticas, próprio do mesófilo das folhas e do córtex dos caules primários. Reconhecem-se dois tipos de clorênquima: em **paliçada** (com células alongadas, compactadas) ou **lacunoso** (com grandes espaços intercelulares) (Figura 84). O **parênquima de reserva**, por exemplo das raízes e caules tuberosos e das sementes, pode ser amiláceo, inulífero, oleaginoso ou sacarino consoante o tipo de substâncias que acumula. Os catos e outras plantas xeromórficas^[36] acumulam água num **parênquima aquífero**. O parênquima é o tecido base das partes edíveis dos frutos. Como se verá, o **parênquima lenhoso** tem um papel determinante na estrutura e funcionamento do lenho ("**Estrutura secundária do caule**"). Sobretudo nas áreas de xilema não funcional e na vizinhança de infeções fúngicas, o protoplasma das células de parênquima lenhoso atravessa as pontuações e invade e sela o lúmen dos elementos traqueais vizinhos. As **tiloses** (*tylosis*), nome por que são conhecidas estas penetrações em forma de balão, são um processo fundamental na compartimentação das infeções de fungos lenhícolas ("**Reparação de feridas. Resposta ao corte**") (Figura 20). Os tipos de parênquima agora apresentados desempenham funções precisas na planta. A discriminação de subtipos do parênquima continua pela sua localização no interior do cormo; *e.g.*, parênquima cortical, medular, vascular, etc.

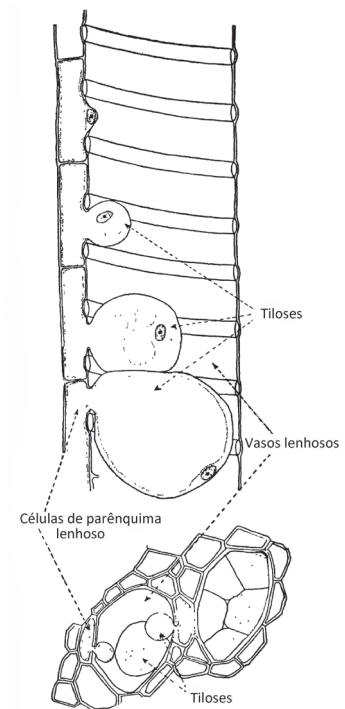
No endosperma, no contacto entre tecidos esporofíticos e gametofíticos nos 'briófitos' e 'pteridófitos', ou nas terminações dos feixes vasculares dos frutos em desenvolvimento, das folhas, nectários ou glândulas, por exemplo, observam-se células especializadas, geralmente de tipo parenquimatoso, caracterizadas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

Colênquima

O colênquima e o esclerênquima têm uma função de suporte. Podem também aumentar a resistência a insectos picadores-sugadores (Ammar *et al.* 2014). As células do **colênquima**, ao invés do esclerênquima, são vivas. Distinguem-se das células parenquimatosas por serem mais alongadas e flexíveis, e por apresentarem uma parede primária refringente ao microscópio, assimetricamente espessada, sobretudo com celulose. As células de colên-

[36] Com adaptações morfológicas à secura edáfica (do solo).

Figura 20. Tiloses em vasos lenhosos de *Robinia pseudacacia* (Fabaceae); *n.b.*, espessamentos anelares da paredes dos vasos e a proveniência das tiloses. [Adaptado de Holman & Robbins (1939)].



quima não têm parede secundária, nem espessamentos com lenhina. Organizam-se em feixes longitudinais, frequentemente de posição subepidérmica. Distendem-se sob o efeito de forças de tração; suspendida a tração não regressam à forma inicial. Estas duas características permitem-lhes acompanhar o crescimento dos órgãos jovens. O colênquima está muito associado aos órgãos primários sendo determinante na resistência mecânica oferecida pelos caules jovens, folhas e raízes aéreas das dicotiledóneas *s.l.* É raro nas raízes subterrâneas e profuso nos caules primários angulosos, por exemplo nas famílias *Lamiaceae* e *Verbenaceae*. Nas monocotiledóneas a mesma função é desempenhada pelo esclerênquima.

Esclerênquima

Todas as células vegetais têm, numa fase inicial, uma parede primária celulósica. A diferenciação do **esclerênquima** passa pela deposição de uma parede secundária com uma levada proporção de lenhina, e pela morte do protoplasto^[37]. É um tecido afim dos elementos traqueiais do xilema, mas sem função de transporte. O esclerênquima aparece tanto no corpo primário, como no corpo secundário, estando associado a órgãos maduros cujo crescimento já terminou. Dá resistência às partes mais rígidas das plantas (*e.g.*, frutos secos e tegumento da semente).

Reconhecem-se dois tipos de células esclerenquimatosas: os escleritos e as fibras. Os **escleritos**^[38] (= **células pétreas**) são células esclerenquimatosas de forma irregular, isodiamétricas ou, pelo menos, mais curtas do que as cé-

[37] As **fibras vivas** (*living fibers*) são uma exceção. Retêm um protoplasto vivo desempenham funções e mostram uma morfologia próxima do parênquima lenhoso (Evert 2006).

[38] Escleróidos na terminologia brasileira.

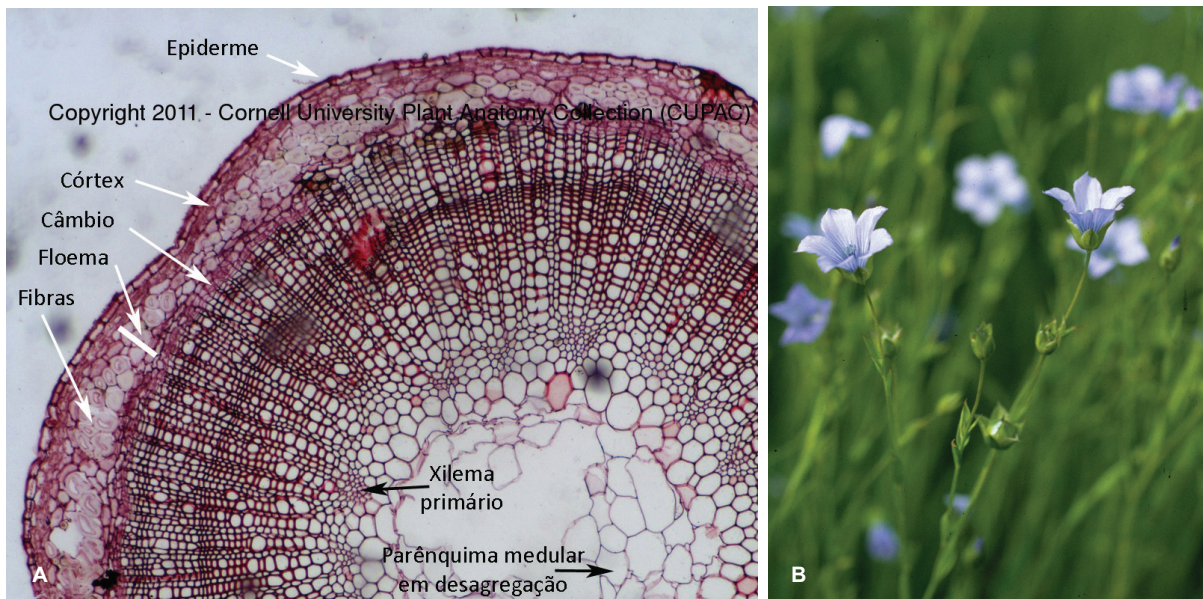


Figura 21. Fibras extraxilémicas liberianas primárias de linho. **A)** Corte transversal de um caule de *Linum*; *n.b.*, crescimento secundário (são visíveis dois anéis de crescimento e um terceiro em formação) e epiderme por enquanto não substituída por uma periderme. **B)** Planta cultivada. [A) Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection; interpretação das estruturas anatômicas da responsabilidade do autor. B) Bragança; foto do autor.]

lulas das fibras, e com mais pontuações do que estas. Os escleritos surgem isolados e distribuídos ao acaso noutros tipos de tecidos, ou então em grupos ou em camadas. São relativamente raros nas monocotiledóneas. Os escleritos isolados atribuem o gratinado característico da polpa das pêras maduras. A acumulação de camadas organizada de escleritos explica a rigidez do tegumento das sementes, do endocarpo das drupas e dos frutos secos. Os escleritos são classificados de acordo com a sua forma e dimensão; *e.g.*, macroescleritos, braquiescleritos, escleritos colunares, etc.

Constituem as **fibras** (= fibras esclerenquimatosas) células de esclerênquima muito mais compridas do que largas, fusiformes, ponteadas, e de lúmen muito reduzido. Chegam a atingir 20cm e mais de comprimento. Deformam-se sob tensão mas têm tendência a retornar à forma inicial. Surgem agrupadas em feixes numa grande variedade de tecidos. As fibras esclerenquimatosas classificam-se em **xilémicas** (*xylary fibers*, *wood fibers*) ou **extraxilémicas** (*extraxylary fibers*) consoante se encontrem, ou não, imersas no xilema, e como **primárias** ou **secundárias** se têm origem em meristemas primários ou secundários.

As fibras xilémicas são parte integrante do xilema. Em função da espessura da parede celular e do tipo de pontuações são divididas em dois grupos: fibras libriformes e fibrotraqueídeos. As **fibras libriformes** (*libriform fibers*) apresentam paredes secundárias muito espessas com pontuações simples (*v.i.*), e os **fibrotraqueídeos** (*fiber-tracheids*) paredes comparativamente mais finas, geralmente com pontuações areoladas. As gimnospérmicas não têm fibras libriformes e só raramente fibrotraqueídeos.

As fibras extraxilémicas situam-se no córtex, na vizinhança (por fora) do cilindro vascular, no floema (com

uma origem meristemática comum com os tubos crivosos), ou dispersas ao longo das folhas designando-se, respetivamente, por **fibras corticais**, **fibras perivasculares** (= fibras pericíclicas), **fibras liberianas** (= fibras floémicas) ou **fibras foliares** (Dickison 2000). Nas monocotiledóneas, mas também em várias dicotiledóneas como em *Cucurbita* (*Cucurbitaceae*) e em *Aristolochia* (*Aristolochiaceae*), as fibras perivasculares envolvem firmemente os feixes vasculares constituindo, no seu todo, **feixes fibrovasculares**. Além das fibras perivasculares, o colmo de muitas gramíneas é enrijecido com fibras corticais, por baixo da epiderme. As fibras liberianas são muito frequentes nas dicotiledóneas. A flexibilidade dos sarmentos da videira deve-se à presença de fibras liberianas primárias e secundárias. As fibras extraxilémicas têm uma grande importância têxtil, sendo extraídas em mais de 40 famílias de plantas. As **fibras macias** ou moles (*soft fibers*, *bast fibers*), pela sua flexibilidade e elasticidade, são produzidas a partir das fibras extraxilémicas caulinares, floémicas ou corticais, de dicotiledóneas; *e.g.*, *Corchorus capsularis* (*Malvaceae*) «juta», linho (Figura 21) e cânhamo. As **fibras duras** (*hard fibers*) são ricas em lenhina e provêm das folhas (fibras foliares) de monocotiledóneas; *e.g.*, *Agave sisalana* (*Agavaceae*) «sisal».

Tecidos complexos

Tecido de proteção

Epiderme

A **epiderme** é uma camada celular contínua e compacta (sem espaços intercelulares), por regra unisseriada (com uma assentada de células), que cobre todo o exterior do corpo primário das plantas. A epiderme é múlti-

pla (= plurisseriada ou pluriestratificada), por exemplo, nas folhas dos *Ficus* (*Moraceae*) «figueiras» e nas raízes com velame. A epiderme geralmente é substituída pela periderme nos órgãos com crescimento secundário.

A epiderme de caules primários e folhas é constituída por vários tipos de células. Dominam este tecido complexo células pouco especializadas, transparentes, de grandes vacúolos, com poucos a nenhuns cloroplastos, alongadas no sentido do eixo longitudinal do órgão. Esta matriz celular é interrompida por tipos celulares particulares, como sejam as células-guarda e as células anexas (= subsidiárias) constituintes do complexo estomático, células motoras ou buliformes ("[Epiderme](#)"), células com paredes espessadas com sílica (células silicificadas, "[Célula vegetal](#)") ou suberina (células suberosas), nectários e um sem número de emergências (*e.g.*, pelos, papilas, células secretoras; "[Emergências](#)"). Na epiderme da raiz diferenciam-se pelos radiculares. Como explico nos pontos dedicados à anatomia da raiz, caule e folha, identifica-se, por vezes, por debaixo da epiderme, uma camada celular já pertencente ao tecido fundamental: a **hipoderme**. Embora só discrimináveis através de estudos histológicos, as camadas internas da epiderme multisseriada e a hipoderme têm uma ontogénese distinta: a epiderme, uni ou multisseriada, é diferenciada na protoderme, a camada mais externa dos meristemas apicais radicular e caulinar; a hipoderme provém do meristema fundamental.

Reveste exteriormente a epiderme uma camada cerosa protetora – a **cutícula** –, por vezes complementada com expansões de **ceras epicuticulares**. O principal constituinte da cutícula – a **cutina** – é um composto lipídico hidrófobo. A cutícula, para além de conferir resistência a parasitas e a agentes físicos abrasivos (*e.g.*, poeiras e cristais de cloreto de sódio), é largamente impermeável a gases e líquidos, e, consoante os casos, reflete, difunde ou concentra os raios solares. A sua espessura é um fator determinante nas perdas de água por transpiração. Foi demonstrado que a cutícula é mais espessa nas folhas expostas ao sol, e que muitas plantas aumentam a deposição de substâncias lipídicas em resposta a exposições prolongadas a défices de água no solo (Skoss 1955). A cutícula e a compactação das células epidérmicas providenciam, apesar de tudo, alguma sustentação mecânica aos tecidos primários. A cutícula de *Copernicia prunifera* (*Arecaceae*) «carnaúba», uma palmeira endémica do nordeste brasileiro, é suficientemente espessa para ser explorada comercialmente, obtendo-se a cera-de-carnaúba.

Periderme

O aumento de diâmetro dos caules secundário – tanto nas monocotiledóneas como das dicotiledóneas e nas gimnospérmicas – cria tensões mecânicas em todos os tecidos exteriores ao câmbio. Sem o apoio de um meristema especializado na produção de periderme – a felogene (= câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico) – os caules abririam fendas expondo as células vivas do floema

e do câmbio ao exterior. Ao contrário do câmbio, a felogene tem uma duração temporal limitada.

A felogene produz felema para o exterior e feloderme para o interior ([Figura 72-A](#)). O **felema** (= **suber**) é um tecido de células mortas na maturação, espessadas com suberina, uma substância hidrofóbica, por vezes complementada com lenhina. A suberina tem por função reduzir as perdas de água e proteger as plantas contra parasitas, impactos de objetos e a radiação solar. Confere, como a lenhina, proteção contra os efeitos mutagénicos da radiação ultravioleta (Krizková *et al.* 1999) A **feloderme** (= **córtex secundário**) é um tecido parenquimatoso de reserva. O conjunto “feloderme + felogene + felema” constitui a **periderme**. A periderme substitui geralmente a epiderme nos caules e raízes com crescimento secundário. A felogene (e a periderme) pode ainda diferenciar-se nas feridas ou nas regiões de abscisão de folhas e frutos. No primeiro caso contribui para a reparação de feridas, e no segundo ao formar uma zona de abscisão impele a queda de folhas e frutos. O estudo da periderme é aprofundado no capítulo dedicado ao caule ("[Periderme e ritidoma](#)").

Tecido fundamental

O tecido fundamental encontra-se nas partes do corpo primário das plantas não ocupadas pela epiderme, tecido vascular e cavidades (Rudal 2007). Corresponde à maior parte da massa do corpo primário das plantas. Desempenha diversas funções – *e.g.*, fotossíntese, reserva, secreção, preenchimento, suporte e reparação de feridas – sendo regra geral constituído por uma matriz de parênquima, variavelmente complementada com colênquima, esclerênquima e tecidos secretores. É diferenciado nos meristemas apicais. Nas monocotiledóneas tanto os meristemas de espessamento primário e secundário, como os meristemas intercalares produzem tecido fundamental.

Tecido vascular

O transporte de água e nutrientes

Os fisiologistas nomeiam a componente não viva das plantas por apoplasto, e por simplasto o conjunto dos protoplastos. Integram o **apoplasto** as paredes celulares, os espaços intercelulares e o lúmen (= interior) dos elementos traqueais (por serem células mortas). Os plasmodesmos fazem do **simplasto** um sistema contínuo que se alastra a toda a planta. No corpo das plantas, o movimento da água e nutrientes a curta distância faz-se por duas vias: por difusão pelo apoplasto (via apoplástica), ou pelo interior das células (via simplástica). Nas raízes, as bandas de Caspary ("[Epiderme e córtex](#)" da raiz) obrigam os solutos a penetrar nas células da endoderme, interrompendo a via apoplástica. A cutícula e a periderme também interrompem o apoplasto. As células de transferência desempenham um importante papel no movimento de nutrientes entre o simplasto e o apoplasto.

O transporte a longa distância de água e nutrientes nas plantas vasculares é assegurado pelos tecidos vasculares, *i.e.*, pelo xilema e floema, geralmente anatomicamente associados em **feixes vasculares**. O xilema transporta a água e os nutrientes absorvidos e processados na raiz para a parte aérea; o floema redistribui os produtos da fotossíntese. O movimento do fluido xilémico^[39] é governado por forças físicas e faz-se da raiz para a canópia no sentido longitudinal. No xilema secundário ocorre algum movimento lateral através do parênquima dos raios xilémicos ("[Espessamento primário e secundário do caule nas monocotiledóneas](#)"). O movimento do fluido floémico consome energia e é multidirecional, dos tecidos de reserva ou dos órgãos produtores (folhas e caules herbáceos) para aos centros consumidores (*e.g.*, raiz, meristemas, flores, frutos, ou tecidos de reserva), as *sources* e *sinks* da bibliografia de fisiologia vegetal. O xilema e o floema primários são diferenciados pelo procâmbio; o xilema e o floema secundários pelo câmbio vascular ("[Meristemas](#)"). A maior parte da biomassa das plantas lenhosas é constituída por **xilema secundário**, também conhecido por **lenho**. Nas plantas sem crescimento secundário, o floema e o xilema primários não são renovados e permanecem funcionais durante toda a vida da planta.

Xilema

O **xilema** acumula as funções de transporte, de suporte e de reserva. É composto por diferentes combinações de (i) vasos lenhosos e/ou traqueídeos, (ii) fibras xilémicas, e (iii) parênquima lenhoso. Menos constantes são os escleritos e os vasos laticíferos (que produzem látex). Constituem os traqueídeos (= tracóides, *tracheids*) e os vasos lenhosos (= traqueias, *vessels*) maduros dois tipos de células, respetivamente, os traqueídeos^[40] e os elementos dos vasos. Os traqueídeos e os elementos dos vasos são genericamente designados por **elementos traqueais** (*tracheary elements*). Têm em comum paredes secundárias espessas reforçadas com deposições de lenhina, e o facto de não reterem o protoplasma na maturidade – são células mortas. As células precursoras dos elementos traqueais estão, portanto, sujeitas a uma **morte programada** (*programmed cell death*). Os traqueídeos desempenham a dupla função de suporte e transporte; os elementos dos vasos, exceptuando os tipos ancestrais, têm unicamente uma função de transporte. As fibras xilémicas têm essencialmente uma função de suporte. O parênquima lenhoso tem um papel importante de reserva e de suporte metabólico do tecido xilémico. Será discutido com mais detalhe no ponto "[Estrutura secundária do caule](#)".

Os **traqueídeos** (*tracheids*) têm uma forma fusiforme, pequeno diâmetro (atingem os 80 µm de diâmetro), uma elevada relação comprimento/largura e uma parede secundária bastante homogênea. Nos feixes vasculares, os

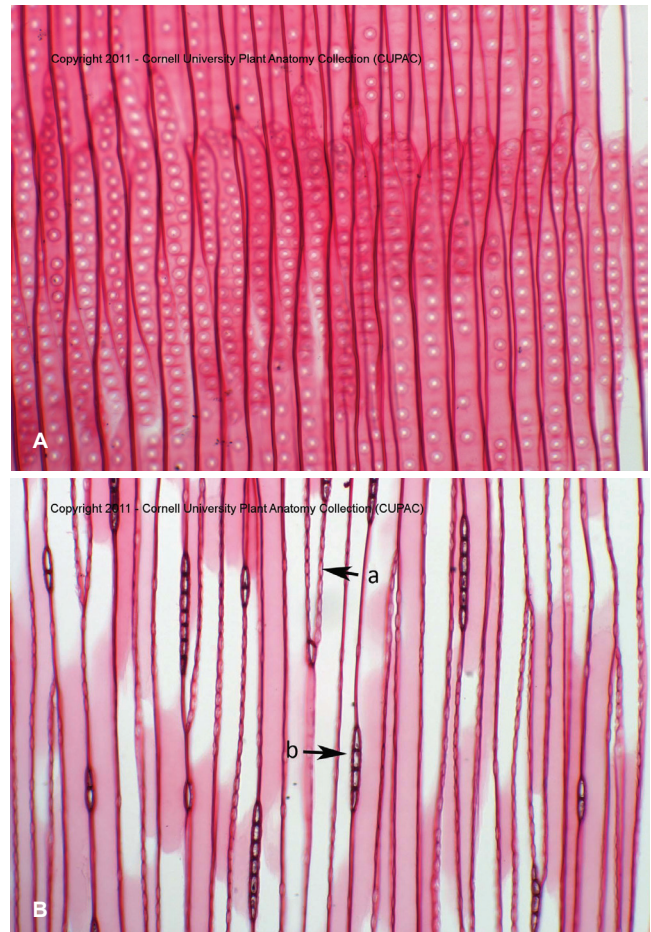


Figura 22. Pontuações areoladas em traqueídeos nas gimnospéricas: *Thuja occidentalis* (Cupressaceae). A) Corte radial (em cima). B) Corte tangencial (em baixo). *N.b.*, pontuações nos traqueídeos (a) e raios uniseriados de parênquima lenhoso radial (b); as gimnospéricas não têm vasos lenhosos. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor].

traqueídeos não se justapõem axialmente, antes lateralmente, comunicando entre si por intermédio das pontuações. O fluido xilémico circula entre traqueídeos através das pontuações porque a parede celular secundária, em consequência das deposições de lenhina, não é permeável a soluções aquosas (Figura 24).

Os **elementos dos vasos** (*vessel elements*) são mais curtos e de maior diâmetro (até 0,5 mm) do que os traqueídeos. Dispõem de duas **placas de perfuração**, uma em cada extremidade, com uma ou mais interrupções amplas da parede celular designadas por **perfurações**. A placa de perfuração pode ser **simples** (vasada com uma única perfuração), ou **múltipla**, e compreender várias perfurações alongadas (**barras**) dispostas em paralelo como uma escada (**placa de perfuração escalariforme**), ou perfurações mais pequenas formando um retículo (**placa de perfuração reticulada**) (Figura 23). Os **vasos lenhosos** (*xylem vessels*) organizam-se pela justaposição axial de elementos dos vasos, sendo as paredes de contacto entre dois elementos de vaso sucessivos perpendiculares às paredes longitudinais, ou oblíquas (nos tipos mais ancestrais). A comunicação entre dois elementos de vaso contíguos faz-se pelas perfurações. Os vasos lenhosos podem atin-

[39] **Fluido xilémico** ou **seiva xilémica**. **Fluido floémico** ou **seiva floémica**. Os termos seiva bruta e seiva elaborada estão a cair em desuso.

[40] Atenção: o termo traqueídeo usa-se na dupla aceção de célula e tecido.

gir vários metros de comprimento sem interrupções. A resistência à circulação do fluido xilémico é substancialmente menor nos vasos lenhosos do que nos traqueídeos, por duas razões: maior diâmetro dos vasos, e a maior parte do caudal de fluido passa pelas perfurações (Figura 24). O movimento lateral da seiva pelas pontuações é inevitável quando os vasos entopem.

Os traqueídeos são filogeneticamente mais antigos do que os elementos dos vasos: evoluíram no Silúrico [444-419 M.a.] [Vol. II], muito antes dos elementos dos vasos que têm, provavelmente uma idade jurássica [201-145 M.a.]. Todas as plantas vasculares têm traqueídeos. Os vasos lenhosos são característicos das angiospérmicas. Evoluíram também, de forma independente, por convergência, em alguns licófitos, nos fetos e nos gnetófitos (Schneider & Carlquist 1998). Nas angiospérmicas, a folha geralmente só contém traqueídeos; no caule e na raiz coexistem vasos lenhosos e traqueídeos, sendo mais abundantes os primeiros.

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

Uma pontuação não é um orifício mas sim uma área de parede primária, mais ou menos intacta, não revestida por parede secundária, comum a duas células contíguas. As pontuações têm três partes: orifício, cavidade e membrana (Figura 26). Nas células vivas somam-se os plasmodesmos. O que sobra da parede celular primária constitui a **membrana**. As pontuações, tanto nos traqueídeos como nos elementos dos vasos, podem ser **simples** (*simple pits*) ou **areoladas** (*bordered pits*; tipo mais comum). Nestas últimas forma-se um rebordo espessado na parede secundária que avança sobre o espaço preenchido pela membrana, sem a revestir (Figura 26, Figura 22).

A membrana permite a passagem de fluido xilémico entre elementos traqueais vizinhos ao mesmo tempo que diminui o risco de disseminação de bolhas de ar (embolia) e de microrganismos patogénicos pelo sistema vascular (Choat *et al.* 2008). Este sistema está reforçado na maioria das gimnospérmicas (excepto *Cycadidae*), e em

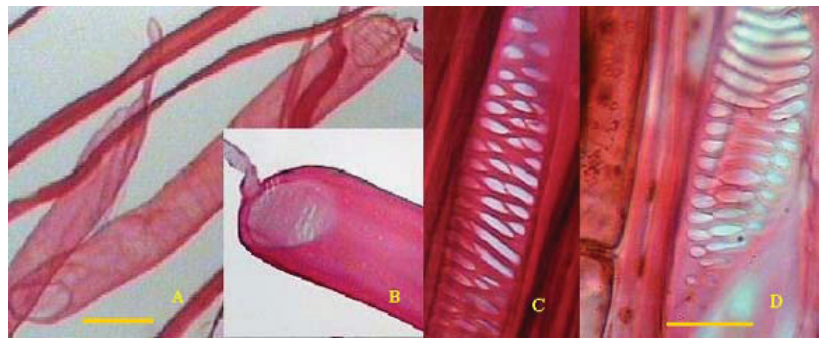


Figura 23. Perfurações em *Eucryphia cordifolia* (Cunoniaceae). **A)** Elemento vaso com perfurações simples; escala = 150 µm. **B)** Perfuração simples num elemento de vaso. **C-D)** Perfurações reticuladas em cortes radiais; escala = 25µm. [Extraído de Ralo *et al.* (2008)].

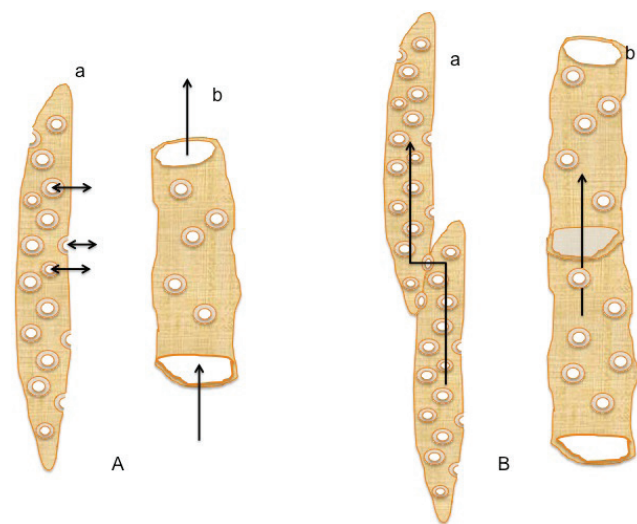


Figura 24. Representação do movimento da seiva nos traqueídeos (a) e vasos xilémicos (b). **A)** Nos traqueídeos a seiva flui pelas pontuações e nos elementos de vaso essencialmente pelas perfurações. **B)** Os traqueídeos contactam lateralmente enquanto os elementos de vasos se justapõem longitudinalmente. Movimento dominante da seiva indicado por setas negras. *N.b.*, pontuações propositadamente sobredimensionadas [Original do autor].

alguns géneros de angiospérmicas, por pontuações areoladas com um **sistema tórus-margo** (Figura 26). Nestas plantas, o centro da membrana – o **tórus** – é impermeável e mais espesso. A parede celular primária está parcialmente dissolvida em torno do tórus constituindo o **margo**. Esta zona é percorrida por poros minúsculos (de poucos nanómetros) permeáveis à seiva. Na presença de bolhas de ar, o margo desloca-se, o tórus adere à pontuação e sela o elemento traqueal reduzindo os riscos de embolia (formação e coalescência de bolhas de ar) do xilema. Este mecanismo e a ausência de vasos lenhosos explica, supõe-se, por que razão as árvores mais altas do mundo são gimnospérmicas (Hacke *et al.* 2004). O xilema das grandes árvores gimnospérmicas está submetido a pressões negativas muito elevadas – os consequentes riscos de embolia são contrabalançados pelo pequeno diâmetro dos traqueídeos e pelo sistema tórus-margo. O diâmetro dos poros do margo é o ideal para filtrar microrganismos

patogênicos. Estão publicadas tentativas bem sucedidas de utilização do xilema, sobretudo de gimnospermas (porque não dispõem de placas de perfuração), na purificação de água para consumo humano (Boutilier *et al.* 2014).

A deposição da parede secundária é descontínua no primeiro xilema a ser diferenciado nos caules e raízes primários pelo procâmbio, *i.e.*, no **protoxilema**. Pode seguir vários padrões: espessamentos anelares (em forma de anel), espiralados (= helicoidal, em forma de hélice), escalariformes ou reticulados (Figura 25). O protoxilema mais precoce diferencia-se na proximidade do meristema apical estando, por isso, sujeito a forças de tração causadas pelo alongamento das células recém-diferenciadas. A deposição anelar da parede secundária facilita o seu alongamento. No protoxilema mais tardio, os espessamentos podem já ser espiralados. As paredes secundárias dos elementos traqueais do **metaxilema** (xilema primário mais tardio) e do xilema secundário são geralmente contínuas e apenas interrompidas por pontuações (espessamentos reticulados ou pontuados). Portanto, não são extensíveis como as do protoxilema. O diâmetro dos elementos traqueais é maior no metaxilema e no xilema secundário do que no protoxilema (Figura 25).

Floema

Na constituição do **floema** das angiospermas sobressaem dois tipos celulares: os elementos crivosos e as células companheiras. O parênquima floémico tem essencialmente uma função de reserva. O floema pode ainda incluir fibras liberianas, escleritos e vasos lactíferos. As células de parênquima, as células companheiras e os elementos crivosos não têm parede secundária por isso são difíceis de distinguir ao microscópio óptico.

Ao invés dos elementos traqueais, as células especializadas no transporte do fluido floémico – os **elementos crivosos** (= **elementos dos tubos crivosos**, *sieve elements*) – são vivas. Os elementos crivosos maduros não têm núcleo, ribossomas, nem vacúolo, e o seu citoplasma confunde-se com o fluido floémico. Conectam-se pelo topo e dispõem-se em fiadas axiais, designadas por **tubos crivosos** (*sieve tube*). No interior dos elementos crivosos abunda calose, um polímero de β glucose, como a celulose. Esta substância acumula-se rapidamente nos tubos crivosos feridos por acidentes ou por insetos impedindo a perda para o exterior de fluido floémico. Acumula-se também nas áreas crivosas no final da estação de crescimento para ser removida com a retoma do crescimento vegetativo. As **células companheiras** (*companion cells*) têm uma estrutura parenquimatosa, rodeiam os elementos crivosos e estão envolvidas na manutenção dos elementos crivosos e na fisiologia do carregamento do fluido floémico com os produtos da fotossíntese.

O fluido floémico é transferido entre elementos traqueais floémicos pelas **áreas crivosas** (*sieve areas*), *i.e.*, por campos de poros sitos na parede celular, percorridos por

Figura 26. Sistema tórus-margo: a – parede celular; b – cavidade da pontuação; c – tórus; d – margo; e – pontuação areolada. Parede celular primária representada a cor de laranja. [Redesenhado de Esau (1977)].

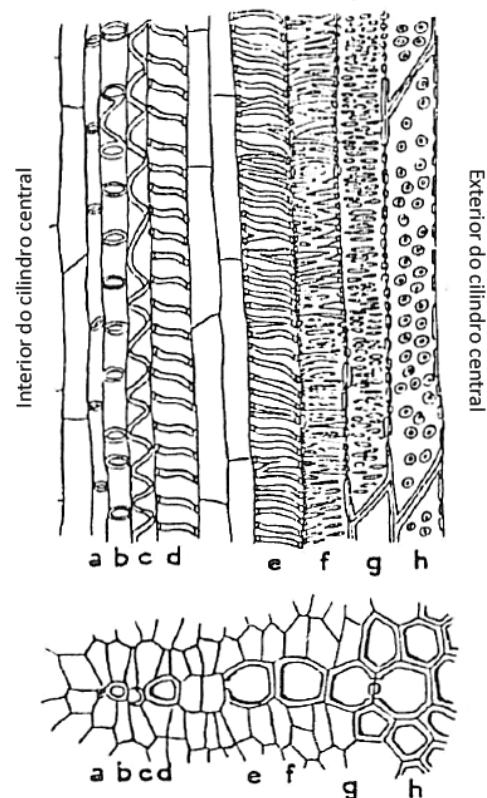
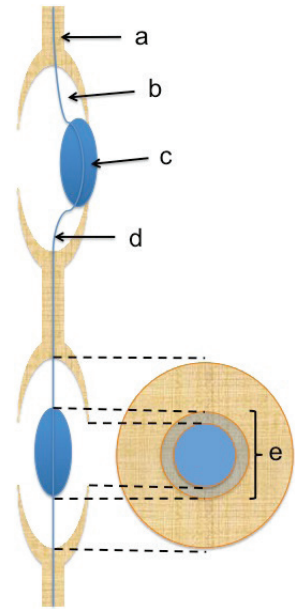


Figura 25. Espessamentos da parede celular dos elementos traqueais de protoxilema (a-d) e metaxilema (e-h) num caule primário (corte longitudinal em cima, corte transversal em baixo). Legenda: espessamentos anelares (a, b), espiralado (c, d), escalariforme (e), reticulado (f, g) e pontuado (h). [Deysson (1965)].

cordões microscópicos de protoplasma (de maior dimensão que os dos plasmodesmos), que conectam elementos crivosos axialmente ou lateralmente contíguos. Na maioria das angiospermas, as áreas crivosas estão concentradas nas extremidades dos elementos crivosos, constituindo **placas crivosas** (*sieve plates*).

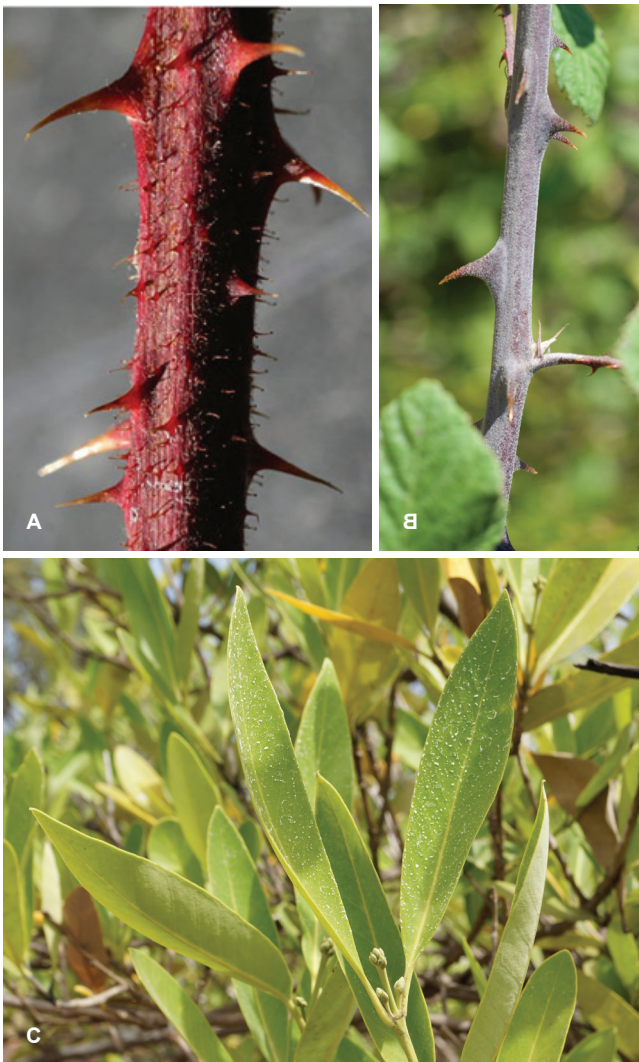


Figura 27. Emergências. A) Acúleos e glândulas estipitadas em *Rubus henriquesii* (Rosaceae). B) Placas cerosas em *R. ulmifolius*. C) Acumulações foliares de natureza salina em *Avicennia germinans* (Acanthaceae). [A-B) Portugal; C) Guiné-Bissau; fotos do autor].

Nas gimnospermas e em algumas angiospermas menos evoluídas, as áreas crivosas estão distribuídas por toda a parede celular. As células deste tipo, menos evoluídas do que os elementos crivosos, tomam o nome de **células crivosas** (*sieve cells*). Por norma são mais longas, estreitas e oblíquas nos ápices do que os elementos crivosos. Nas gimnospermas ocorrem células anatômica e fisiologicamente associadas às células crivosas, análogas às células companheiras das angiospermas, denominadas por **células albuminosas** (*albuminous cells*).

EMERGÊNCIAS

As **emergências** são estruturas constituídas por células de origem epidérmica e subepidérmica não sendo, por isso, identificáveis com raízes, caules, gomos ou folhas modificadas (Bell 2008). Como não possuem conexões vasculares destacam-se com alguma facilidade do órgão onde se inserem. Neste ponto discuto dois tipos de emer-



Figura 28. Função do indumento. A) A densa pilosidade dos pâmpanos e folhas muito jovens da videira impede a germinação dos esporos de míldio (*Plasmopara viticola*, Oomycota); as folhas adultas, pelo contrário, em condições ambientais desfavoráveis são rapidamente invadidas por este oomiceta. B) Digestão de insetos (*Drosera intermedia*, Droseraceae) [A) foto do autor; B) foto de A.J. Pereira, Flora-on]

gências: (i) acúleos e (ii) tricomas. As glândulas epidérmicas embora caibam no conceito de emergência são abordadas no próximo ponto.

As emergências espinhosas, mais ou menos lenhosas, são muito frequentes nas plantas-com-flor; designam-se genericamente por **acúleos**, embora na bibliografia a sua nomenclatura seja inconsistente. Os acúleos são particularmente abundantes nas *Rosaceae*, tanto nos caules (acúleos caulinares), como no pecíolo (acúleos peciolares), como ainda nas nervuras das folhas (acúleos folheares); e.g., *Rubus* (*Rosaceae*) «silvas» e *Rosa* (*Rosaceae*) «roseiras» (Figura 27-A,B). As emergências espinhosas localizadas na margem das folhas (e.g., em *Ilex aquifolium* [*Aquifoliaceae*] «azevinho») são, inapropriadamente, designadas por **espinhos folheares**. As folhas com emergências espinhosas nas margens dizem-se **espinescentes**.

Genericamente, designa-se por **indumento** o revestimento de origem epidérmica constituído por pó de natureza cerosa ou salina (Figura 27-C), placas cerosas (Figura 27-B), papilas, escamas, pelos ou glândulas, que



Figura 29. Indumento. A) Tipos de indumento. Em cima (da esquerda para a direita): 1 – acetinado; 2 – viloso; 3 – hirsuto; 4 – lanoso; 5 – celheado; 6 – hispido. Em baixo (da esquerda para a direita): 7 – setífero; 8 – tearâneo; 9 – tomentoso; 10 – flocoso; 11 – pubescente; 12 – aveludado; 13 – puberulento; 14 – lanuginoso. B) Indumento lanoso: *Marrubium vulgare* (Lamiaceae). C) Indumento hispido: *Picris echinoides* (Asteraceae). [A] Extraído de Vasconcellos (1969); B) foto de M. Porto, Flora-on; C) foto de S. Chosas, Flora-on).

recobre a superfície das folhas, caules herbáceos (sem crescimento secundário) ou peças da flor (sobretudo do cálice) (Figura 28, Figura 29). O indumento desempenha uma, ou mais, das funções descritas no Quadro 8. A terminologia associada ao indumento é muito especializada e diversa porque uma correta descrição das características da superfície dos órgãos aéreos das plantas é essencial em taxonomia, sobretudo na identificação das plantas ao nível da espécie. Os termos e conceitos mais utilizados na bibliografia de referência estão descritos no Quadro 7 (Figura 29).

Os **tricomas** são emergências em forma de pelo, escama ou papila. A forma dos pelos – o tipo mais frequente de tricoma – é muito variável. Dividem-se em dois grandes tipos:

- **Simplex** (não ramificados) – podendo ser unicelulares ou pluricelulares, glandulares ou não glandulares, peltados, gancheados, urticantes, etc.;

Quadro 7. Tipos frequentes de indumento (adaptado de Vasconcellos 1969).

Indumento	Descrição	Exemplos
Indumento não constituído por pelos		
Escamoso	Com pequenas projeções aplanadas conectadas à epiderme por um pequeno “pé” (escamas)	Receptáculo de muitas compostas
Pruinoso	Superfície com placas de cera	Turiões de <i>Rubus ulmifolius</i> (Rosaceae) «silva-comum»
Farinoso (=pulverulento)	Superfície coberta com um pó geralmente de natureza cerosa	<i>Atriplex halimus</i> (Amaranthaceae) e página inferior das <i>Primula</i> (Primulaceae)
Papiloso	Com pequenas pequenas projeções epidérmicas unicelulares em forma de mamilo (papilas)	Folhas de muitos <i>Rumex acetosa</i> (Polygonaceae)
Indumento de pelos compridos a intermédios		
Acetinado (=ceríceo)	Pelos aplicados e densos que atribuem um brilho de cetim	Folhas de <i>Salix alba</i> (Salicaceae) «salgueiro-branco»
Ciliado (=celheado)	Pelos concentrados na margem das folhas	<i>Erica tetralix</i> e <i>E. ciliata</i> (Ericaceae)
Flocoso	Pelos que se destacam em flocos irregulares	<i>Verbascum pulverulentum</i> (Scrophulariaceae)
Hirsuto	Pelos densos, um pouco rígidos mas flexíveis, patentes ou quase	<i>Echium lusitanicum</i> (Boraginaceae)
Hispido	Pelos muito rígidos, quase picantes, patentes e não muito densos	Muitas <i>Boraginaceae</i>
Lanoso	Pelos crespos (ondulados) e macios, como a lã	<i>Marrubium vulgare</i> (Lamiaceae)
Piloso	De pelos macios erguidos e não ondulados	
Setífero	Com sedas, i.e. pelos ásperos mais ou menos rígidos e fortes	<i>Echium tuberculatum</i> e <i>E. vulgare</i> (Boraginaceae)
Tearâneo (=aracnoide)	Com pelos finos e macios, tenuemente entrelaçados, como uma teia de aranha	<i>Carthamus lanatus</i> (Asteraceae)
Tomentoso	Com pelos moles enleados formando um enfeltrado denso	<i>Salix atrocinerea</i> (Salicaceae) «borrazeira-preta»
Urticante	De pelos urticantes	<i>Urtica</i> (Urticaceae) «urtigas»
Viloso	Pelos longos, macios, direitos ou sinuosos, não muito densos, patentes ou subpatentes e não entrecruzados	Folíolos do <i>Lupinus albus</i> (Fabaceae) «tremoceiro-branco» e <i>Vicia villosa</i> (Fabaceae)
Indumento de pelos curtos		
Aveludado	Pelos finos, densos e erguidos, de toque e aspecto semelhante ao do veludo	<i>Quercus pyrenaica</i> (Fagaceae)
Lanuginoso	De pelos crespos e macios	<i>Chamaemelum nobile</i> (Asteraceae) «macela»
Puberulento	Pelos muito curtos e esparsos	<i>Galium verum</i> (Rubiacae)
Pubescente*	Pelos fracos e pouco densos	<i>Agrimonia eupatoria</i> (Rosaceae)

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

- **Ramificados** – bifurcados (em forma de T ou de Y), estrelados (em forma de estrela, sésseis ou pediculados), dendríticos, etc.

As plantas podem combinar mais de um tipo de indumento. Por exemplo, as *Lamiaceae* «labiadas» possuem um ou mais tipos de glândulas e de pelos glandulosos, combinados com pelos não glandulosos, simples ou ramificados. Os órgãos desprovidos de indumento dizem-se **glabros**; **glabrescentes** se este for raro e esparso. O crescimento secundário implica a eliminação do indumento dos caules. As folhas e as peças da flor não têm crescimento secundário mas podem perder parte do indumento com a idade.

Para além da presença de indumento, a superfície dos órgãos herbáceos pode ser: (i) viscosa – superfície viscosa, *e.g.*, folhas e caules de *Cistus ladanifer* (*Cistaceae*) «esteva»; (ii) alveolada – com pequenas depressões separadas por pequenas arestas; (iii) perfurada – com pequenas perfurações.

TECIDOS E ESTRUTURAS SECRETORAS

Entende-se por **secreção** o transporte e a acumulação de produtos do metabolismo de uma região para outra à escala da célula, ou do interior da célula secretora para qualquer outro local no corpo da planta (Beck 2010). Uma parte importante do estudo da secreção vegetal está focado nos chamados **metabolitos secundários**, substâncias orgânicas que não estão diretamente envolvidas no metabolismo primário (*e.g.*, crescimento, diferenciação celular e reprodução). As resinas, mucilagens, terpenos, alcaloides ou os óleos essenciais são exemplos comuns de metabolitos secundários.

A localização e a estrutura dos **tecidos secretores** (especializados na secreção) das plantas é muito variada. Dividem-se em dois grandes grupos: tecido glandular e tecido laticífero. O **tecido glandular** é parte integrante de vários tipos de **estruturas secretoras** como sejam as glândulas, os corpos nutritivos, os hidátodos, os nectários florais e extraflorais, os osmóforos, e as cavidades e ductos de resina. Os **tecidos laticíferos** secretam látex.

Glândulas

As **glândulas** possuem, por definição, capacidade secretora. A sua morfologia é muito diversa assim como os critérios usados na sua classificação; *e.g.*, glândulas epidérmicas (externas) ou internas, e glândulas unicelulares ou pluricelulares. Deixo o estudo das glândulas internas para os textos especializados de anatomia vegetal (*e.g.*, Moreira 2010). As **glândulas epidérmicas** podem ser sésseis, embebidas na epiderme, ou providas de um pequeno pé flexível (**pelos glandulosos**) ou rígido (**glândulas estipitadas**) (Figura 27-A). As substâncias secretadas

Quadro 8. Função do indumento.

Função	Mecanismo
Proteção contra o excesso de radiação	Ensombreamento da superfície foliar através da reflexão ou absorção da radiação solar.
Proteção a contra a perturbação mecânica	Indumento, por exemplo, amortece a ação mecânica de grãos de areia ou da salsugem projetados pelo vento.
Incremento da captura de luz para a fotossíntese	Reflexão da radiação solar em direção às células fotossintéticas do mesófilo foliar.
Redução das perdas de água	Aumento da resistência à difusão de vapor de água conseguida com um aumento da espessura da camada limite e da formação de uma camada gasosa estável, rica em água, entre os pelos e a superfície foliar.
Isolamento térmico	Formação de uma camada gasosa estável entre os pelos e a superfície foliar e aumento da espessura da camada limite.
Retenção de nutrientes	Redução das perdas de iões por lixiviação da superfície foliar.
Tolerância à salinidade	Movimento ativo de sais do interior do mesófilo foliar para o exterior.
Defesa contra a herbivoria	Repulsão de insectos ou vertebrados com pelos glandulosos.
Defesa contra microrganismos patogénicos	Afastamento do inóculo (<i>e.g.</i> , esporos de fungos) da superfície foliar (Figura 28-A).
Proteção dos estomas	Redução dos riscos de bloqueio dos estomas com água ou partículas sólidas.
Digestão de insectos e outras “presas”	Produção de enzimas proteolíticas (Figura 28-B).

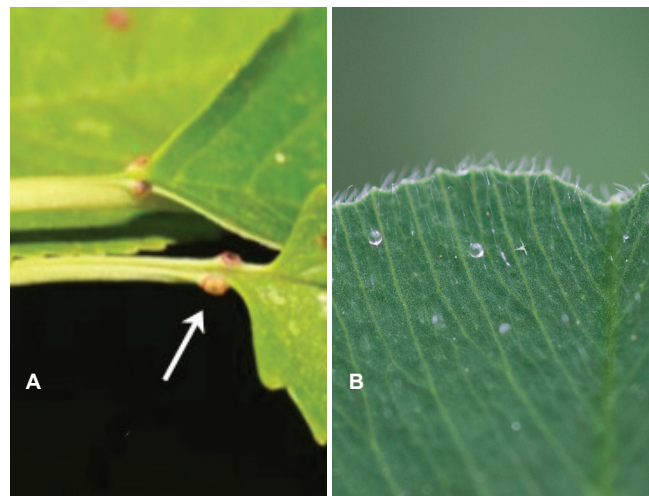


Figura 30. A) Nectários extraflorais: base do limbo de cerejeira. B) Hidátodos: gutação em folhas de trevo-subterrâneo» cultivado em estufa. [Portugal; fotos do autor].

incluem enzimas proteolíticas, sais, resinas, óleos essenciais e substâncias urticantes. As glândulas produtoras de enzimas proteolíticas das plantas carnívoras (**glândulas digestivas**) participam na digestão externa de insectos e de outros organismos (Figura 28-B). As **glândulas salinas** desenvolvem-se, com abundância, nas plantas adaptadas a solos salinos ricos em cloreto de sódio, como acontece nas *Amaranthaceae* dos sapais holárticos (*e.g.*, gen. *Atriplex*) e em algumas plantas dos mangais tropicais (*e.g.*, *Avicen-*

nia sp.pl. [Acanthaceae] «mangue-branco», Figura 27-C). As glândulas epidérmicas que secretam óleos essenciais e/ou resinas têm, muitas vezes, uma forma globosa, quase microscópica, e cor amarela ou vermelha brilhante. Rompem-se e libertam o seu conteúdo quando perturbadas (e.g., passagem de um inseto). A abundância deste tipo de glândulas nas plantas-com-flor indicia a sua importância na proteção dos órgãos herbáceos contra a herbivoria, sobretudo por insetos. Nas *Urtica* (Urticaceae) «urtigas», os pelos glandulosos são ocos e preenchidos com um líquido venenoso e urticante. A extremidade do pelo é arredondada e parte-se com facilidade em contacto com um corpo estranho. A parte remanescente toma a forma de uma agulha e penetra facilmente a pele dos mamíferos libertando o seu conteúdo no interior do corpo do animal.



Figura 31. Produção de látex. A) Extração de látex em *Hevea brasiliensis* (Euphorbiaceae) «seringueira» a partir do qual se faz a borracha natural. B) Do látex da *Papaver somniferum* (Papaveraceae) «dormideira» produz-se o mais poderoso inibidor da dor de uso médico, a morfina. [A] Amazônia, Brasil; cortesia de Joana Oliveira. B) Cultivo legal no Alentejo (Portugal); foto do autor].

Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos

Os **hidátodos** (Figura 30-B) são pequenas cavidades com um poro por onde é excretada solução xilémica. Este fenómeno designa-se por gutação, ocorre com frequência quando o ar está saturado de água. Os hidátodos são comuns nas plantas das florestas tropicais húmidas. Os **nectários extraflorais** (Figura 30-A), ao contrário dos hidátodos, excretam soluções açucaradas de proveniência floémica – as meladas – que servem de recompensa em relações mutualistas com insetos. Enquanto os nectários florais oferecem recompensas a polinizadores, os nectários extraflorais servem recompensas a insetos mutualistas que defendem a planta contra a herbivoria (e.g., formigas que atacam larvas herbívoras de borboletas e outros insetos herbívoros) (Nepi *et al.* 2009). Os nectários extraflorais geralmente localizam-se no limbo ou nos extremos proximal ou distal do pecíolo das folhas, por vezes, em bolsas especializadas (domácias); e.g., nectários extraflorais dos pecíolos das *Passifloraceae* «maracujazeiros» e da cerejeira. Os apicultores conhecem bem o mel de melada, que tem um valor de mercado inferior ao mel de néctar. O estudo dos nectários florais e dos osmóforos fica relegado para o capítulo sobre a flor ("[Nectários florais e osmóforos](#)").

Os **corpos nutritivos** são secreções sólidas de substâncias nutritivas proteicas, lipídicas ou glicídicas, com função de recompensa em relações mutualistas planta-inseto, geralmente com formigas (*Hymenoptera*, *Formicidae*). As relações mutualistas planta-formiga designam-se por **mirmecofilia**. Os corpos nutritivos diferem dos nectários pelo facto de serem integralmente consumidos, e não apenas os produtos por eles secretados. Podem localizar-se nas folhas, na base do pecíolo, nos caules ou

mesmo na flor. As formigas sul-americanas do género *Pseudomyrmex* constroem formigueiros em espinhos ocos e consomem corpos nutritivos situados no ápice dos folíolos de algumas *Vachellia* (e.g., *Vachellia* [Acacia] *cornigera*, *Fabaceae*), em contrapartida defendem a árvore do ataque de insetos e mamíferos herbívoros, eliminam folhas e caules de outras espécies de plantas que contactem com a árvore colonizada e suprimem as plantas que germinem na sua vizinhança (Rickson 1975). Caules ocos para alojar formigueiros são comuns em espécies pioneiras das florestas tropicais (e.g., *Macaranga* [Euphorbiaceae] em África).

Produção de látex

Algumas angiospérmicas exsudam, naturalmente ou por feridas, sobretudo pelo caule, líquidos de diferente cor e viscosidade. Os exsudados mais ou menos viscosos, não translúcidos, de cor branca, amarela, laranja, vermelha ou negra são designados por látex. O **látex** é uma emulsão complexa de proteínas, açúcares, resinas, gomas e alcaloides, por vezes de grande toxicidade, que coagula e seca quando exposta ao ar. Podem existir canais laticíferos nos caules, raízes, folhas e frutos, sendo sempre mais abundantes no caule. O látex desempenha três funções maiores: (i) proteção contra fungos e bactérias; (ii) proteção contra a herbivoria; (iii) eliminação de subprodutos tóxicos do metabolismo. As resinas – substâncias com o aspecto e propriedades similares às resinas das gimnospérmicas – desempenham uma funções similares.

Mais de 12.000 espécies de plantas-com-flor produzem látex. A sua presença, cor e abundância têm grande interesse taxonómico, sobretudo entre a flora arbórea e

lianoide tropical. As espécies laticíferas mais frequentes na flora ibérica pertencem à subfamília *Cichorioideae* das *Asteraceae* e ao género *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) «eufórbias». Pertence, igualmente, à família *Euphorbiaceae* a *Hevea brasiliensis* «árvore-da-borracha» cujo látex é utilizado no fabrico da borracha-natural (Figura 31-A). Muitas outras famílias compreendem espécies produtoras de látex: *Moraceae* (e.g., géneros *Ficus* «figueiras» e *Morus* «amoreiras»), *Caricaceae* (e.g., papaveira), *Apocynaceae* (e.g., lianas africanas do género *Landolphia*) e *Anacardiaceae* (e.g., *Rhus coriaria* «sumagre»). O látex é também muito frequente nas plantas da família *Papaveraceae*: o látex de *Papaver* «papoilas» é rico em alcaloides psicotrópicos (e.g., morfina, um derivado da fenilalanina) e o látex amarelo de *Chelidonium majus* «celidónia ou erva-das-verrugas» serve para cauterizar cravos e verrugas (Figura 31-B).

GALHAS

As **galhas** são crescimentos anormais causados por insetos, ácaros, fungos, bactérias ou feridas (Figura 32). São mais comuns nas folhas mas ocorrem também nas raízes, caules e nas estruturas da flor. Frequentemente, mostram formas características que permitem identificar, de forma indireta, o agente causal. As galhas são muito comuns em *Quercus* (*Fagaceae*) «carvalhos»; e.g., galhas de *Andricus quercustozae* (*Hymenoptera*, *Cynipidae*) em *Q. pyrenaica* ou *Q. faginea* subsp. *faginea*, vulgarmente conhecidas por bugalhos, ou as galhas de *Dryomyia lichtensteini* (*Diptera*, *Cecydomidae*) no sobreiro e *Q. rotundifolia*. O nome vulgar da mediterrânica *Pistacia terebinthus* (*Anacardiaceae*) – «cornalheira» – deve-se às galhas folheares corniformes produzidas pela *Baizongia pistaciae* (*Homoptera*, *Pemphigidae*). Nos ramos das oliveiras varejadas com violência são comuns galhas de origem bacteriana – «tuberculose» – causadas pela *Pseudomonas savastanoi*, uma bactéria de ampla utilização em biotecnologia vegetal (Figura 33). Os nódulos das leguminosas são também uma galha de etiologia bacteriana. A introdução a partir da América do Norte da filoxera da videira (*Daktulosphaira vitifoliae*, *Hemiptera*, *Phylloxeridae*) – um inseto galhícola de raízes – teve um efeito devastador na economia das regiões vitícolas, no final do século XIX. Crê-se que chegou à região do Douro em 1868 (Martins 1991). A crise foi debelada com a introdução da técnica da enxertia de garfo em

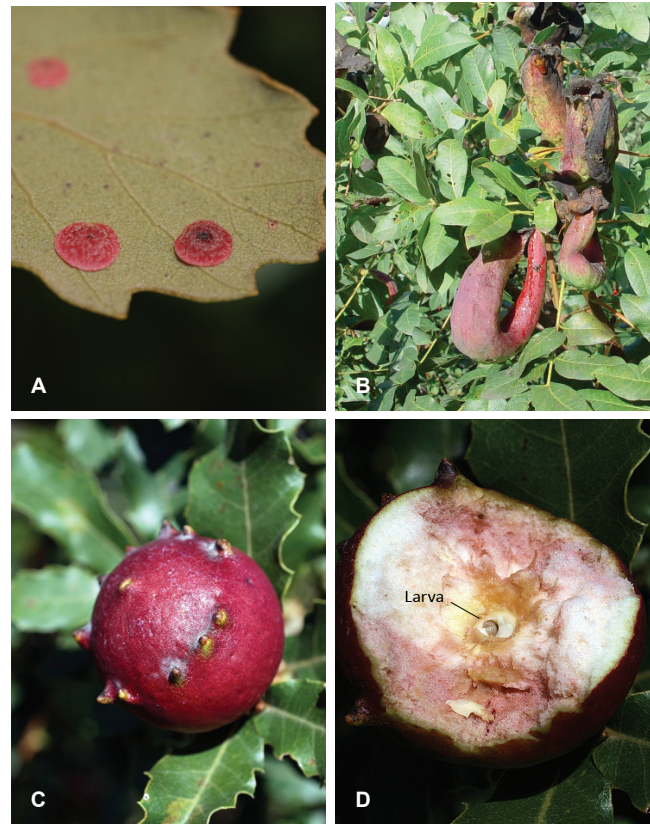


Figura 32. Galhas causadas por insetos. A) Galha de *Neuroterus quercusbaccarum* (*Hymenoptera*, *Cynipidae*) em *Quercus faginea* (ca. 6 mm). B) Galhas de *Baizongia pistaciae* (*Homoptera*, *Pemphigidae*) em *Pistacia terebinthus*. C) e D) Bugalho de *Andricus quercustozae* (*Hymenoptera*, *Cynipidae*) em *Q. faginea* (ca. 3,5 cm). [Fotos do autor].



Figura 33. Galhas bacterianas. Galhas de *Pseudomonas savastanoi* em oliveira. [Cortesia José Alberto Pereira].

porta-enxertos de espécies de *Vitis* resistentes à filoxera, de origem norte-americana.

3. RAIZ

NATUREZA E FUNÇÕES DA RAIZ

A **raiz** é um dos três órgãos fundamentais das plantas. Evoluiu depois do caule e antes da folha [Vol. II]. Ao contrário dos caules e das folhas, o sistema radicular tem um **geotropismo positivo**^[41] e, salvo raras exceções, permanece oculto no solo durante todo o ciclo de vida das plantas. Além do geotropismo positivo, caracterizam a raiz uma simetria radial, a ramificação endógena, e a presença de pêlos radiculares e de calíptra (Kenrick & Strullu-Derrien 2014).

As raízes desempenham sete grandes funções (Quadro 9), combinadas de diferentes formas consoante as espécies e distribuídas de forma desigual por todo o sistema radicular. A função fotossintética a nível radicular é rara na natureza. A *Trapa natans* (*Trapaceae*), uma planta aquática comum nas regiões tropicais da África e da Ásia, produz raízes aquáticas fotossintéticas que distinguem por serem profundamente divididas (laciniadas) (Figura 34). A ancoragem no solo e a absorção e o transporte de água e nutrientes são as funções mais importantes. A absorção está concentrada nas extremidades radiculares. Genericamente, apenas 10% do comprimento total sistema radicular absorve água, e não mais de 30% participa na captura de nutrientes (Hodge *et al.* 2009). A fração restante, de maior diâmetro, transporta água e nutrientes em direção à parte aérea, fotoassimilados no sentido inverso, prende as plantas ao substrato e, nas plantas perenes, tem uma importante função de reserva.

A grande maioria das plantas absorve água e nutrientes do solo pelas raízes, mas há exceções. Nas plantas parasitas, os nutrientes e a água são total, ou parcialmente, obtidos nos seus hospedeiros pela ação de raízes metamorfoseadas em haustórios (Quadro 11). As plantas epífitas extraem com raízes aéreas especializadas nutrientes de resíduos orgânicos (*e.g.*, folhas mortas), de partículas inorgânicas arrastadas pelo vento (*e.g.*, argilas), e da água da chuva ou dos nevoeiros. Nas bromélias (*Bromeliaceae*) epífitas, a absorção de água e nutrientes é feita por peque-

Quadro 9. Funções da raiz.

Função	Mecanismo
Absorção de água e nutrientes	Função primordial da raiz. Dos 27 elementos essenciais que constituem o corpo das plantas-terrestres apenas o carbono e o oxigénio não são total, ou em grande parte, absorvidos pela raiz a partir do solo. A rizosfera é o volume de solo influenciado pela atividade radicular.
Exclusão de substâncias tóxicas	Assim como absorve eficientemente nutrientes do solo, a raiz impede a entrada no corpo das plantas de substâncias tóxicas (<i>e.g.</i> , cloreto de sódio em solos salinos).
Ancoragem	O substrato mais comum é o solo; em muitas trepadeiras as raízes aéreas desempenham a mesma função noutros substrato (<i>e.g.</i> , superfícies rochosas e ou outras plantas).
Reserva	Função particularmente evidente nas raízes tuberosas. Os tecidos parenquimatosos das raízes secundárias têm uma importante função de reserva.
Transporte	O transporte de água e nutrientes até ao caule, e a redistribuição dos produtos da fotossíntese provenientes da parte aérea é desempenhado pelas partes mais velhas do sistema radicular.
Trocias gasosas	Direta ou indiretamente todas as células vegetais efetuam trocas gasosas com a atmosfera ou com a atmosfera do solo; algumas espécies possuem raízes especializadas nessa função (pneumatóforos).
Síntese de reguladores de crescimento	Sobretudo citoquininas.
Assimilação	Função rara na natureza.

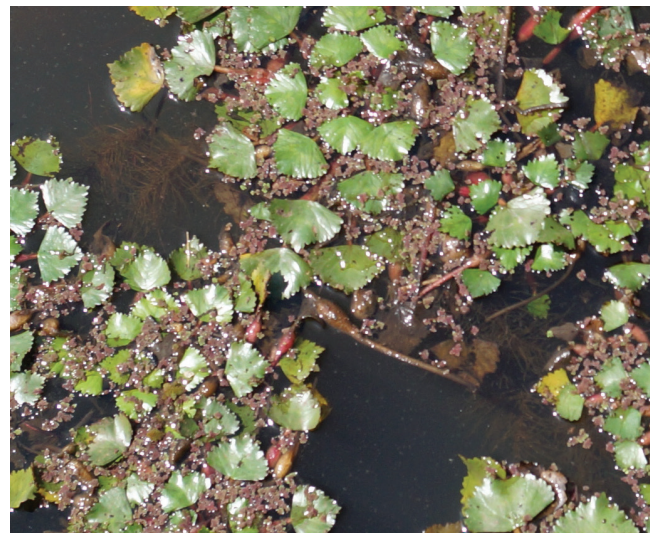
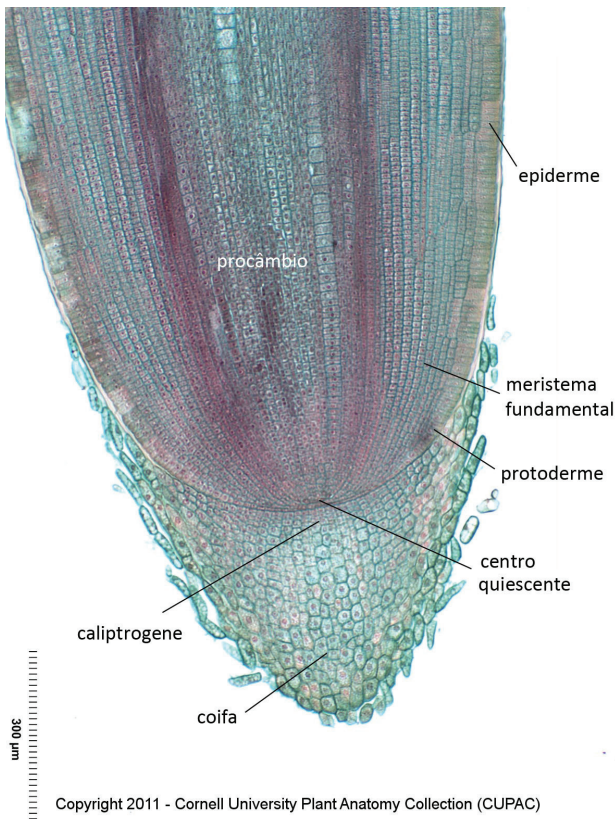


Figura 34. Função fotossintética na raiz. As raízes de *Trapa natans* (*Trapaceae*), visíveis submersas na água, realizam a fotossíntese, uma característica rara nas plantas com flor. Na foto observam-se folhas ovado-angulosas de *T. natans*, acompanhadas pelo feto flutuante *Azolla pinnata* subsp. *africana* (*Azollaceae*). [Rio Geba, Bafatá, Guiné-Bissau; foto do autor].

nas escamas situadas na base das folhas, mergulhadas na água que enche as bainhas; as raízes aderem as plantas ao substrato.

[41] Cresce afundando-se no solo.



Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

Figura 36. Anatomia do ápice radicular (corte longitudinal da coifa, da zona de divisão e da zona de alongamento). Comparar com figura ao lado. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor].

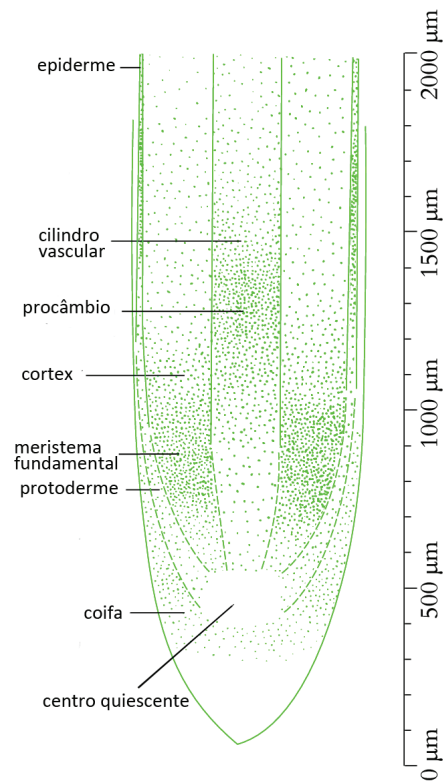


Figura 35. Representação esquemática da anatomia do ápice radicular (corte radial do meristema apical e da zona de alongamento). *N.b.*, a densidade de pontos indica a intensidade das mitoses. [Adaptado com modificações de Jensen & Kavaljian (1958)].

ANATOMIA DA RAIZ

Estrutura primária da raiz

Meristemas e tecidos

A raiz primária é construída pelo meristema apical radicular (Figura 35). No promeristema distingue-se um **centro quiescente** (*quiescent centre*) de células iniciais de baixa ou nula atividade mitótica que se esbate, ou anula, nos períodos de repouso vegetativo (Rudal 2007). As células do centro quiescente parecem exercer algum controlo sobre o funcionamento das células imediatamente vizinhas (Jenik *et al.* 2007). Além do centro quiescente, o promeristema apical radicular inclui outras células iniciais e as suas descendentes mais diretas sem sinais de diferenciação celular (células estaminais). Numa posição proximal relativamente ao promeristema reconhecem-se três regiões teciduais meristemáticas de transição – a protoderme, o meristema fundamental e o procâmbio ("**Meristemas**") (Figura 35, Figura 36) – constituídas por células com evidências de diferenciação (células progenitoras).

O meristema apical está permanentemente encapsulado pela **calíptr**a (= **coifa**), uma estrutura em forma de capuz que protege as células meristemáticas do contacto direto com as partículas do solo e lubrifica o avanço das raízes. Recordo que nos ápices caulinares a proteção do meristema é realizada de outro modo, por esboços foliares. Em posição distal em relação ao centro quiescente distingue-se um grupo de células meristemáticas formadoras da calíptr, a **caliptrogene** (*calyptrogen*). Esta região meristemática pode, em algumas espécies, colaborar na construção da epiderme e do tecido fundamental. À medida que as raízes se alongam, a calíptr liberta para o exterior uma mucilagem lubrificante – o **mucigel** – e as suas camadas celulares externas de natureza parenquimatosa desagregam-se, sendo substituídas por outras provenientes da caliptrogene. Portanto, o meristema apical radicular diferencia células de distinta natureza para diante (distalmente) e para trás (proximalmente) do centro quiescente. O meristema apical caulinar só forma células para trás do promeristema e não apresenta um centro quiescente.

Num corte transversal de uma raiz primária diferenciada distinguem-se do exterior para o interior, as seguintes camadas teciduais (Figura 37): (i) a epiderme, (ii) o córtex primário e (iii) o cilindro central. As características

histológicas da epiderme, do parênquima e dos tecidos vasculares foram descritas no ponto "[Os tecidos vegetais](#)".

Epiderme e córtex

A **epiderme da raiz** é normalmente unisseriada, e desprovida de cutícula e estomas. A epiderme é multisseriada nas raízes com velâmen ([Quadro 11](#)). Na zona pilífera, as células epidérmicas prolongam-se para o exterior sob a forma de pelos radiculares (*v.i.*) ([Figura 42](#)).

Constitui o **córtex radicular** a porção de tecido fundamental, tipo parênquima (fundamental ou de reserva), localizado entre a epiderme e o periciclo, exclusive ([Figura 37](#)). Quando presente, o aerênquima desenvolve-se nesta parte anatómica da raiz. O córtex inclui também a hipoderme (nem sempre presente) e a endoderme. Na raiz primária, o córtex é mais espesso do que o cilindro central. As células do córtex apresentam uma forma arredondada, paredes celulares delgadas e abundantes espaços intercelulares. Têm uma importante função de reserva, óbvia nas raízes tuberosas, e são, geralmente, transparentes. Na proximidade da epiderme, ou da endoderme, podem percorrer o córtex feixes de esclerênquima (fibras corticais). O funcionamento das raízes contrácteis depende de células corticais especializadas ("[Metamorfoses da raiz](#)"). Numa análise comparativa da estrutura primária da raiz e do caule nas plantas vasculares, o córtex radicular sobressai pela espessura e pela perfeição do seu contorno.

Na **endoderme**, a camada mais interna do córtex, observam-se bandas de suberina ou lenhina – **bandas de Caspary** (*Casparian strip*) – a revestir as paredes radiais e transversais da endoderme ([Figura 38](#), [Figura 39](#)). As **células de passagem** (*passage cells*) não apresentam bandas; são particularmente abundantes nas raízes das dicotiledóneas e, por regra, situam-se de frente ao xilema. A endoderme é bem nítida nas monocotiledóneas, com células em forma de barril, espessadas em U ([Figura 38](#), [Figura 39](#)). A impermeabilização da parede celular endodérmica – a suberina e a lenhina são substâncias hidrofóbicas – obriga a água e os nutrientes que circulam pelos espaços intercelulares e pelas paredes celulares da epiderme e do córtex (via apoplástica), a penetrar nas células (via simplástica) da endoderme. A endoderme tem, assim, um papel fundamental na seletividade dos processos de absorção ocorridos na raiz. Não surpreende, por isso, que seja funcional logo abaixo do ápice radicular, na zona pilífera ("[Morfologia da extremidade radicular e ramificação](#)").

A **hipoderme** é uma camada uni ou pluricelular de células morfológicamente distintas (geralmente mais regulares) das demais células corticais, particularmente frequente nas monocotiledóneas ([Figura 41-A](#)). A hipoderme é esclerenquimatosa na monocotiledóneas e colenquimatosa nas dicotiledóneas. As paredes celulares da hipoderme podem apresentar bandas de Caspary a reforçar a seletividade radicular, tomando então o nome de **exoderme** (Schreiber & Franke 2011). A hipoderme

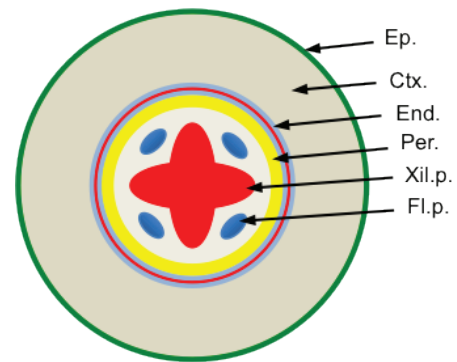


Figura 37. Representação esquemática da anatomia da raiz primária (corte transversal): Ep. – epiderme; Ctx. – córtex; End. – endoderme com bandas de Caspary (a vermelho); Per. – periciclo; Xil.p. – xilema primário; Fl.p. – floema primário. [Original].

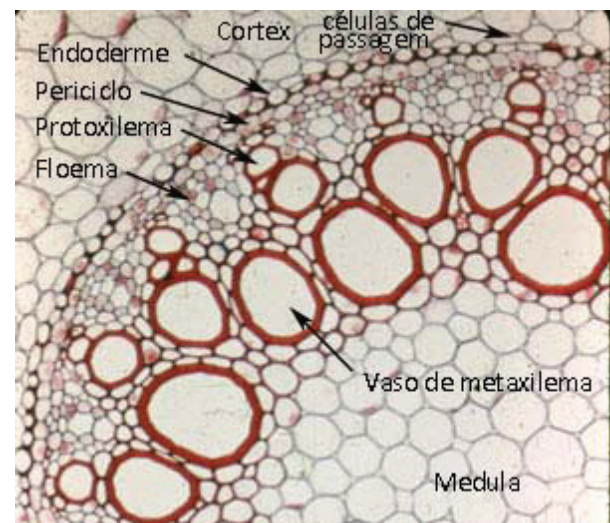


Figura 38. Anatomia do cilindro central da raiz primária de monocotiledónea (corte transversal do cilindro central). Raiz poliarca de *Asparagus* (*Asparagaceae*). [Curtis *et al.*, (2002); interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor].

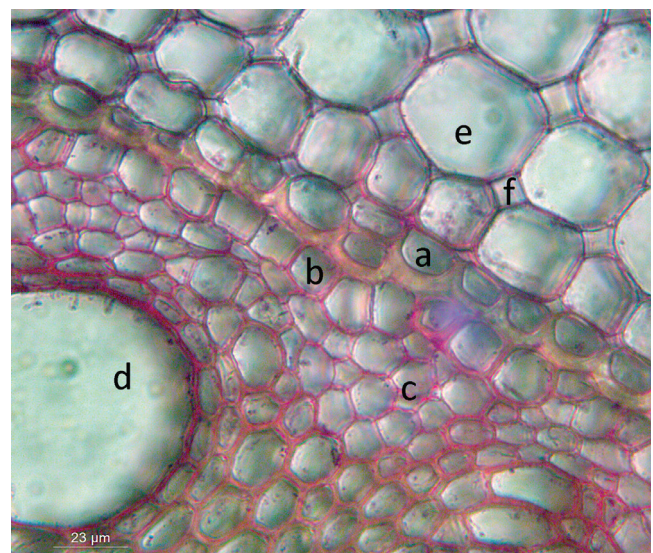


Figura 39. Endoderme, bandas de caspary e periciclo (corte transversal do cilindro central de uma dicotiledónea): a – endoderme; b – periciclo; c – floema; d – vaso lenhoso; e – célula do parênquima cortical; f – espaço intercelular. N.b., bandas de Caspary na endoderme. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança].

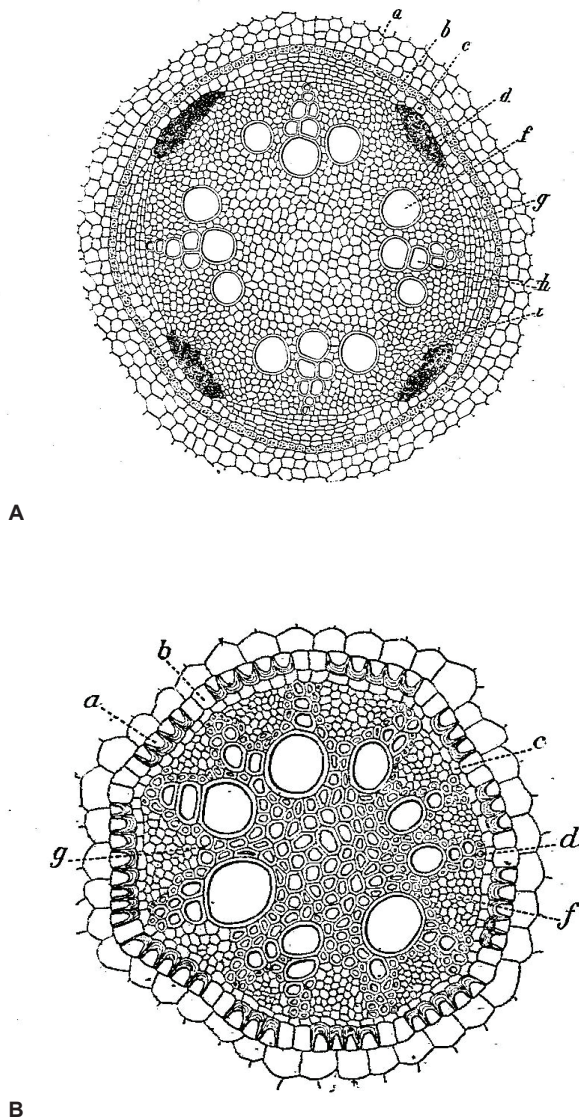


Figura 40. Número de feixes vasculares (pólos) nas raízes de mono e dicotiledóneas (corte transversal do cilindro central). **A)** Cilindro central de uma dicotiledónea – raiz tetrarca de *Vicia faba* (*Fabaceae*) «faveira»: a – córtex; b – endoderme (com grânulos de amido); c – periciclo; d – fibras floémicas de esclerênquima; f – metaxilema; g – periciclo; h – xilema; i – floema. **B)** Cilindro central de uma monocotiledónea – raiz poliarca de *Iris germanica* (*Iridaceae*) «lírio»: a – endoderme com bandas de Caspary em U; b – células de passagem (de frente ao xilema); c – periciclo; d – xilema; f – floema; g – medula esclerificada. [Belzung (1900)].

é mais frequente em plantas de habitats xéricos ou nas raízes que progridem perto da superfície do solo porque reduz significativamente os movimentos de água para o exterior (Dickison 2000).

Cilindro central

O **cilindro central** ou **estela** é delimitado exteriormente por uma camada geralmente unisseriada de células, o **periciclo**. O periciclo pertence à estela porque tem origem no mesmo grupo de células meristemáticas que produz o tecido vascular (Esau 1977). Seguem-se-lhe em direção ao interior da raiz, os tecidos vasculares e, no centro da raiz, uma massa de células parenquimatosas ou

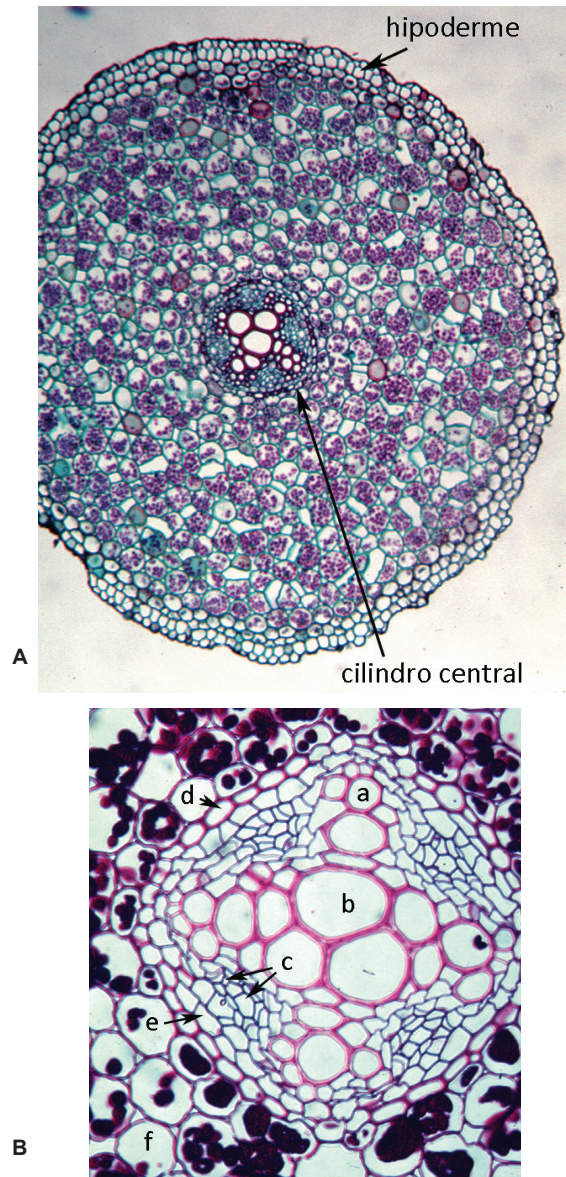


Figura 41. Hipoderme e anatomia do cilindro central da raiz primária de dicotiledónea (corte transversal). Raiz tetrarca de *Ranunculus* (*Ranunculaceae*). **A)** Corte transversal da raiz; *n.b.*, presença de hipoderme, a enorme espessura do córtex, a endoderme espessada com bandas de Caspary, células de passagem, o periciclo e a ausência de medula. **B)** Cilindro central: a – protoxilema; b – metaxilema; c – floema, as setas indicam um elemento crivoso (células grandes) e uma células companheira (células mais pequenas); d – endoderme; e – periciclo; f – células do parênquima cortical [Curtis, *et al.* (2002); interpretação das estruturas anatômicas da responsabilidade do autor].

esclerenquimatosas, a **medula** (Figura 37). O periciclo é constituído por células de paredes espessadas, compactas, sem espaços intercelulares que mantêm a capacidade meristemática até eventualmente serem destruídas pelo crescimento secundário. As raízes laterais diferenciam-se no periciclo. Geralmente, o câmbio vascular e a primeira felogene têm também origem nas células do periciclo. Embora característico da raiz, em algumas espécies o periciclo estende-se até ao caule primário (Esau 1977).

Em corte transversal são constantes na vasculatura primária da raiz (Figura 41): (i) **feixes discretos, simples e alternos**; e (ii) feixes de xilema radialmente alongados formando como que uma estrela. Dizem-se discretos e simples porque o xilema e o floema surgem em feixes

individualizados – separados por camadas estreitas de parênquima (**parênquima vascular**) ou esclerênquima – com apenas um tipo de tecido vascular. Alternos (= radiais), porque o xilema e o floema se sucedem de forma concêntrica, por regra concentrados na periferia do cilindro central. Os **feixes vasculares primários** da raiz são ainda **abertos** (nas gimnospermas e dicotiledóneas) ou **fechados** (nas monocotiledóneas), caso sejam, ou não, atravessados pelo câmbio vascular. Consoante o número de feixes de xilema as raízes primárias dizem-se diarcas (2 feixes), triarcas (3 feixes), tetrarcas (4 feixes) ou poliarcas (mais de 4 feixes). Geralmente, as raízes das dicotiledóneas *s.l.* são **di**, **tri** ou **tetrarcas** (Figura 40-A e B) e as das monocotiledóneas **poliarcas** (Figura 40-C). As monocotiledóneas podem ainda apresentar um grande vaso lenhoso no centro da raiz.

A diferenciação do xilema primário é centrípeta: primeiro forma-se o protoxilema numa posição mais exterior, na vizinhança do periciclo; os elementos do metaxilema são de maior diâmetro, mais espessos (de espessamento reticulado ou pontuado) e ficam retidos no interior do cilindro vascular (Figura 38, Figura 40). A diferenciação do xilema primário caulinar (e do xilema secundário quer no caule quer na raiz), pelo contrário, faz-se de dentro para fora: é centrífuga. O protoxilema radicular é **exarco** e o protoxilema caulinar **endarco**.

A estrutura do floema primário é variável, pode resumir-se a uns quantos tubos crivosos, ou envolver tecidos de suporte; *e.g.*, fibras floémicas. A diferenciação do floema primário segue o mesmo padrão do xilema primário: o **protofloema** tem uma posição mais externa do que o **metafloema** mas, ao contrário do protoxilema e do metaxilema, são difíceis de distinguir em corte histológico.

Morfologia da extremidade radicular e ramificação

As raízes recém-formadas são delgadas e frágeis, sem tecidos secundários. A sua uniformidade morfológica é apenas aparente. No ápice radicular reconhece-se uma sequência de 5 zonas anatómicas (Figura 42):

- Coifa (*root cap*);
- Zona de divisão (*cell division zone*);
- Zona de alongamento (*cell elongation zone*);
- Zona pilífera (*maturation* ou *root-hair zone*);
- Zona de ramificação (*root branching zone*).

A anatomia da coifa e da zona de divisão foram detalhadas anteriormente (Figura 35, Figura 36). Atrás da zona de divisão situa-se uma curta zona de alongamento e logo a seguir a zona pilífera, com não mais de 1 cm de comprimento. As células da raiz multiplicam-se no meristema apical (**zona de divisão**), e expandem-se e diferenciam-se nos vários tecidos que compõem a raiz na **zona de alongamento**. As células recém-formadas alongam-se mais de dez vezes empurrando para diante a raiz solo adentro. É nesta zona que se diferenciam o xilema e

Figura 42. Representação esquemática da zinação anatómica da extremidade radicular. Legenda: a) coifa e meristema apical radicular, b) zona de alongamento, c) zona pilífera, d) zona de ramificação, e) ramificação.

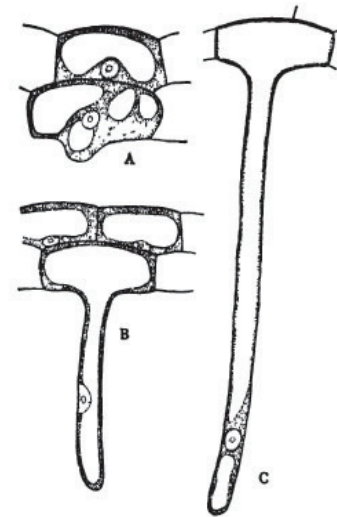
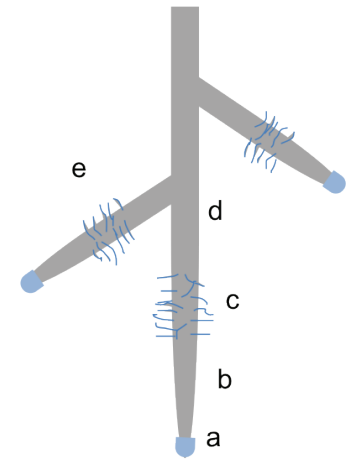


Figura 43. Diferenciação dos pelos radiculares. *N.b.*, natureza unicelular dos pelos radiculares. Somente algumas células da epiderme (os tricoblastos) são capazes de iniciar pelos radiculares; o pelo começa como uma pequena papila (a); em seguida o núcleo migra para o pelo (b); o pelo maduro é dominado por um enorme vacúolo (c). [Holman & Robbins (1939)].

o floema; primeiro o floema de modo a assegurar o fornecimento de fotoassimilados à extremidade da raiz, e só depois o xilema.

No sistema radicular das plantas herbáceas jovens, acabadas de arrancar do solo, sobressaem pequenas raízes laterais, muito branca, que os menos avisados confundem com pelos radiculares. Com uma simples lupa de mão observam-se na extremidade destas raízes estruturas filiformes, muito mais pequenas, essas sim, correspondentes aos pelos radiculares. A epiderme das raízes é constituída por dois tipos de células, com e sem pelos. Os **pelos radiculares** (*radicular hairs*) são protuberâncias laterais das células epidérmicas (Figura 43). A presença de pelos radiculares define a chamada **zona pilífera**. Nas plantas aquáticas são perpendiculares à superfície da raiz, nas plantas-terrestres acomodam-se aos poros do solo. Os

pelos radiculares aumentam a superfície de contacto da raiz com as partículas e a solução do solo. A maior parte da água e dos solutos consumidos pelas plantas são absorvidos nesta região da raiz. Os pelos radiculares desempenham um papel particularmente importante na absorção de nutrientes presentes em baixas concentrações na solução do solo (*e.g.*, azoto e boro), ou retidos nas frações sólidas do solo (*e.g.*, fósforo).

Os pelos radiculares têm uma parede celular muito delgada; são tão frágeis e tão intimamente envolvidos pelas partículas do solo que é impossível extrair uma planta do solo com raiz nua sem os danificar. A exposição de alguns segundos ao ar seco é suficiente para degenerarem de forma irreversível. O transplante é sempre traumático para as plantas por causa da fragilidade dos pelos radiculares. Muitas espécies são capazes de reconstruir as raízes finas e resistem à transplantação com raiz nua, sobretudo se o período de exposição das raízes for curto e/ou as plantas desenraizadas forem armazenadas adequadamente; *e.g.*, tomateiro, macieira e pereira. Ainda assim é sempre preferível transplantar as plantas com torrão.

Os pelos radiculares degradam-se naturalmente poucos dias depois de se terem diferenciado. O crescimento da raiz repõe, em contínuo, a zona pilífera que mantém uma distância constante à coifa. A zona pilífera dá lugar à **zona de ramificação** (Figura 42), de onde irrompem, em ângulo reto ou quase, as raízes laterais. Nas plantas com corpo secundário, a diferenciação do câmbio inicia-se na zona de ramificação. A **ramificação lateral** da raiz, o tipo de ramificação dominante entre as plantas-vasculares, tem uma **origem endógena**, geralmente em células do periciclo ou, eventualmente, da endoderme (*e.g.*, nas gramíneas), em zonas adjacentes aos pólos de protoxilema (Figura 44). As folhas, pelo contrário, têm uma **origem exógena** porque emergem dos tecidos mais externos do meristema apical caulinar. As **raízes laterais** recém-diferenciadas abrem caminho de forma traumática através do córtex radicular e da epiderme da raiz onde se inserem, pressionando e digerindo enzimaticamente as paredes das células do tecido encaixante. Antes emergirem para o exterior, as raízes laterais desenvolvem um meristema apical e uma calíptra.

Estrutura secundária da raiz

Nas dicotiledóneas anuais todo o sistema radicular tem uma duração limitada, mas nem todas as raízes sobrevivem até à senescência da planta. Muitas dicotiledóneas anuais experimentam um crescimento secundário no caule e na raiz; ainda que incipiente, pode comprometer a epiderme numa parte variável do sistema radicular. Noutras espécies, a epiderme permanece mais ou menos inalterada até à senescência.

As monocotiledóneas, incluindo grande parte das monocotiledóneas com crescimento secundário, não

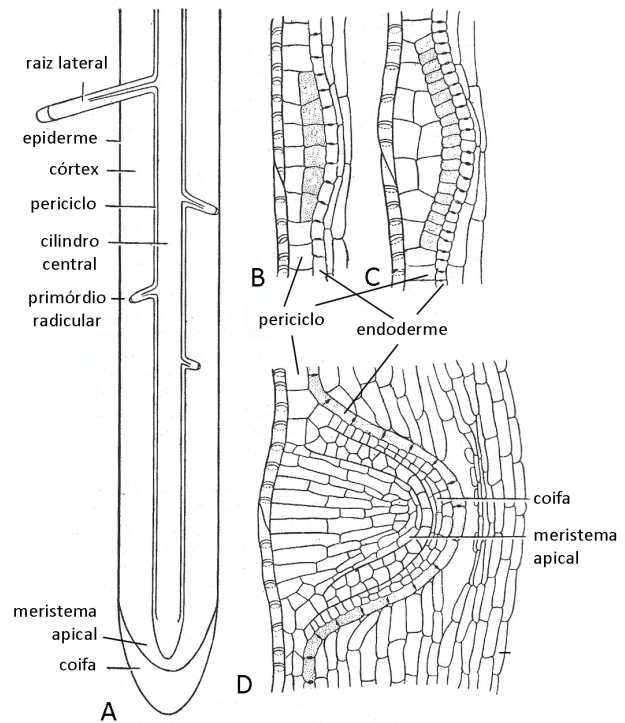


Figura 44. Representação diagramática da ramificação das raízes. **A)** corte longitudinal de um ápice radicular; *n.b.*, pelos radiculares não representados na figura. **B-D)** Diferentes estágios de desenvolvimento da raiz (corte longitudinal). [Adaptado de Holman & Robbins (1939)].

apresentam crescimento secundário ao nível da raiz. O meristema de espessamento secundário das monocotiledóneas com crescimento secundário por vezes estende-se à raiz. Na maioria das monocotiledóneas, após a morte pelos radiculares, as células da epiderme destacam-se da raiz e são substituídas por células parenquimatosas corticais suberificadas ou lenhificadas, diferenciando-se uma camada também conhecida por exoderme. A persistência de uma epiderme com paredes engrossadas é menos comum. À medida que as raízes das monocotiledóneas envelhecem, as células da endoderme desenvolvem, frequentemente, paredes celulares secundárias, e o periciclo torna-se multisseriado (com várias camadas de células) e com paredes espessadas (Dickison 2000).

À semelhança dos caules, as raízes das plantas-com-semente alongam-se pela extremidade (crescimento primário) e só depois engrossam através da ativação do câmbio. Nas gimnospermas e nas dicotiledóneas *s.l.* perenes, a raiz primária ou as raízes adventícias de primeira ordem são, geralmente, perenes e determinam, em grande parte, a forma do sistema radicular. A sobrevivência das raízes de ordem superior depende se são ou não atingidas pelo crescimento secundário.

A partir do momento em que se inicia, através da atividade do câmbio vascular e, um pouco mais tarde, da

felogene, a formação do corpo secundário da raiz, as raízes perdem a capacidade de absorver água e nutrientes, deixam de se ramificar, aumentam de diâmetro e na sua superfície diferencia-se uma periderme a substituir a epiderme. Passam a ter uma função de ancoragem e reserva. O crescimento secundário aumenta a eficiência do transporte de da água e solutos absorvidos no solo porque aumenta a condutividade hidráulica (há mais xilema). As raízes podem então afundar-se ainda mais no solo, e estender-se ainda mais longe, radialmente, em redor da planta.

O câmbio vascular é iniciado no periciclo ou a partir de células residuais do procâmbio alojadas no parênquima vascular. O câmbio acaba por coalescer formando um cilindro oco, delgado e contínuo de células meristemáticas. Numa fase inicial, o câmbio adquire uma forma ondulada, rodeando o xilema por fora, e o floema por dentro. O periciclo é empurrado para a periferia pelos tecidos vasculares secundários e eventualmente ganha capacidade meristemática e origina a felogene (Dubrovsky & Rost 2012). A formação da periderme condensa à morte as células da epiderme, do córtex primário e da endoderme. A suberina que reveste as paredes celulares do felema minimiza as perdas de águas e solutos absorvidos nas extremidades radiculares ainda de natureza primária. Ao mesmo tempo que a parte mais velha do sistema radicular aumenta de diâmetro são produzidas novas raízes na sua extremidade distal.

Com o tempo a estrutura interna dos caules e raízes secundários é similar, embora, sobretudo no início da formação do corpo secundário, possam diferir em alguns detalhes. Nas raízes secundárias jovens, o metaxilema ocupa a medula sendo sucedido, em direção ao exterior, pelo protoxilema (porque o xilema primário na raiz tem uma formação centrípeta). Nos caules secundários jovens, a medula é normalmente parenquimatosa e contacta com o protoxilema (o metaxilema tem uma posição mais externa). O xilema secundário da raiz tem mais células parenquimatosas e elementos condutores, e menos fibras do que o xilema secundário do caule. Geralmente, não se consegue distinguir o lenho do início estação, do lenho de fim de estação, *i.e.*, o lenho não evidencia anéis de crescimento. O ritidoma é menos espesso na raiz do que o no caule.

As **raízes carnudas** seguem um modelo de crescimento secundário distinto do das raízes secundárias lenhosas (Moreira 2010). Na cenoura, na beterraba e em outras raízes tuberosas diferenciam-se vários câmbios concêntricos supranumerários a partir de células parenquimatosas. Cada câmbio, além de xilema e floema, produz uma

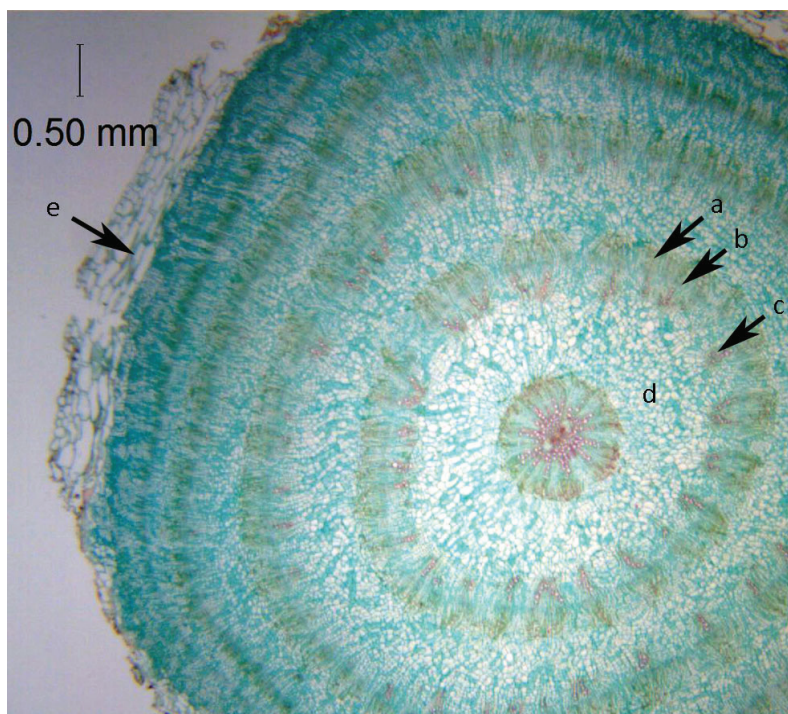


Figura 45. Crescimento secundário em raiz beterraba: a – floema; b – câmbio; c – xilema; d – parênquima de reserva; e – periderme. *N.b.*, quatro feixes vasculares concêntricos supranumerários diferenciados a partir de células do parênquima de reserva cortical; a notável espessura do floema que nesta espécie inclui uma grande massa de parênquima de reserva floémico. [Nickrent *et al.* (2016); <http://www.phytoimages.siu.edu>; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor].

grande massa de parênquima de reserva. Na beterraba é visível a olho nú uma estrutura tecidual anelar característica, correspondendo cada anel a um câmbio e aos tecidos a que deu origem (Figura 45).

A estrutura do corpo secundário das plantas é explicada em detalhe no ponto "[Estrutura secundária do caule](#)". A **Chave dicotômica 1** faz um resumo da diferença das estruturas anatómicas do caule e raiz nas gimnospermas, monocotiledóneas e dicotiledóneas *s.l.*

MORFOLOGIA EXTERNA DA RAIZ

Tipos de raízes

Do ponto de vista ontogénico existem três tipos de raízes: primárias, laterais e adventícias. A **raiz primária** (= **principal**) tem origem embrionária. As **raízes laterais** derivam, por ramificação, da raiz primária ou de raízes adventícias de primeira ordem. As raízes laterais designam-se, quanto à ordem de formação, por **raízes secundárias, terciárias**, etc. As raízes secundárias inserem-se na raiz primária, as terciárias nas secundárias, e assim sucessivamente. O conjunto das raízes secundárias e de ordem superior constitui o **cabelame**. Consoante as espécies, as raízes podem ou não sofrer um engrossamento secundário. A tipologia das raízes é aprofundada no ponto "[Metamorfoses da raiz](#)".

As **raízes adventícias** têm origem caulinar ou, mais raramente, foliar. As raízes provenientes de raízes engrossadas, localizadas partes velhas do sistema radicular, são também qualificadas como adventícias. As raízes adventícias diferenciam-se em tecidos imediatamente exteriores aos tecidos vasculares, de modo a facilitar a conexão vascular com o órgão onde se inserem. Por regra são geradas a partir de células parenquimatosas definitivas, e menos de células do câmbio ou de calos (Hartmann *et al.* 2014a). As raízes adventícias podem estar (i) **pré-formadas** ou serem (ii) **formadas *ad novo***. As raízes pré-formadas diferenciam-se naturalmente, sem um estímulo indutor claro, podendo ser visíveis exteriormente de diferentes formas, ou permanecer imersas no caule como pequenos aglomerados de células. As raízes formadas *ad novo* são geralmente induzidas por trauma (Hartmann *et al.* 2014a). Em todos os casos fala-se de **primórdios radiculares adventícios**. As raízes adventícias ramificam-se, por sua vez, em raízes secundárias, terciárias, etc.

Situação, consistência e direção

A tipologia básica da situação e consistência das raízes está condensada no Quadro 10. A raiz principal de um sistema radicular apumado possui um geotropismo positivo: diz-se que é **profundante**. O geotropismo característico da raiz principal não se mantém, todavia, em todas as raízes laterais de um sistema radicular apumado. Quanto à direção, as raízes secundárias, e de ordem superior, podem ser profundantes, pouco profundantes ou plagiotrópicas (próximas da horizontalidade). A **plagiotropia** facilita a disseminação tridimensional das raízes pelo solo e maximiza o volume de solo explorado. As raízes de plantas lenhosas que progridem na horizontal, próximo da superfície do solo (plagiotrópicas), têm direito a uma designação especial: **raízes pastadeiras**. Estas raízes são fundamentais na nutrição das plantas porque exploram as camadas superiores do solo (horizontes O e A), mais ricas em nutrientes – resultantes da deposição de resíduos orgânicos ou da aplicação de fertilizantes – e de maior atividade biológica.

Tipos de radicação

Entende-se por **sistema radicular** o conjunto de todas as raízes de uma planta. Distinguem-se dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: apumado e fasciculado (Figura 46). O **sistema radicular apumado** (= sistema radicular magnolioide, *tap root system*) é característico das gimnospermas e da grande maioria das dicotiledóneas *s.l.* Neste modelo arquitetural diferenciam-se uma raiz principal profundante de origem embrionária lateralmente ramificada. O sistema apumado tem mais raízes espessas e menos raízes finas e pelos radiculares do que o sistema fasciculado. A baixa relação entre o volume de raízes com capacidade de absorção e

Quadro 10. Situação e consistência da raiz.

Critério	Tipo/descrição
Situação	Subterrâneas – se imersas no solo; tipo mais frequente.
	Aquáticas – próprias de plantas aquáticas, i.e., de plantas que vivem submersas ou na superfície de massas de água livre.
	Aéreas – muito frequentes em lianas e em plantas epífitas , i.e. plantas não enraizadas no solo, suportadas por outras plantas.
Consistência	Herbáceas – raízes tenras, delgadas e flexíveis
	Lenhosas – raízes lenhificadas e rijas.
	Carnudas (= tuberosas) – de grande volume e ricas em água e substâncias de reserva.

Figura 46. Tipos de sistema radicular. Sistema radicular apumado de *Malva* (*Malvaceae*) «malvas» e sistema radicular fasciculado de uma *Poaceae*. [Coutinho (1898)].



o volume total do sistema radicular é compensada por associações micorrízicas.

O **sistema radicular fasciculado** (= sistema radicular graminoide, *fibrous root system*) é característico das monocotiledóneas e de algumas dicotiledóneas *s.l.* Nas monocotiledóneas a raiz primária atrofia-se rapidamente sendo substituída por raízes adventícias, mais ou menos ramificadas. Nos cereais, o sistema radicular primário é mais duradouro do que o padrão das monocotiledóneas: a raiz primária permanece funcional até ao final do Outono ou até à entrada do Inverno, quando tem início o afilhamento. Os primórdios radiculares adventícios diferenciam-se nos caules (raízes caulógenas), regra geral em nós subterrâneos ou aéreos próximos da superfície do solo, a partir de células vizinhas do sistema vascular. Os cereais, como muitas outras gramíneas, diferenciam raízes adventícias logo no nó escutelo (raízes seminais laterais). A importância das raízes adventícias nas monocotiledóneas explica por que razão muitas delas podem ser transplantadas com sistemas radiculares muito danificados (*e.g.*, arroz, cebola e palmeiras). O modelo de radicação influencia a ecologia das plantas ("[Arquitetura do sistema radicular](#)").

Quadro 11. Metamorfoses da raiz.

Tipo	Descrição	Exemplos
Raízes trepadoras	Raízes adventícias, aéreas, geralmente adesivas , que auxiliam as plantas trepadeiras a aderirem aos seus suportes.	<i>Hedera</i> sp.pl. (<i>Araliaceae</i>) «heras» e várias espécies de <i>Piper</i> (<i>Piperaceae</i>).
Raízes tuberosas	Vd. texto.	Vd. texto.
Haustórios (= raízes sugadoras)	Raízes aéreas ou subterrâneas, próprias de plantas parasitas especializadas na penetração e extração de água e nutrientes dos seus hospedeiros.	<i>Orobanche</i> (<i>Orobanchaceae</i>) «orobancas» e <i>Cuscuta</i> (<i>Convolvulaceae</i>) «cuscutas».
Raízes contrácteis	Raízes produzidas periodicamente; inicialmente alongam-se em profundidade, depois contraem-se, aumentando de diâmetro, e puxam os órgãos caulinares para o solo; distinguem-se das restantes raízes pelo maior diâmetro e pela superfície enrugada.	Frequentes em plantas bulbosas (e.g., <i>Lilium</i> [<i>Liliaceae</i>]), nas gramíneas e nas <i>Arecaceae</i> «palmeiras».
Raízes estranguladoras	Vd. texto.	Vd. texto.
Raízes tuberosas	Vd. texto.	Vd. texto.
Pneumatóforos (= raízes respiratórias)	Raízes aéreas emitidas por espécies adaptadas a zonas húmidas tropicais, para facilitar as trocas gasosas entre o sistema radicular e a atmosfera; frequentes nas plantas de mangal (Figura 48).	<i>Rhizophora mangle</i> (<i>Rhizophoraceae</i>) «mangue-vermelho» e <i>Avicennia africana</i> (<i>Acanthaceae</i>) «mangue-branco».
Raízes estranguladoras	Raízes aéreas emitidas por algumas árvores e trepadeiras tropicais capazes de envolver e eliminar as plantas hospedeiras (Figura 47).	<i>Ficus</i> (<i>Moraceae</i>) «figueiras».
Raízes proteoides	Vd. texto.	Vd. texto.
Raízes tabulares	Raízes plagiotrópicas, com função de suporte, muito engrossadas na face oposta ao solo, geralmente emergentes à superfície nas árvores mais velhas; frequentes nas grandes árvores tropicais (Figura 48).	<i>Ceiba pentandra</i> (<i>Bombacoideae</i> , <i>Malvaceae</i>) «sumaumeira»; também nas árvores mais velhas e maior dimensão da figueira cultivada.
Raízes escora	Raízes com função de suporte emitidas da base do eixos primários e ramificações de ordem inferior; muitas gramíneas como o milho-graúdo e o <i>Panicum milliaceum</i> «milho-miúdo» emitem raízes adventícias anormalmente espessas a partir dos nós inferiores do caule, visíveis acima do solo, interpretáveis como raízes escora (Figura 48).	<i>Pandanus</i> (<i>Pandanaceae</i>) «pandanos» e <i>Rhizophora mangle</i> (<i>Rhizophoraceae</i>) «mangue-vermelho».
Velâmen (= velame)	Vd. texto.	Vd. texto.



Figura 47. Raízes estranguladoras. *Ficus* cf. *thonningii* (*Moraceae*), uma figueira-estranguladora, a envolver com raízes estranguladoras uma *Elaeis guineensis* (*Arecaceae*) «palmeira-dendém» na bolanha de Gabú (Guiné-Bissau). [Fotos do autor].

Metamorfoses da raiz

As raízes apresentam variados tipos de adaptações com funções especializadas, muitas vezes associáveis a habitats particulares (*e.g.*, zonas húmidas, sapais e florestas tropicais). As **metamorfoses da raiz** mais frequentes estão descritas no Quadro 11 (Figura 48 e Figura 47). As raízes estranguladoras, tuberosas e proteoides, e o velâmen merecem um tratamento um pouco mais atento (*u.i.*).

Raízes estranguladoras

As plantas estranguladoras produzem frutos ornitócoricos (disseminados por aves) com sementes de germinação epífita (na parte aérea do hospedeiro). Após a germinação da semente, geralmente na axila de um ramo a meia copa, a planta emite raízes tronco abaixo, ou que se suspendem da copa do hospedeiro. Atingido o solo, as plantas estranguladoras aceleram o seu crescimento, competem pelos recursos ambientais e envolvem o hospedeiro, geralmente uma árvore, com uma densa rede raízes ditas estranguladoras, que acaba por coalescer e o aniquilar. As palmeiras não são estranguladas porque não têm crescimento secundário; sobrevivem enquanto as suas folhas não são totalmente ensombradas pelo estrangulador. Este processo termina quando a espécie estranguladora ocupa o espaço anteriormente preenchido pelo hospedeiro (Figura 47). As **raízes estranguladoras** são uma adaptação a habitats onde as árvores competem vigorosamente pelo espaço, por exemplo em florestas tropicais densas. As plantas estranguladoras mais conhecidas pertencem aos géneros *Ficus* (*Moraceae*) e *Metrosiderus* (*Myrtaceae*).

Raízes tuberosas

Entende-se por **tuberização** das raízes o processo de engrossamento causado pela acumulação de reservas (Figura 49). Consoante as espécies, ou até entre cultivares da mesma espécie, a tuberização das raízes estende-se, em grau variável, até ao colo ou ao caule; *e.g.*, prolonga-se até ao caule em muitas cultivares de *Brassica rapa* (*Brassicaceae*) «nabo» e de *B. napus* (*Brassicaceae*) «rábano», concretamente até ao hipocótilo, e a mais de um entrenó caulinar em certas variedades de beterraba-sacarina. É correto considerar que algumas cultivares destas espécies produzem tubérculos aéreos (Figura 78-C).

As substâncias de reserva mais frequentes nas raízes tuberosas são o amido (um polímero de glucose), a inulina (um polímero dominado pela frutose) ou açúcares solúveis (sobretudo sacarose, um dissacarídeo de glucose e frutose). Acumulam amido, *i.e.*, são **raízes amiláceas**, as raízes de mandioca (21-35% da MS) e de batateira-doce (Figura 49-B) (67-79% da MS); inulina, as raízes de chicória (15-20% da MS), do *Tragopogon porrifolius* (*Asteraceae*) «salsifi» (4-11% da MS) (van Loo *et al.* 1995) e dos inhames do género *Dioscorea* (*Dioscoreaceae*) (teores



Figura 48. Tipos de raiz. **A)** Raízes escora em *Rhizophora* sp. (*Rhizophoraceae*) «mangue-negro». **B)** Dois nós com raízes escora em *Panicum miliaceum* (*Poaceae*). **C)** Raízes tabular em *Ficus macrophylla* (*Moraceae*). **D)** Pneumatóforos (raízes que emergem da água em torno da árvore) em *Avicennia africana* (*Acanthaceae*) «mangue-branco». [A e D] Guiné-Bissau; [C] Jardim Botânico de Lisboa, Portugal; fotos do autor].

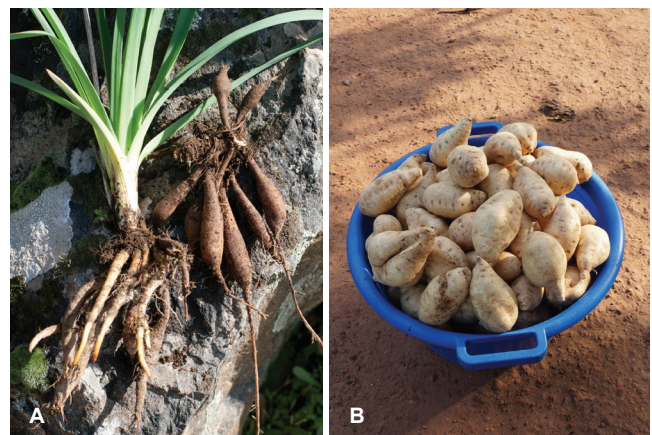


Figura 49. Raízes tuberosas: **A)** tuberoso-fasciculadas em *Asphodelus ramosus* (*Asphodelaceae*); **B)** tuberoso-aprumadas de batata-doce (Guiné-Bissau). [A] Portugal; [B] Guiné-Bissau; fotos do autor].

muito variáveis); sacarose, a raiz de beterraba-sacarina. As raízes tuberosas são, geralmente, uma adaptação a habitats onde, chegada a estação favorável, é particularmente vantajoso iniciar no cedo o crescimento vegetativo (*e.g.*, comunidades herbáceas de regiões com uma estação seca pronunciada) ou a produção de flores (*e.g.*, prados e florestas caducifólias). A tuberização pode fazer parte do síndrome adaptativo a ambientes extremos (*e.g.*, excessivamente secos). A tuberização das raízes, frente à dos caules, tem em seu favor a proteção conferida pelo solo contra os herbívoros.

As raízes ditas **tuberoso-aprumadas** (= tuberculoso-aprumadas) derivam de um sistema radicular aprumado; *e.g.*, *Daucus carota* (*Apiaceae*) «cenoura». As raízes **tuberoso-fasciculadas** (= tuberculoso-fasciculadas) derivam de um sistema radicular fasciculado; *e.g.*, *Asphodelus* (*Asphodelaceae*) «asfódelos» (Figura 49-A). Vários géneros de orquídeas europeias – *e.g.*, *Dactylorhiza*, *Ophrys* e *Orchis* – possuem, durante o período de floração, duas raízes tuberosas: uma delas, formada no ano anterior e de aspecto engelhado, suportou o arranque do crescimento do caule atual, a outra, mais lisa, com poucos meses de crescimento, sustentará o crescimento inicial do caule no ano seguinte.

Raízes proteoides

As **raízes proteoides** (*proteoid* ou *cluster roots*) são aglomerados densos de raízes laterais curtas e delgadas de crescimento determinado. As espécies com raízes proteoides habitam solos pobres em nutrientes e geralmente não têm micorrizas (Watt & Evans 1999). Estas raízes extraem do solo frações de fósforo inacessíveis aos outros tipos radiculares. Foram detetadas em pelo menos sete famílias de angiospérmicas. O tremoceiro-branco, além de ser extraordinariamente eficiente a fixar azoto atmosférico – foram atingidos valores de 300 kg N fixado/ha (Sulas *et al.* 2016) –, tem a capacidade de produzir raízes proteoides em resposta à deficiência de fósforo biodisponível no solo (Keerthisinghe *et al.* 1998, Figura 50), duas características que explicam por que razão é uma excelente melhoradora de terras pobres e foi enaltecida pelos agrónomos clássicos romanos, há mais de 2000 anos (Columella 1941).

Velâmen

O **velâmen** (= velame) é comum em espécies epífitas tropicais, em particular das famílias *Orchidaceae* e *Araceae*. Consiste numa espessa epiderme multisseriada (com várias camadas de células), esponjosa, de células com paredes secundariamente espessadas, mortas na maturidade. Estas células mantêm-se inchadas e húmidas por muito tempo após as últimas chuvas. Nos períodos secos as células cheias de ar dão um aspecto esbranquiçado ao velâmen. O velâmen desempenha várias funções: absorção de água e nutrientes, proteção mecânica, e evita



Figura 50. Raízes proteoides. Sistema radicular de plantas de tremoceiro-branco com três meses cultivadas num substrato pobre em fósforo (areia de praia lavada). [Experiência e fotos realizadas pelo autor].

a dessecação das camadas mais internas da raiz, onde se encontram os tecidos vasculares.

Rizobainha

A **rizobainha** (*rhizosheath*) não é propriamente uma metamorfose; consiste num cilindro compacto de partículas do solo aderentes às extremidades da raízes através do mucigel e dos pêlos radiculares (McCully 1999). A presença desta estrutura está correlacionada, pelo menos em algumas espécies, com o comprimento dos pêlos radiculares. Sabe-se que a secura do solo estimula a formação de pelos radiculares e aumenta a adesividade das mucilagens. A rizobainha melhora o contacto entre o solo e as raízes e facilita a absorção de água e nutrientes. Cria ainda um ambiente, em torno da raiz, favorável a bactérias fixadoras de azoto e a outros microrganismos benéficos para as plantas (Bergmann *et al.* 2009). A rizobainha é comum nas plantas de solos secos (*e.g.*, sistemas dunares); é também fácil de observar nos cereais.

MODIFICAÇÕES DA RAIZ CAUSADAS POR MICRORGANISMOS

Micorrizas

As **micorrizas** são associações simbióticas radiculares entre fungos e plantas. As hifas dos fungos têm um diâmetro muito menor do que as raízes. Atravessam poros de pequeno diâmetro inacessíveis às raízes; ramificam-se e coalescem criando uma densa e complexa rede viva capaz de extrair nutriente num volume de solo muito superior ao explorado pela raiz. As plantas recebem do fungo nutrientes, sobretudo fósforo e micronutrientes, alguma água, certas substâncias orgânicas, e proteção contra infeções radiculares fúngicas e toxinas presentes no solo

(e.g., metais pesados). Por serem mais produtivas, as plantas micorrizadas demonstram uma resiliência acrescida contra o ataque de herbívoros e acidentes meteorológicos (vd. Willis *et al.* 2013). Os fungos, em troca, têm acesso aos produtos da fotossíntese da planta. 80% a 90% das plantas-com-semente têm micorrizas. As micorrizas são mais frequentes em solos pobres em nutrientes ou tóxicos. A dependência das plantas-vasculares das associações simbióticas micorrízicas é variável: as *Proteaceae*, *Brassicaceae* e *Polygonaceae* não têm micorrizas, as *Betula* (*Betulaceae*) «bidoeiros» desenvolvem-se adequadamente sem estas associações, o crescimento dos *Quercus* (*Fagaceae*) «carvalhos» e dos *Pinus* (*Pinaceae*) «pinheiros» é muito deprimido sem micorrizas, as sementes de *Orchidaceae* «orquídeas» dependem de associações com fungos para germinar. Como seria *a priori* expectável as plantas aquáticas e as plantas epífitas raramente desenvolvem associações micorrízicas (Stevens 2011+).

Existem dois tipos principais de micorrizas: (i) vesículo-arbusculares (= endomicorrizas, micorrizas endotróficas) e (ii) formadoras de manto (= ectomicorrizas, micorrizas ectotróficas). As micorrizas de *Ericaceae* (e famílias evolutivamente próximas) e de *Orchidaceae* enquadram-se em tipos especiais não desenvolvidos neste texto. As **micorrizas vesículo-arbusculares** (*vesicular-arbuscular mycorrhiza*) são extraordinariamente comuns: colonizam ~80% das espécies e 92% da famílias de plantas-com-semente (Blackwell 2011). São dominantes nas plantas lenhosas das florestas tropicais. Infetam também gramíneas e muitas outras plantas herbáceas de óptimo temperado ou tropical. Foram ainda detetadas em hepáticas e antóceros, dois grupos de plantas-terrestres não vasculares (briófitos), nos licófitos e em vários grupos de fetos (Lehnert *et al.* 2017). Nas associações vesículo-arbusculares, as hifas invadem as células corticais das plantas e a maior parte da massa fúngica acumula-se no interior das raízes. O fungo limita-se a complementar o papel das raízes na absorção de nutrientes do solo, sendo as raízes infectadas semelhantes às raízes normais. Consomem 1-15% do carbono fixado pelos hospedeiros (fotossíntese bruta) e apresentam uma baixa especificidade fungo-planta hospedeira. São mais frequentes em solos com matéria orgânica bem humificada. Os fungos das micorrizas vesículo-arbusculares dependem em absoluto das plantas hospedeiras para se alimentarem. As plantas premeiam-nos com mais ou menos hidratos de carbono consoante a sua eficiência a explorar os nutrientes do solo (Argüello *et al.* 2016). Algo semelhante ocorre no mutualismo rizóbio/leguminosa (*v.i.*). Todas as espécies conhecidas pertencem à divisão *Glomeromycota* (*Zygomycetes* p.p.), uma das sete divisões atualmente reconhecidas no reino *Fungi*, de divergência anterior aos basidiomiceteas e ascomicetas.

As **micorrizas formadoras de manto** (*sheathing mycorrhizas*) são menos frequentes: estão presentes em 10% das famílias de plantas (Blackwell 2011), embora colonizem ~90% das árvores temperadas (Thomas 2000). Os

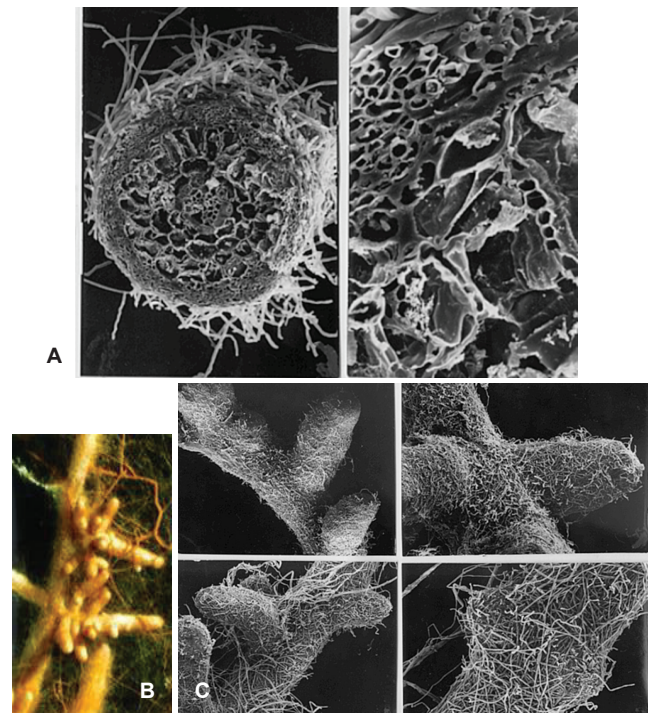


Figura 51. Micorrizas formadoras de manto. A) Corte histológico de uma raiz invadida por uma ectomicorriza (microscópio de varrimento); *n.b.*, manto micorrízico e a invasão dos espaços intercelulares pelo fungo. B) Efeito da invasão por fungos ectomicorrízicos na morfologia externa de uma raiz. C) Manto micorrízico (microscópio de varrimento). [Cortesia de Anabela Martins].

fungos ectomicorrízicos invadem os espaços intercelulares do córtex radicular e cobrem a raízes finas com uma delgada camada de micélio, conhecida por **manto micorrízico** (Figura 51-A,C). As raízes infectadas perdem os pelos radiculares e param de crescer (Figura 51-B); o fungo emite longos sistemas ramificados de hifas através do solo que substituem, quase por completo, as raízes infectadas na absorção de nutrientes. Consomem 15% ou mais do carbono fixado pelas plantas hospedeiras e demonstram uma grande especificidade fungo-planta hospedeira. São mais frequentes em solos de matéria orgânica ácida e pouco humificada. Os fungos das micorrizas formadoras de manto enquadram-se nas divisões *Basidiomycota*, *Ascomycota* e *Glomeromycota*. Alguns cogumelos edíveis – e.g., dos géneros *Lactarius* e *Boletus* – são ectomicorrízicos.

As endomicorrizas são a condição ancestral da micorrízica. Os fungos *Glomeromycota* provavelmente auxiliaram as primeiras plantas-terrestres a conquistar a terra firme (Nicolson 1967), no Câmbrio Superior/Ordovício inferior (Morris *et al.* 2018). As ectomicorrizas, assim como as endossimbioses com bactérias fixadoras de azoto, são em termos evolutivos mais tardias (mesozoicas).

Simbioses com bactérias diazotróficas

O azoto é o macronutriente mais escasso e que mais condiciona a produtividade vegetal nos agroecossistemas e nos ecossistemas naturais. Os embriófitos são incapazes

de metabolizar o azoto atmosférico que representa, por si só, 80% do volume da atmosfera. Para fazer face a esta limitação alguns grupos de plantas-vasculares conseguiram estabelecer relações simbióticas mutualistas^[42] com **bactérias fixadoras de azoto** (= **bactérias diazotróficas**). As bactérias fixadoras de azoto reduzem o azoto atmosférico (N_2) a amónia (NH_3) com uma enzima exclusiva dos procariotas, muito conservada pela evolução, a **nitrogenase**. As plantas utilizam a amónia fornecida pelas bactérias para construir substâncias azotadas (*e.g.*, proteínas e ácidos nucleicos); em troca, as bactérias diazotróficas têm acesso a produtos da fotossíntese e usufruem de um ambiente propício à sua multiplicação.

As simbioses mais comuns entre plantas e bactérias diazotróficas expressam-se a nível radicular pela formação de **nódulos radiculares** (= nódulos bacterianos) (Figura 52-A). A predisposição para estabelecer este tipo de simbiose radicular evoluiu uma única vez há ~100 M.a., no Mesozoico, muito depois das simbioses micorrízicas (Werner *et al.* 2014), tendo sido seguida por múltiplas emergências independentes da capacidade de nodulação (Svistoonoff *et al.* 2013). As plantas-com-flor com simbioses fixadores de azoto formadores de nódulos pertencem, sem exceção, a 10 famílias das ordens *Fagales*, *Fabales*, *Rosales* e *Cucurbitales* (clado das rosídeas I).

As simbioses formadoras de nódulos mais frequentes na Natureza desenvolvem-se entre bactérias actinomicetas do género *Frankia* e cerca de 220 espécies de plantas ditas actinorrízicas, pertencentes a oito famílias de angiospérmicas (Santi *et al.* 2013). Os nódulos de *Frankia* têm uma dimensão considerável (2-3 cm de diâmetro); observam-se com facilidade, por exemplo, em raízes de *Alnus lusitanica* (*Betulaceae*) «amieiro-ibérico», na *Morrela* (*Myrica*) *faya* (*Myricaceae*) «samouco», e em várias espécies de *Casuarina* (*Casuarinaceae*) «casuarinas».

As simbioses formadoras de nódulos mais conhecidas, estudadas, eficientes e de maior importância económica desenvolvem-se entre alfa-proteobactérias e plantas da família das *Fabaceae*. 90% das espécies desta família estabelecem simbioses com bactérias fixadoras de azoto, pertencentes a pelo menos 12 géneros de alfa-proteobactérias; *e.g.*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* e *Bradyrhizobium*. De forma independente, evoluíram relações simbióticas similares às das leguminosas no género tropical *Parasponia* (*Cannabaceae*) (Santi *et al.* 2013). Os mecanismos de infeção radicular das bactérias diazotróficas simbiose foi intensamente estudado. Num primeiro estágio, os **rizóbios**^[43] penetram nas plantas através dos

[42] As **simbioses** são interações de estreita dependência (não obrigatoriamente absoluta) entre organismos de diferentes espécies. As relações **mutualistas** são vantajosas todos os intervenientes.

[43] O vocábulo rizóbio, num sentido estrito, refere-se apenas às bactérias do género *Rhizobium*. Na bibliografia tem geralmente um sentido mais lato sendo aplicado às espécies capazes de nodular as raízes das leguminosas e fixar azoto atmosférico do género *Rhizobium*, ou de géneros aparentados. Entretanto, foram isoladas em leguminosas bactérias não pertencentes aos grupos tradicionais de alfa-proteobactérias fixadoras de azoto (Willems 2006).

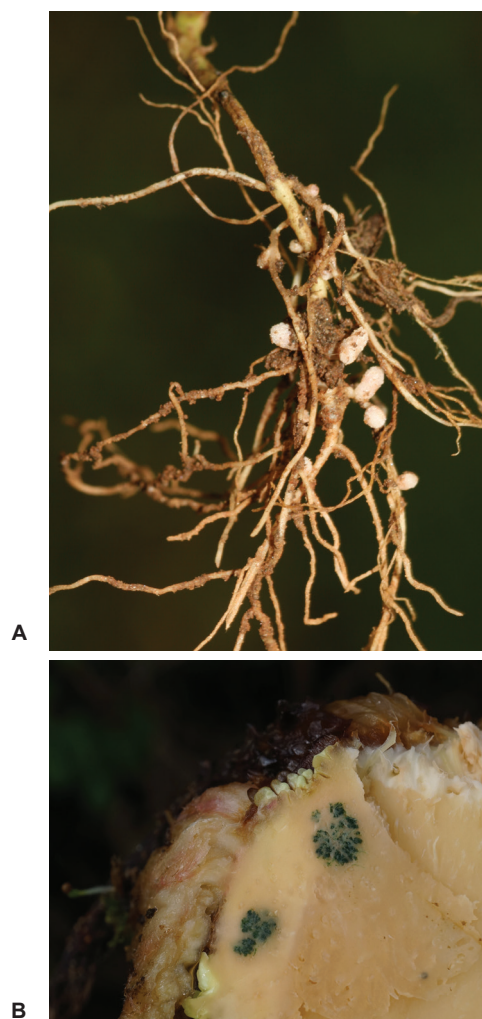


Figura 52. Simbioses com bactérias diazotróficas. A) Nódulos indeterminados de rizóbios em *Trifolium* (*Fabaceae*). B) Simbiose com *Nostoc*, expressa sob a forma de pequenas rosetas arroxeadas, em caules de *Gunnera tinctoria* (*Gunneraceae*); corte transversal de um caule com 8 cm de diâmetro (Az). [A] Bragança, Portugal; [B] Ilha de S. Miguel, Açores; fotos do autor].

pelos radiculares. Uma vez estabelecidos estimulam a atividade meristemática e a proliferação de células do córtex ou do periciclo formando-se um nódulo. Os simbioses bacterianos ficam alojados na zona mais central dos nódulos. Os nódulos têm uma forma esférica ou mais ou menos alongada, similar a uma raiz lateral curta e espessa. Quando funcionais, após esmagamento, exibem uma cor rosada causada por uma substância quimicamente próxima da hemoglobina, a **leghemoglobina**. Reconhecem-se dois tipos de nódulos nas *Fabaceae*: (i) **nódulos determinados** – de forma esférica, com alguns dias a poucas semanas de duração; (ii) **nódulos indeterminados** – de forma alongada, com vários meses de duração, alongando-se à custa de um meristema apical. As simbioses têm custos; no caso das leguminosas pratenses, 10-24% da fotossíntese bruta é desviada para sustentar os rizóbios. Em contrapartida estas leguminosas recebem dos seus simbioses, em média, cerca de 20 kg de N/t MS (Pearson & Ison 1987). Sistemas de quantificação visual da nodulação em leguminosas cultivadas como o representado na Figura 53 são de grande utilidade prática dada

a importância económica e agronómica da associação rizóbio-leguminosa.

Nem todas as relações simbióticas com bactérias diazotróficas formam nódulos. Associações extracelulares com bactérias azul-esverdeadas redutoras de diazoto são conhecidas numa grande variedade de hepáticas, antóceros, nos 'pteridófitos' do género *Azolla* e nas gimnospermas da fam. *Cycadaceae*. A *Anabaena azollae* vive alojada em cavidades foliares dos 'pteridófitos' aquáticos do género *Azolla*. Por alguma razão as *Azolla* são há muito utilizadas para incorporar azoto nos sistemas de agricultura de arroz em campos alagados na África e na Ásia (Roger 1996) (Figura 34). Em contrapartida, a *Azolla filiculoides* é uma temível invasora em águas paradas ricas em nutrientes em muitos países do sul da Europa. As *Gunnera* (*Gunneraceae*) estabelecem simbioses intracelulares com bactérias azuis-esverdeadas do género *Nostoc* (Osborne & Bergman 2008). Nas *Gunnera*, as bactérias fixadoras de azoto estão alojadas em pequenas bolsas macroscópicas, com a forma de pequenas rosetas, visíveis em corte transversal do caule (Figura 52-B).

As bactérias e os fungos endofíticos são um mundo diverso e complexo de relações mutualistas que só agora começa a ser desvendado. Estes seres vivem no interior das plantas sem originarem estruturas macroscópicas, nem causarem sintomas de doença. Algumas espécies fixam azoto; e.g., bactérias do género *Burkholderia* em milho-graúdo e cana-de-açúcar (Perin *et al.* 2006). Outras es-

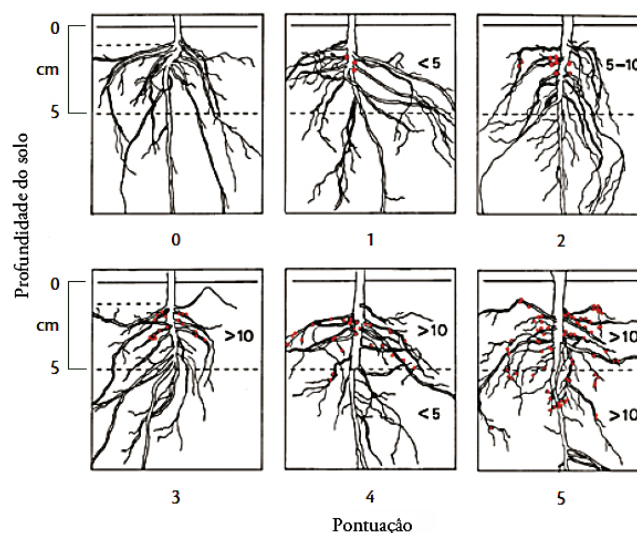


Figura 53. Pontuação da nodulação em leguminosas herbáceas cultivadas (0-5). Os números no interior das figuras referem-se ao número de nódulos; a respetiva pontuação é indicada por baixo de cada figura. Pontuação: 0-2 – nodulação incipiente, com pequena ou nula fixação de N_2 ; 2-3 – nodulação regular, que poderá ser insuficiente para satisfazer as necessidades da cultura em N_2 ; 3-4 – nodulação muito boa, com bom potencial para fixar N_2 ; 4-5 – nodulação excelente, com um grande potencial de fixação de N_2 . [Adaptado de Unkovich *et al.* (2008)].

pécies melhoram, por exemplo, as resposta das plantas à secura ou a sua capacidade de extrair nutrientes do solo. O seu estudo está para além dos objetivos deste livro.

4. CAULE

NATUREZA E FUNÇÕES DO CAULE

Dos três órgãos que compõem as plantas – a raiz, o caule e a folha –, o caule é o mais antigo. Tanto a raiz como as folhas evoluíram no Devónico [419-360 M.a.] a partir de estruturas caulinares [Vol. II]. A presença de folhas e, concomitantemente, de nós, são as características macromorfológicas mais marcantes dos caules, que os diferencia de imediato das raízes. Nas plantas-com-semente, a formação do caule principia com a germinação da semente. À medida que a planta se desenvolve, novos caules são gerados a partir de outros de ordem inferior. Pontualmente, os caules têm origem em raízes. A diferenciação de caules a partir de folhas é muito rara na natureza. As plantas sem caules aparentes dizem-se **acaules**.

Os **caules** são entendidos como **eixos** quando nele se inserem, de forma hierarquizada, outros elementos; *e.g.*, o tronco (eixo primário das árvores) relativamente aos ramos, estes em relação às folhas, ou o pedúnculo de uma inflorescência frente aos pedicelos das flores. De acordo com a ordem de inserção reconhecem-se **eixos principais** (= primários), secundários, e assim sucessivamente. O mesmo raciocínio foi aplicado às raízes.

O caule desempenha as oito grandes funções:

- Exposição das folhas à luz;
- Exposição as flores aos agentes polinizadores;
- Transporte de água e substâncias nutritivas entre a raiz e as folhas (em ambos os sentidos);
- Armazenamento de substâncias de reserva;
- Síntese de reguladores de crescimento; *e.g.* auxinas nos meristemas apicais;
- Fotossíntese, nos caules com parênquima clorofílico;
- Proteção das plantas contra a herbivoria;
- Ancoragem das plantas a tutores (nas lianas);
- Elevação da canópia acima de potenciais competidores.

Chave dicotómica 1. Resumo da estrutura anatómica da raiz, caule e folhas das plantas-com-semente [adaptado com alterações menores de Brandão Oliveira (2011)].

1. Simetria radial	[raiz ou caule] 2
- Simetria bilateral	[folha] 11
2. Sem crescimento secundário	[estrutura primária] 3
- Com crescimento secundário; meristemas laterais e tecidos secundários presentes	[estrutura secundária] 8
3. Epiderme sem estomas; pêlos unicelulares; presença frequente de exoderme; ausência de colênquima; córtex mais espesso do que o cilindro central; endoderme bem visível; feixes simples, alternos e radiais; xilema de formação centrípeta (protoxilema exarco)	[raiz] 4
- Epiderme com estomas; pêlos unicelulares ou pluricelulares; ausência de exoderme; presença de colênquima; cilindro central mais largo do que o córtex; endoderme pouco diferenciada ou inexistente; feixes duplos colaterais ou bicolaterais; xilema de formação centrífuga (protoxilema endarco)	[caule] 6
4. Elevado número de feixes condutores (normalmente mais de seis); bandas de Caspary com espessamentos em U	Monocotiledóneas
- Número reduzido de feixes condutores (até 6); bandas de Caspary nas paredes radiais e transversais	5
5. Ausência de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; presença de células crivosas e de células albuminosas; canais resiníferos frequentes	Gimnospérmicas
- Presença de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; sem células crivosas e células albuminosas nem canais resiníferos	Dicotiledóneas s.l.
6. Feixes colaterais fechados em grande número, distribuídos de forma irregular no parênquima fundamental	Monocotiledóneas
- Feixes colaterais abertos pouco numerosos, organizados num cilindro central; diferenciação de córtex, raios medulares e medula	7
7. Ausência de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; presença de células crivosas e células albuminosas; canais resiníferos frequentes	Gimnospérmicas
- Presença de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; sem células crivosas e células albuminosas nem canais resiníferos	Dicotiledóneas s.l.
8. Presença de feixes de xilema radialmente alongado no centro das raízes secundárias jovens; xilema secundário com mais células parenquimatosas e elementos condutores, e com menos fibras; anéis de crescimento pouco nítidos	[raiz] 9
- Presença de pequenas protuberâncias de xilema primário na margem da medula dos caules secundários jovens; xilema secundário com mais fibras e menos células parenquimatosas; anéis de crescimento geralmente nítidos nas regiões com uma estação de repouso vegetativo prolongado	[caule] 10
9 e 10. Lenho secundário homogéneo; presença frequente de canais resiníferos	Gimnospérmicas
- Lenho secundário heterogéneo; sem canais resiníferos	Dicotiledóneas s.l.
11. Densidade dos estomas na página superior e inferior geralmente semelhante; mesófilo geralmente simétrico (semelhante nas páginas superior e inferior); feixes vasculares geralmente em grande número e semelhantes entre si; nervação geralmente paralela (em corte transversal todas as nervuras são seccionadas do mesmo modo)	Monocotiledóneas
- Densidade dos estomas na página superior e inferior geralmente distinta; mesófilo geralmente assimétrico; nervação geralmente de outro tipo	12
12. Densidade dos estomas maior na página inferior do que na superior; mesófilo geralmente assimétrico (com parênquimas em paliçada e lacunoso); geralmente um grande número de feixes e pelo menos um com estrutura secundária	Dicotiledóneas s.l.
- Mesófilo distinto; presença frequente de canais resiníferos e de clorénquima de células com invaginações infletidas para o lúmen celular	Gimnospérmicas

ANATOMIA DO CAULE

Estrutura primária do caule

O caule primário é construído pelos meristemas apicais caulinares primários. Nas monocotiledóneas, por regra, são coadjuvados por um meristema de espessamento primário. A organização dos tecidos é mais complexa no caule primário do que na raiz porque o caule suporta folhas e as respectivas gemas axilares, que têm de ser abastecidas por feixes vasculares provenientes do eixo onde se inserem. A estrutura primária foi mais trabalhada pela evolução no caule do que na raiz [Vol. II]. Como se referiu anteriormente, com o tempo, a anatomia dos caules e das raízes secundárias é similar. Um resumo da estrutura interna da raiz e do caule está disponível na *Chave dicotômica 1*.

Meristemas e tecidos

A estrutura e a nomenclatura dos meristemas e tecidos caulinares foram abordadas no ponto "[Os tecidos vegetais](#)". Neste momento, importa apenas recordar que o meristema apical caulinar produz de forma reiterada entrenós e folhas inseridas em nós. O crescimento primário da parte aérea das plantas envolve, então, dois eventos morfogénéticos distintos: a (i) extensão do caule e a (ii) organogénese de folhas. As folhas surgem como apêndices laterais nos flancos do meristema, diferenciados a intervalos regulares de tempo designados por **plastocronos**. A cada plastocrono corresponde um fitómero ("[Organização do corpo das plantas-com-semente](#)"). Com a diferenciação floral, o meristema apical caulinar transforma-se num meristema reprodutivo e, em vez de folhas, passa a diferenciar estruturas da inflorescência ou peças da flor.

Em corte transversal, num caule primário distinguem-se do exterior para o interior as seguintes camadas teciduais: (i) epiderme, (ii) córtex (primário) e (iii) cilindro central (Figura 55).

Epiderme e córtex

A epiderme do caule primário não possui os pelos radiculares característicos da epiderme das raízes e tem menos estomas do que a epiderme folhear. O **córtex primário caulinar** corresponde à porção de tecido fundamental localizado entre a epiderme e a região vascular (Figura 54, Figura 55). Está ausente da maioria das monocotiledóneas. O córtex caulinar das gimnospermas e nas dicotiledóneas *s.l.* é menos espesso do que o cilindro central e os seus limites internos são pouco claros. No córtex primário caulinar é frequente a diferenciação, logo por debaixo da epiderme, de uma **hipoderme** ("[Meristemas e tecidos](#)" da raiz) com uma a várias células de espessura. A células da hipoderme distinguem-se pela sua regularidade

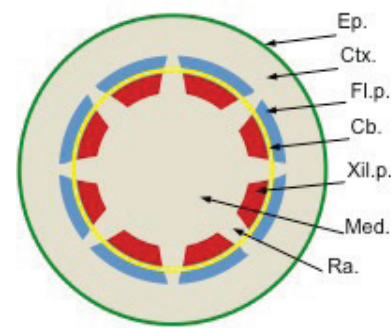


Figura 55. Representação esquemática da anatomia entrenodal do caule primário de 'dicotiledóneas' (corte transversal): Ep. – epiderme; Ctx. – córtex; Fl.p. – floema primário; Med. – medula; Xil.p. – xilema primário; Ra. – raio primário; Fx. vasc. – feixes vasculares. [Original].

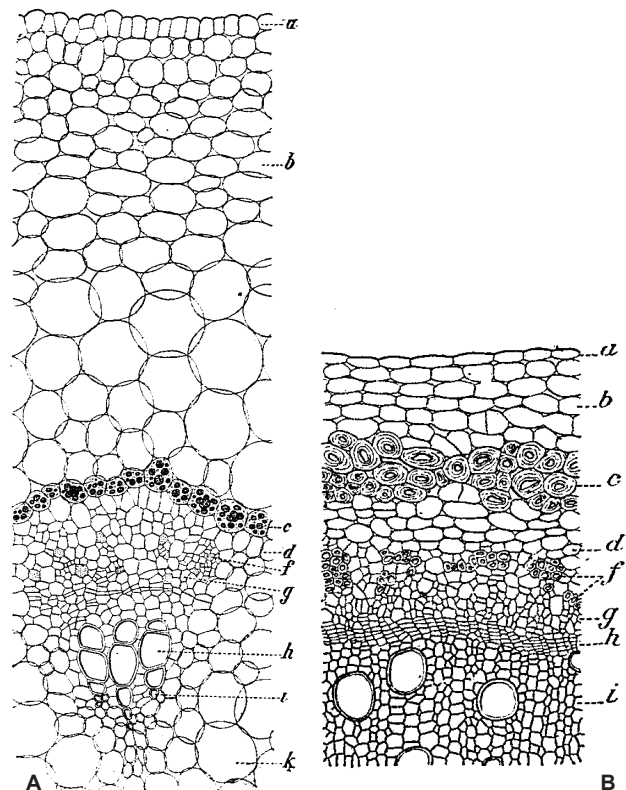


Figura 54. Anatomia do caule primário das dicotiledóneas (corte transversal). **A)** Caule primário de rícino: a – epiderme; b – córtex; c – bainha endodermóide com células ricas em grãos de amido; d – células de parênquima; f – floema; g – raio primário; h – metaxilema; i – protóxilema; k – parênquima medular. **B)** Caule de cânhamo com evidências de crescimento secundário: a – epiderme; b – córtex; c – fibras (de esclerênquima) corticais; d – bainha endodermóide; f – fibras de esclerênquima floémico; g – floema; h – câmbio; i – xilema. [Belzung (1900)].

e simetria. Em algumas espécies são fotossinteticamente ativas ou colenquimatosas (Figura 56). Nas gramíneas e outras monocotiledóneas ocorre, com frequência, um anel subepidérmico de fibras de esclerênquima (Figura 57). Esta zona tecidular, também designada por hipoderme, confere rigidez aos caules e complementa a proteção oferecida pela epiderme.

As células parenquimatosas mais externas do córtex primário são frequentemente fotossintéticas; constituem um clorênquima e contribuem para a cor verde dos caules primários. Dispersos na matriz de **parênquima cortical** surgem escleritos, fibras de esclerênquima (fibras corticais, Figura 54-Bc), feixes de colênquima (Figura 56) e células ou canais secretores (*e.g.*, de látex na *Euphorbiaceae*). Nas plantas aquáticas desenvolve-se um aerênquima no córtex caulinar e radicular. Estes tecidos foram amplamente discutidos no ponto dedicado aos "[Tecidos definitivos simples](#)". Com o tempo as paredes das células parenquimatosas corticais podem lenhificar-se.

No interior do caule das dicotiledóneas, o córtex contacta diretamente com um anel mais ou menos definido de feixes vasculares (cilindro vascular), ou é delimitado por uma camada regular de células ditas endodermoides (semelhantes às células da endoderme), desenvolvendo-se uma **bainha endodermoide**^[44] (Figura 54-A,B) (Rudal 2007). A **bainha de amido** é um tipo de bainha endodermoide de células ricas amido (Figura 54-A). Nas dicotiledóneas, os amiloplastos da bainha de amido atuam como sensores da gravidade porque se movem e sedimentam pela ação desta força. Em algumas plantas, as células da bainha endodermoide chegam a diferenciar tiras de Caspary. Ainda nas dicotiledóneas, na interface córtex-cilindro vascular pode desenvolver-se um cilindro contínuo, ou não, de fibras extraxilémicas primárias, com origem no meristema fundamental (fibras perivasculares) ou no procâmbio (fibras floémicas primárias, Figura 54-Bf, "[Esclerênquima](#)") (Esau 1977).

Cilindro central

No cilindro central do caule primário destacam-se duas estruturas: (i) os feixes vasculares e (ii) a medula (Figura 54-A e Figura 55). Recordo que o periciclo é exclusivo da raiz. A descrição anatômica do cilindro central incide, sobretudo, nos feixes vasculares. No caule este estudo compreende três componentes:

- **Tipo de feixe vascular** – arrumação do xilema e do floema nos feixes vasculares;
- **Anatomia nodal** – disposição espacial dos feixes vasculares nos nós;
- **Anatomia entrenodal** – arranjo dos feixes vasculares nos entrenós.

Os feixes vasculares primários caulinares são **discretos** (individualizados, tendo a separá-los as células parenquimatosas dos raios primários) e **duplos** (com o xilema e o floema acoplados, de várias formas, nos feixes). Os feixes vasculares são **abertos** ou **fechados** consoante sejam ou não atravessados por cordões de câmbio vascular. Reconhecem-se três grandes tipos de feixes vasculares no caule primário das plantas-com-semente:

- **Feixes colaterais** – com um feixe de xilema e outro

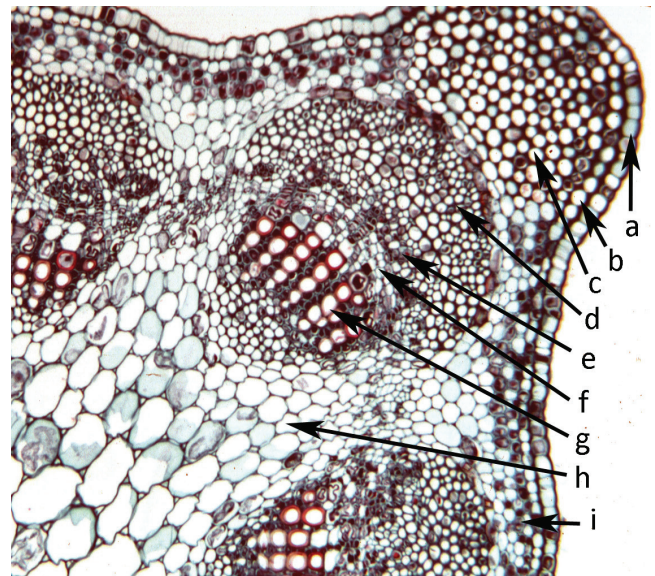


Figura 56. Anatomia do caule primário de dicotiledóneas (corte transversal): a – epiderme; b – hipoderme; c – colênquima; d – esclerênquima (fibras perivasculares); e – floema primário; f – câmbio; g – xilema primário; h – parênquima cortical; i – clorênquima. [Curtis *et al.* (2002); <http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/>; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor].

de floema contíguos, estando, geralmente, o xilema por dentro e o floema por fora (Figura 57); condição mais frequente nas gimnospérmicas, dicotiledóneas e monocotiledóneas;

- **Feixes bicolaterais** – dois feixes de floema a flanquear um feixe de xilema (Figura 83); tipo comum nas apocináceas, cucurbitáceas e solanáceas;
- **Feixes concêntricos** – floema ao centro rodeado por xilema (**feixes anfigvais**, tipo frequente nas monocotiledóneas, Figura 75), ou floema a circundar o xilema (**feixes anficrivais**, tipo primitivo comum nos 'pteridófitos').

A disposição dos feixes vasculares no caule primário – anatomias nodal e entrenodal – tem uma forte correlação filogenética. Nos entrenós dos caules primários das gimnospérmicas e das dicotiledóneas, os feixes vasculares são colaterais ou bicolaterais, abertos, em número limitado e de tamanho uniforme. Dispõem-se num anel concêntrico, de contorno análogo ao contorno exterior do caule, constituindo um cilindro vascular nítido (Figura 54, Figura 55, Figura 56). O floema inclui células parenquimatosas. Os feixes são separados por camadas de células parenquimatosas (parênquima vascular) constituindo **raios primários** (*primary rays*).

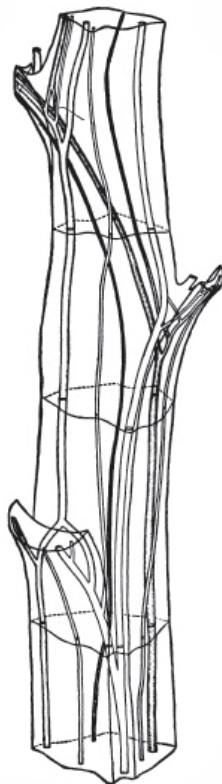
Nas monocotiledóneas, os feixes vasculares são de tipo colateral, bicolateral ou concêntricos anfigvais, fechados, numerosos, de tamanho variável e geralmente envolvidos por uma **bainha de esclerênquima** (Figura 57, Figura 58), constituindo **feixes fibrovasculares**. Estes feixes apresentam-se dispersos numa matriz de tecido fundamental, mais concentrados em direção à periferia. O floema não contém células parenquimatosas. Nas monocotiledóneas não é clara a diferenciação de raios primários.

[44] Alguns autores alargam o conceito de endoderme a esta camada celular.

rios e, na maior parte das espécies, como foi referido, de córtex, cilindro vascular e medula. Não cabe neste documento explorar as muitas exceções a estes dois modelos, genéricos, de anatomia entrenodal que opõem gimnospermas + dicotiledóneas *s.l.* vs. monocotiledóneas.

A diferenciação do xilema primário caulinar é centrífuga: o protoxilema diferencia-se no interior do cilindro central (protoxilema endarco); os vasos de metaxilema formam-se por fora do protoxilema. Cortes transversais sucessivos ao longo dos entrenós mostram que os feixes vasculares desenham espirais caule acima (Figura 59), e que a cada passo divergem ramificações laterais ao encontro de outros feixes vasculares, conectando-se numa densa rede. Nas gimnospermas e nas dicotiledóneas *s.l.*, os feixes vasculares estão mais chegados nos nós sendo o cilindro vascular quase contínuo em algumas espécies. Na vizinhança dos nós destacam-se um ou mais feixes vasculares – os **traços ou rastros folheares** (*leaf trace*) – que arqueiam em direção e se conectam a um órgão de natureza foliar (Figura 59). Os traços são, necessariamente, constituídos por proto e metaxilema, e proto e metafloema. Nas plantas com megafilos^[45] ("Microfilos vs. megafilos"), em cortes histológicos transversais realizados na proximidade dos nós, observa-se uma alteração na disposição característica dos feixes vasculares dos entrenós.

Figura 59. Anatomia internodal do caule primário. Sistema vascular primário de *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*): n.b. espirais desenhadas pelos feixes vasculares e os traços que deles divergem em direção às folhas [Artschwager 1918.]



[45] Nas plantas vasculares com microfilos (licófitos) e nos *Equisetum* (equisetófitos, já com megafilos) o cilindro central do caule primário não tem lacunas.

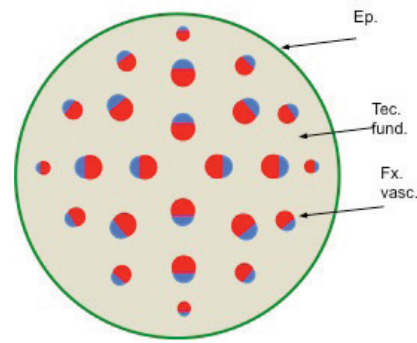


Figura 58. Representação esquemática da anatomia entrenodal do caule primário das monocotiledóneas (corte transversal): Ep. – epiderme; Ctx. – córtex; Fl.p. – floema primário; Med. – medula; Xil.p. – xilema primário; Ra. – raio primário; Tec. fund. – tecido fundamental (de parênquima); Fx. vasc. – feixes vasculares. [Original].

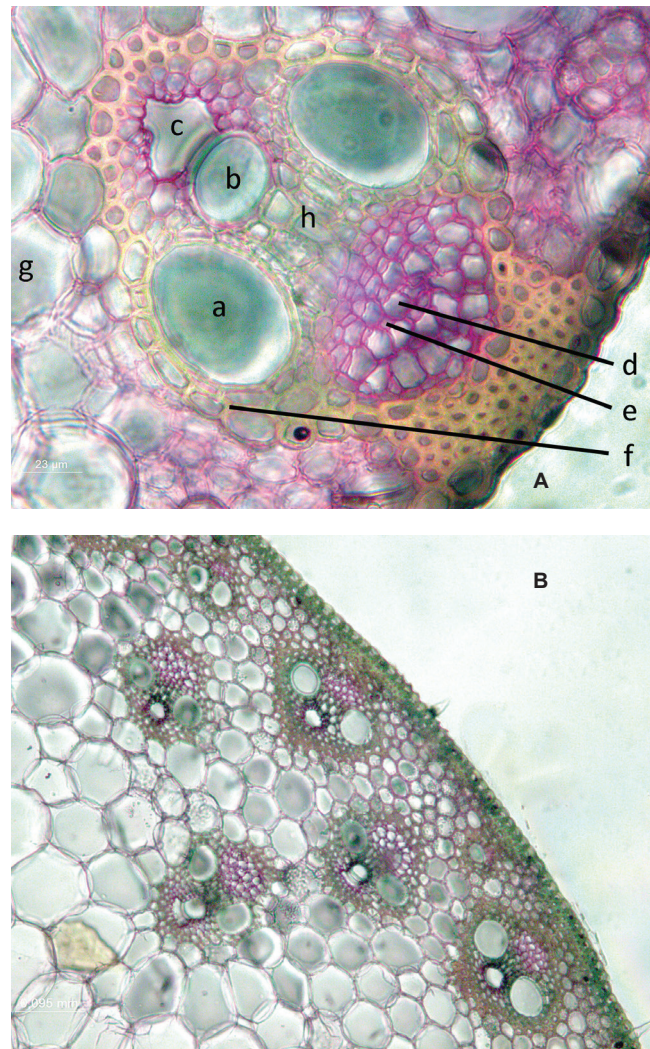


Figura 57. Anatomia do caule primário de monocotiledóneas (corte transversal). A) Feixes colaterais fechados do caule primário de *Zea mays* (*Poaceae*) «milho-graúdo»: a – metaxilema; b – protoxilema; c – lacuna (espaço vazio); d – elementos crivosos; e – células companheiras; f – fibras de esclerênquima organizadas numa bainha (fibras perivasculares); g – parênquima; h – fibras xilémicas. B) Feixes vasculares emersos numa matriz de parênquima: n.b. hipoderme esclerenquimatosa por debaixo da epiderme. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança].

Designa-se por **lacuna foliar** (*leaf trace lacunae*) o hiato do cilindro vascular preenchido com parênquima, causado pela divergência dos traços foliares (Figura 60). As lacunas foliares são difíceis de estudar nas monocotiledóneas porque, nestas plantas, os feixes vasculares estão dispersos em grande número por todo o caule. Nas gimnospérmicas e nas dicotiledóneas *s.l.*, os feixes vasculares estão dispostos em anel e evidenciam, com nitidez, as lacunas foliares. As plantas com uma, três ou cinco ou mais lacunas são respetivamente descritas como unilacunares, trilacunares e multilacunares (Dickison 2000). Por cima (em posição distal) dos traços foliares divergem, geralmente em número de dois, os traços das gemas ou dos ramos jovens resultantes da ativação das gemas (**traços ou rastros caulinares**) (Figura 60-B). As lacunas são inevitavelmente soterradas pelo crescimento secundário.

A anatomia nodal tem uma grande consistência taxonómica e filogenética (Figura 60). Por exemplo, os abetos (*Abies*, *Pinaceae*) e as *Theaceae* (família da planta do chá) são unilacunares com um traço. O *Ginkgo biloba* (*Ginkgoaceae*) é unilacunar com dois traços. A maior parte das dicotiledóneas *s.l.* são trilacunares com três traços. Nas gramíneas e noutras monocotiledóneas com grandes bainhas envaginantes, as folhas são abastecidas por um grande número de traços que partem dispersos de todo o caule.

Consoante a estrutura da medula, os caules primários ou com escasso crescimento secundário podem ser:

- **Fistulosos** – ocos, *i.e.*, com uma cavidade tubulosa; *e.g.*, caule da maioria das monocotiledóneas como sejam as *Poaceae* «gramíneas»;
- **Medulosos** – preenchido por um tecido esponjoso; *e.g.*, sabugueiro e videira (Figura 61);
- **Maciços** (= sólidos) – medula não esponjosa, condição mais frequente nas dicotiledóneas *s.l.*

Nos dois últimos casos a medula está preenchida, de forma contínua ou descontínua, por tecido fundamental (parênquima de diversos tipos), com uma importante função de armazenamento de substâncias orgânicas ou, eventualmente, de água. Na medula (não fistulosa) podem ocorrer diferentes combinações de colênquima, escleritos, fibras de esclerênquima e canais secretores.

A medula dos caules jovens com crescimento secundário não contacta diretamente com a medula dos ramos mais velhos, de ordem inferior, onde se inserem. Em corte transversal é geralmente visível, a olho nu, uma breve descontinuidade. Pela mesma razão a medula é descontínua nos caules simpodiais ("**Alongamento rameal**"). A interrupção da medula nos simpódios de videira é conhecida por **diafragma** (Magalhães 2008) (Figura 61). Quanto mais meduloso for um caule de uma planta lenhosa, maior a sensibilidade dos cortes ao efeito do frio, razão pela qual não se deve podar a videira no pino do inverno nas regiões vitícolas mais frias.

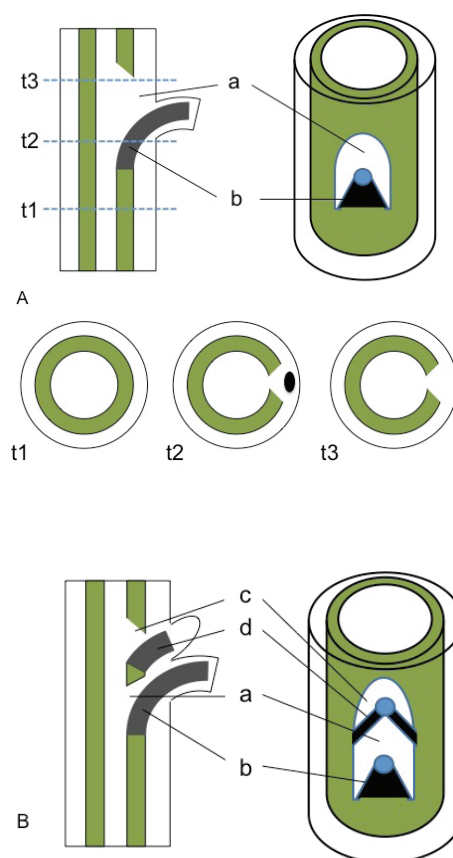


Figura 60. Anatomia nodal: representação diagramática de traços e lacunas em caules primários. A) Caule primário com uma lacuna foliar (corte longitudinal em cima, corte transversal em baixo). **B)** Caule primário com uma lacuna foliar e outra caulinar: cilindro central a verde, tecidos parenquimatosos a branco e traços a negro; a – lacuna foliar; b – traço foliar; c – lacuna caulinar; d – traço caulinar; t – corte transversal. [Original].



Figura 61. Anatomia nodal. Diafragma num sarmento atempado de videira. [Foto do autor].

Estrutura secundária do caule

Primeiras etapas do crescimento secundário

Na maior parte das plantas-com-semente, o xilema e o floema primários são funcionais durante um curto período de tempo. Por duas razões; ou o ciclo das plantas é muito curto (nas **plantas efémeras**^[46]), ou o câmbio

[46] Plantas anuais de ciclo muito curto. As dicotiledóneas herbáceas anuais de ciclo um pouco mais longo iniciam o câmbio, inclusivamente chegam a produzir periderme na base (**plantas sufruticosas**).

é prontamente ativado (nas plantas com crescimento secundário). As monocotiledóneas perenes são exceções bem conhecidas. Por exemplo, quanto mais longeva uma palmeira (*Arecaceae*), mais longevo o seu corpo primário e os meristemas que lhe deram origem. Admite-se que algumas espécies possam atingir os 700 anos de idade (Uhl & Dransfield cit. Boyce & DiMichele 2016).

Nos caules primários de gimnospermas e de dicotiledóneas s.l., o crescimento secundário principia com a iniciação do câmbio a partir de células procambiais (do procâmbio) retidas no interior de tecidos já diferenciados. A diferenciação do câmbio faz-se de forma acropetal, *i.e.*, de baixo para cima, em direção ao ápice, neste caso, do caule. O câmbio insinua-se pelos raios primários e pelo meio dos feixes vasculares duplos, na região de contacto do metafloema com o metaxilema. Em corte transversal, começa por ter um contorno sinuoso (Figura 56) mas rapidamente toma a forma de um círculo. Na maior das espécies, o câmbio diferencia anéis contínuos, tecidularmente heterogêneos, de xilema secundário em posição centrípeta (para fora) e de floema secundário em posição centrífuga (para dentro) (Figura 62). Em algumas dicotiledóneas herbáceas, o câmbio não gera cilindros contínuos de tecido vascular – limita-se a adicionar xilema e floema aos feixes primários pré-existentes ou a diferenciar novos feixes vasculares entre os raios primários (Dickison 2000). A confirmação do crescimento secundário nestes casos exige critérios específicos, conforme explicito mais adiante.

A epiderme é suficientemente elástica para, numa primeira fase, suportar as tensões criadas pela entrada em funcionamento do câmbio. A epiderme é retida (e a felogene não iniciada) se o crescimento secundário é escasso; portanto, nem todas as plantas com crescimento secundário são lenhosas. Geralmente, mais tarde ou mais cedo, a epiderme rompe-se e exfolia podendo permanecer uns tempos solta, suspensa do caule. O seu papel passa a ser desempenhado por um novo tecido – a periderme – gerado pela felogene. A iniciação da felogene ocorre depois da iniciação do câmbio, também da parte proximal para a distal dos raminhos. Na videira, por exemplo, o câmbio está ativo pouco depois da diferenciação do caule primário, sendo a felogene iniciada aquando da maturação dos cachos, em pleno Verão. O crescimento secundário comprime a medula e os tecidos vasculares primários em direção ao centro do caule. Nesta região

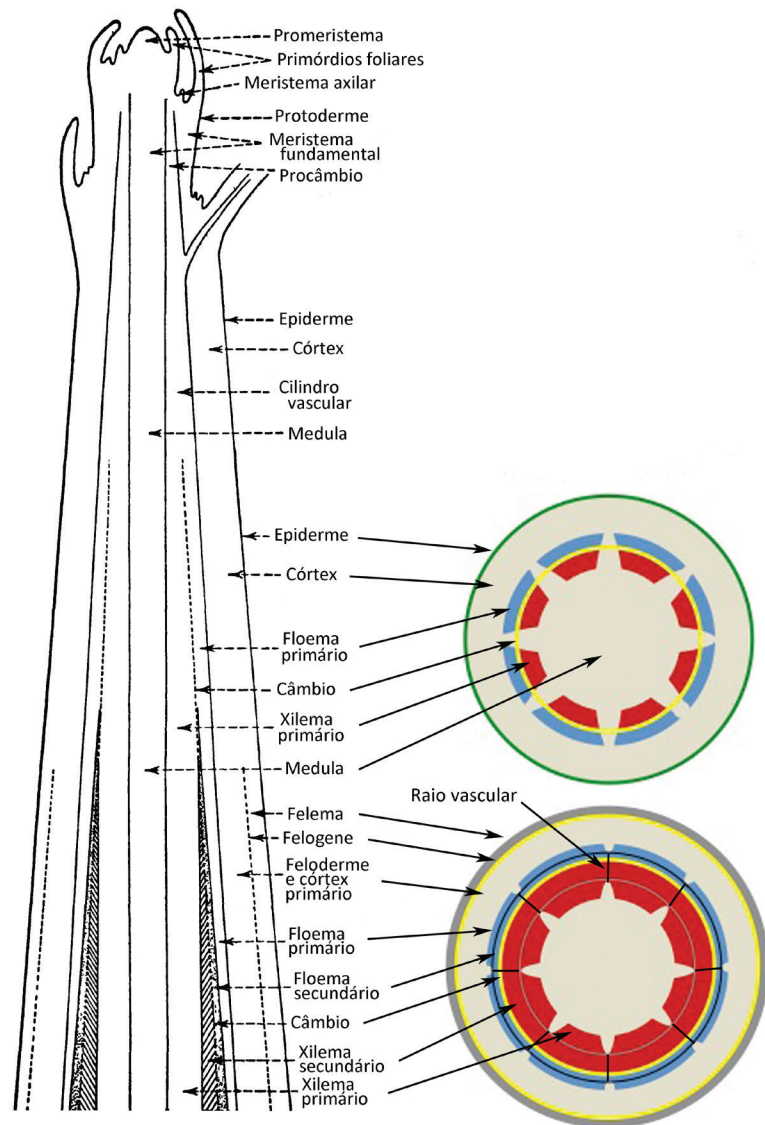


Figura 62. Representação esquemática da anatomia entrenodal do caule primário e secundário de angiospérmicas 'dicotiledóneas' em corte radial (à esquerda) e corte transversal (à direita); traços e folhas não representados. [Figura da esquerda adaptada com modificações de Holman & Robbins 1939; figuras da direita originais do autor].

do caule secundário jovem persistem, temporariamente, pequenas protuberâncias de xilema primário na margem externa da medula (Figura 62).

A ativação do câmbio e da felogene acaba por expulsar os tecidos primários exteriores ao câmbio (epiderme, córtex e floema primário). A produção de tecido vascular secundário inuma, esmagados no centro do caule, todos os tecidos primários interiores ao câmbio (xilema primário e medula). As funções do xilema e do floema primários passam a ser desempenhadas pelos seus equivalentes secundários. Todo o xilema secundário, desde que não descartado por cladoptose, fica encarcerado no corpo da planta (Figura 62). O floema secundário é produzido em muito menor quantidade. Como se verá, o floema secundário não funcional é incorporado na casca e mais tarde ou mais cedo excretado pela planta. Na maior parte das

plantas com corpo secundário, algum tempo depois da iniciação da felogene, a periderme muda a cor do caule de verde para as cores acastanhadas características do felema (*v.i.*). Na terminologia agrônômica esta mudança de cor é conhecida por **atempamento**. Uma estação de crescimento pode ser suficiente para eliminar todas as evidências de crescimento primário.

Sistemas radial e axial

No câmbio das gimnospermas e angiospermas dicotiledóneas s.l. reconhecem-se dois tipos de células: (i) iniciais fusiformes e (ii) iniciais dos raios, as primeiras axialmente alongadas, as segundas sem uma dimensão maior. Ambos os tipos dividem-se periclinalmente com intensidade. Ciclicamente ocorrem divisões anticliniais radiais de modo a que o câmbio possa acompanhar o aumento de diâmetro do caule. As **iniciais fusiformes** dão origem a células axialmente alongadas que no seu conjunto constituem o **sistema axial** (Figura 70). Nas gimnospermas, o sistema axial é constituído por células crivosas, células albuminosas, traqueídeos e **parênquima axial** (Figura 63, Figura 65). O sistema axial é bem mais complexo nas angiospermas; inclui elementos crivosos, células companheiras, vasos lenhosos, traqueídeos, parênquima axial e fibras (Figura 70, Figura 64, Figura 66).

As **iniciais dos raios** diferenciam o **sistema radial** (Figura 63, Figura 70). Os **raios vasculares** (*vascular rays*) que compõem o sistema radial são constituídos por bandas radiais estreitas, com uma a poucas células de espessura, de células radialmente alongadas. Os raios vasculares têm uma porção floémica (**raio floémico**, *phloem rays*) e outra xilémica (**raio xilémico**, *xylem ray*). Há menos tipos celulares no sistema radial do que no sistema axial. O raios são essencialmente constituídos por **parênquima radial** de dois tipos, **parênquima radial xilémico** ou **parênquima radial floémico**. Nas gimnospermas e, pontualmente, em algumas angiospermas, os raios contêm traqueídeos (**traqueídeos transversais**). A espessura, o tipo e o arranjo das células, e a distribuição espacial dos raios variam de espécie para espécie ("[Anatomia das madeiras \(breve referência\)](#)"). Existe um complexa nomenclatura a este respeito. A remoção das casca permite, geralmente, a observação a olho nu dos raios xilémicos, sob a forma de pequenas bandas quase lineares.

Os raios estão envolvidos no armazenamento de reservas e no transporte para as camadas mais antigas do xilema secundário de água, nutrientes, substâncias de reserva e substâncias de preservação da

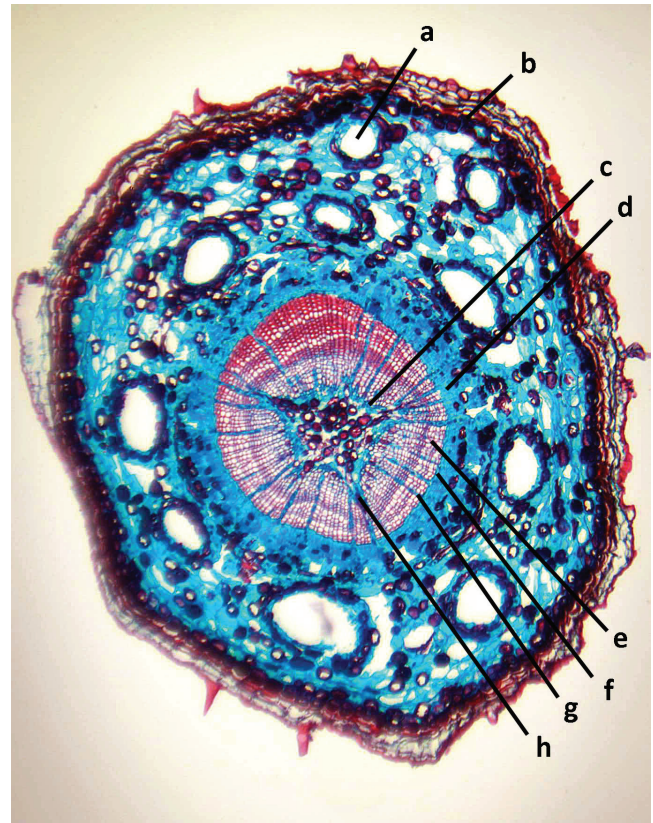


Figura 63. Estrutura secundária do caule das gimnospermas. Lenho homogêneo. Corte transversal de um caule jovem de *Pinus* sp. (*Pinaceae*, *Pinidae*) com abundante córtex primário: a – canal resinífero; b – felogene, com formação de felema para o exterior; c – xilema primário colapsado; d – floema secundário intercalado com raios floémicos; e – xilema secundário; f – câmbio; g, h – raio xilémico. *N.b.*, xilema pormenorizado na Figura 65. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança].

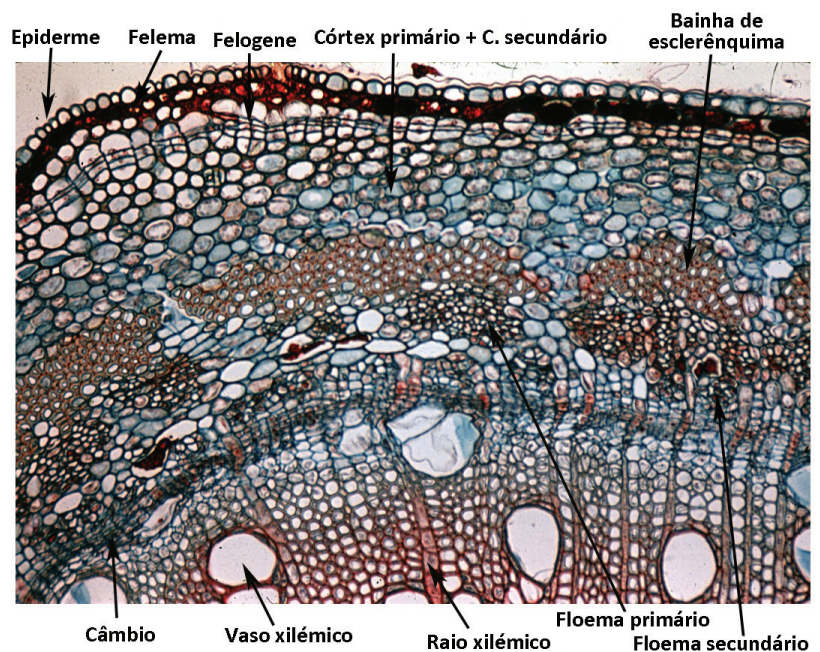


Figura 64. Estrutura secundária do caule das angiospermas. Corte transversal de um caule jovem de *Robinia* (*Fabaceae*). Comparar com Figura 62. *N.b.*, iniciação da felogene em camadas externas do córtex, epiderme prestes a ser exfoliada, posição exterior do floema primário frente ao floema secundário, massas de parênquima (raios primários) entre o feixes de floema primário, e que os raios xilémicos contactam com raios floémicos. [Curtis et al., 2002, <http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/>].

madeira (*v.z.*). Um exemplo prático. As invasoras arbóreas e as árvores de plantações de produção são, frequentemente, eliminadas por corte raso (eliminação da parte aérea na zona do colo com uma motosserra) seguido da aplicação por pincelagem de um herbicida sistêmico na superfície recém-exposta do lenho. A redistribuição das moléculas herbicidas pela raiz e toixa é feita, em grande parte, pelo parênquima lenhoso, axial e radial.

Como há pouco referi, nas plantas herbáceas sem anéis conspícuos de xilema, pode ser difícil comprovar o crescimento secundário com cortes histológicos transversais. O mesmo acontece em muitos exemplares de caules fósseis. A confirmação anatômica do crescimento secundário faz-se com base em três critérios (Gerrienne *et al.* 2011):

- Presença de fiadas de células de formação centrípeta, alinhadas radialmente – produzidas por divisões periclinais das células do câmbio;
- Multiplicação das fiadas de células – ciclicamente as células do câmbio sofrem divisões anticlinais e adicionam novas fiadas de xilema (Figura 65);
- Combinação de células alongadas axialmente (sistema axial) e radialmente (sistema radial) – produzidas, respetivamente, pelas iniciais fusiformes e iniciais dos raios.

Floema secundário

A massa e o volume do floema secundário são residuais quando comparados com o xilema secundário. O floema secundário comporta, à semelhança do floema primário, elementos crivosos e células companheiras nas angiospérmicas, ou células crivosas e células albuminosas nas gimnospérmicas. Estes tipos celulares são acompanhados, tanto gimnospérmicas como nas angiospérmicas, por **parênquima floémico** axial e radial e por abundantes fibras floémicas. Algumas células do parênquima floémico, sobretudo nos raios, recuperam a condição meristemática de modo a acomodar as forças de tração gerada sobre o floema pela produção de xilema secundário. Neste processo, divisões anticlinais-radiais dão origem, em corte transversal, a triângulos característicos nos raios do floema secundário nas plantas lenhosas (Figura 66).

Geralmente apenas uma estreita banda de floema situado na vizinhança do câmbio é ativo. À medida que envelhece torna-se não funcional. As células do parênquima floémico frequentemente evoluem para escleritos ou acumulam substâncias ergásticas. É a partir de células mais exteriores do floema secundário que se diferencia ciclicamente a felogene.

Xilema secundário

O crescimento secundário é dominado pelos elementos traqueais do xilema secundário. As células recém diferenciadas de xilema têm uma consistência gelatinosa

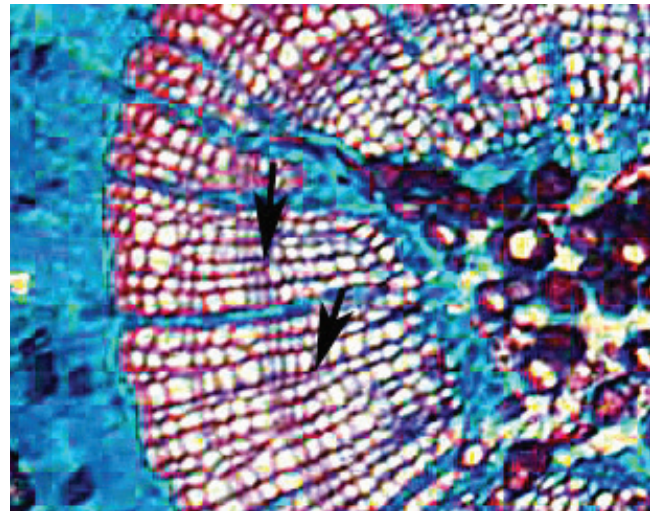


Figura 65. Estrutura anatômica do xilema secundário. Corte transversal. *N.b.*, células dos raios (sistema radial) coradas de azul; traqueídeos do sistema axial corados a rosa e alinhados radialmente em fiadas produzidas por divisões periclinais; as setas indicam a adição de novas fiadas de traqueídeos em consequência de divisões anticlinais da células iniciais fusiformes [pormenor da Figura 63].

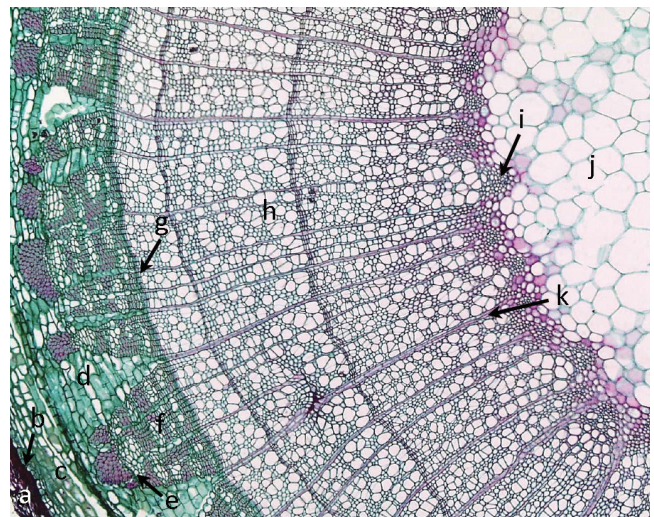


Figura 66. Estrutura secundária do caule das angiospérmicas: raios floémicos. Caule secundário com 3 anos de *Liriodendron tulipifera* (*Magnoliaceae, Magnoliidae*): a – ritidoma; b – localização da felogene; c – córtex; d – raios floémicos; e – floema primário encimado por fibras esclerênquima primário; f – floema secundário com elementos crivosos e células companheiras intercaladas com assentadas de fibras floémicas (coradas de vermelho); g – localização do câmbio; h – vasos lenhosos e traqueídeos (xilema); i – xilema primário; j – parênquima medular; k – raios xilémicos (corados a vermelho). [Adaptado de <https://faculty.unlv.edu/schulte/Anatomy/Secondary/Secondary.html>; interpretação anatômica da responsabilidade do autor].

porque a deposição de lenhina está ainda por acontecer. Depois de lenhificado, o xilema secundário desempenha a tripla função de transporte de seiva xilémica, estrutural e de tecido de reserva (apenas as células vivas do xilema). Uma vez que os traqueídeos e os vasos lenhosos são substituídos por células mortas, qualquer árvore combina um espesso e mecanicamente rígido *core* de tecido morto (interrompido por cordões vivos de parênquima lenhoso axial e radial), *grosso modo* com a forma de um cone (Figura 67), com um delgado revestimento de células vivas (câmbio + floema + vários tipos de parênquima +

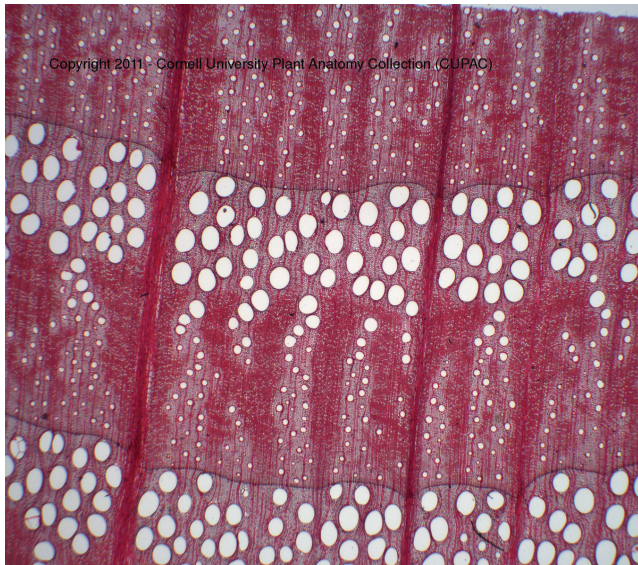


Figura 69. Lenho de início e de final de estação e porosidade em anel em *Quercus rubra* (Fagaceae). Corte transversal. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection].



Figura 68. Parênquima lenhoso unisseriado e plurisseriado num corte tangencial de *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). N.b., comparar com Figura 70. [Curtis, Lersten & Nowak 2002, <http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/>].

felogene + alguns tipos celulares de menor importância), exteriormente protegido por uma nova camada de células mortas, o ritidoma.

O parênquima do xilema, seja ele axial ou radial, designa-se por **parênquima lenhoso** (*xylem parenchyma*). No final de cada estação de crescimento é frequente a formação de uma banda de **parênquima axial terminal** ou de fibras que facilitam a diferenciação dos limites dos anéis de crescimento. O **parênquima lenhoso radial** pode ser **unisseriado**, se tiver uma célula de espessura num corte tangencial, ou **plurisseriado** se ostentar mais de duas células de espessura (Figura 68). Em algumas

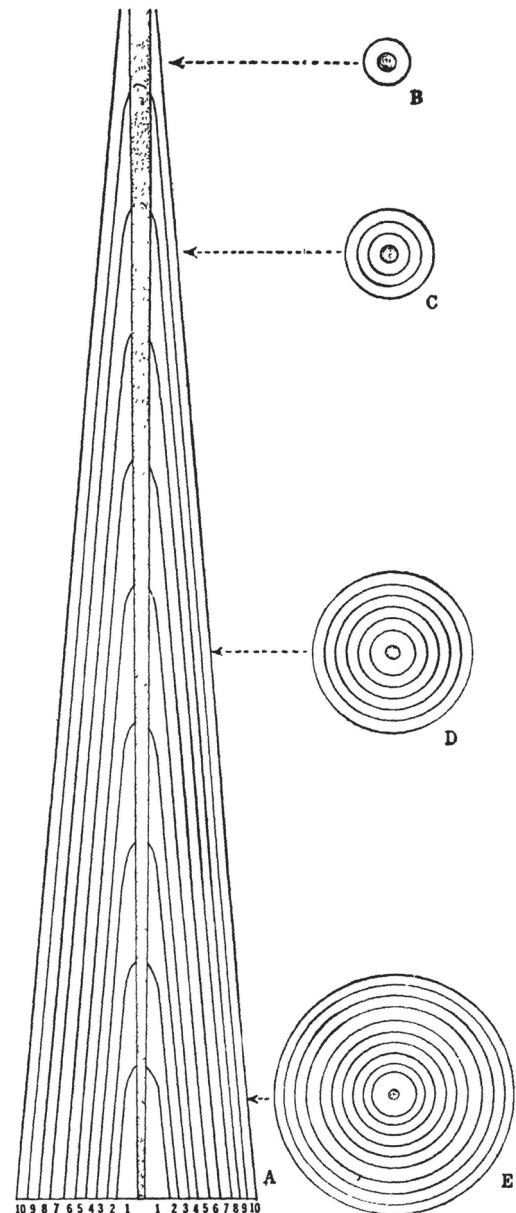


Figura 67. Idealização do crescimento secundário de um tronco de uma árvore com 10 anos. Corte radial à esquerda; corte transversal à direita. N.b. o colapso da medula e que o xilema mais antigo está no interior e na base do tronco; corte longitudinal à direita e corte transversal à esquerda [Holman & Robbins 1939.]

gimnospermas, além do parênquima lenhoso, fazem parte dos raios xilêmicos traqueídeos transversais (**raios heterocelulares**), células que se distinguem pelas pontuações das suas paredes e pela ausência de protoplasma. Por oposição às gimnospermas, diz-se que as angiospermas possuem **raios homocelulares** (*homocellular rays*). Outras 'coníferas' contêm ainda no xilema, axial e radial, canais resiníferos. O parênquima lenhoso é invulgarmente espesso nas lianas, o que explica a capacidade das lianas plicadas se distenderem e acompanharem o crescimento dos seus tutores.

As árvores de clima temperado ou mediterrânico, e nas áreas tropicais com estação seca, o câmbio têm uma atividade sazonal. Nas madeiras de angiospérmicas, as células xilémicas formadas no início da estação de crescimento têm um grande diâmetro e paredes finas (**lenho de início de estação, inicial ou de Primavera**); no final do período de crescimento o diâmetro das células é menor e as paredes celulares mais espessas (**lenho de fim de estação, final ou de Verão**) (Figura 69). Os dois tipos de lenho depõem-se sob a forma de bandas (anéis), em muitas espécies visíveis à vista desarmada, sendo o lenho de Primavera mais claro que o de Verão. Nos anos de Primavera seca a estrutura do lenho de Primavera aproxima-se da do Verão. O somatório destas duas camadas constitui um **anel de crescimento** (= camada de crescimento) (Figura 72-B); a sua contagem permite avaliar a idade de um caule lenhoso. A correspondência 1 anel = 1 ano pode falhar nas espécies que acumulam vários surtos de crescimento durante o período de crescimento vegetativo; e.g., *Quercus rotundifolia* (Fagaceae) «azinheira». O número de anéis de crescimento aumenta em direção ao colo das plantas lenhosas perenes. Os tecidos das árvores são tanto mais velhos quanto mais profundos e basais forem (Figura 67).

Nos caules secundários, as partes mais velhas (e interiores) do lenho perdem a função de transporte e de reserva (mantêm a de suporte), e ficam relegadas para as camadas mais profundas do caule. No intuito de aumentar a resistência a parasitas, muitas espécies enchem estas células com resinas, gomas e ceras produzidas no câmbio, e transportadas e depositadas pelas células dos raios xilémicos. Diferencia-se, assim, uma parte mais escura e interna do lenho – o **cerne, durame, duramen** ou lenho inativo (*heartwood*) – de outra parte clara, externa e parcialmente funcional e com alguns tecidos vivos – o **borne, albarno** ou lenho ativo (*sapwood*, Figura 71). Quando invadido por fungos do lenho, o cerne perde cor: descolora-se. O cerne e o borne nem sempre se apresentam bem definidos.

Anatomia das madeiras (breve referência)

A organização espacial dos tipos celulares xilémicos produzidos pelo câmbio tem um grande valor diagnóstico na identificação microscópica de madeiras (Ferreirinha 1958). Para tal é indispensável a observação dos três cortes referidos na Figura 14: transversal, radial e tangencial. Em corte transversal, os elementos traqueais, fibras e parênquima lenhoso do sistema axial surgem com formas poligonais; os elementos do sistema radial tomam formas alongadas no sentido do raio do caule (Figura 69, Figura 70). Em corte radial ocorre o inverso, as células do sistema axial observam-se no sentido do seu maior comprimento e as pontuações das células com paredes secundárias são visíveis; os elementos do sistema radial observam-se sob a forma de pequenos polígonos (Figura

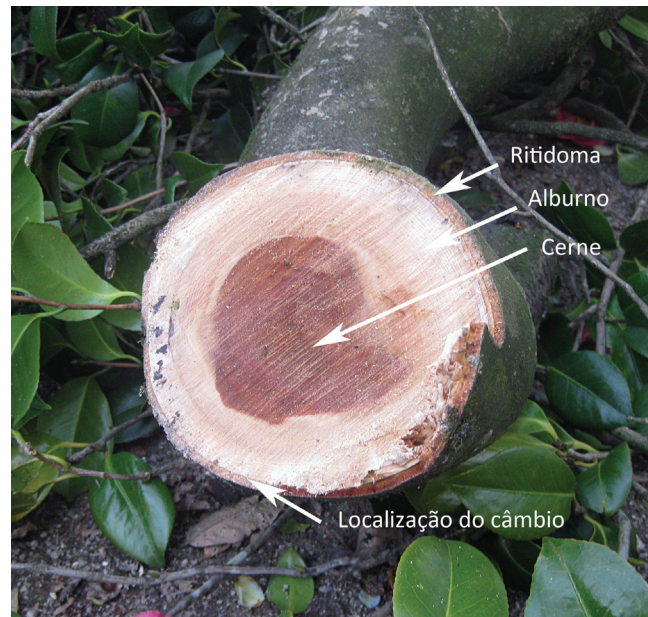


Figura 71. Cerne e albarno em *Camelia japonica* (Theaceae) «cameleira».

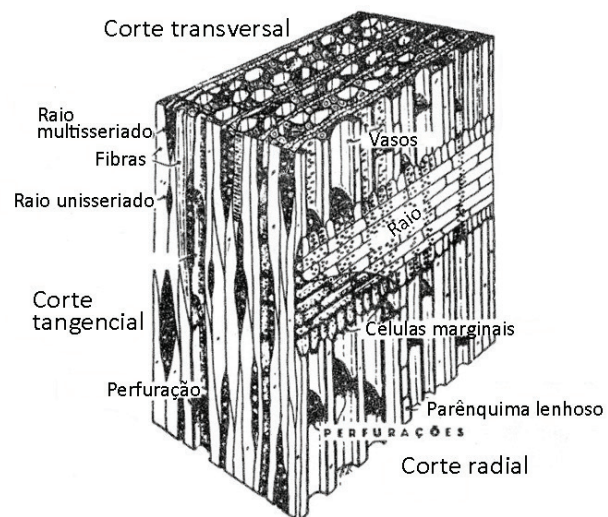


Figura 70. Anatomia do lenho das angiospérmicas. Representação de cortes transversal, tangencial e radial de um tronco (Ferreirinha 1958).

68, Figura 70). A morfologia dos corte tangencial aproxima-se da dos cortes radiais.

O lenho das gimnospérmicas não tem vasos lenhosos, apenas traqueídeos (exceto *Gnetidae*). Também não inclui fibras e os raios são muito estreitos e unisseriados. Os traqueídeos transversais são praticamente exclusivos das gimnospérmicas, não estando presentes em todas as espécies. O parênquima lenhoso axial é raro a ausente. Nas espécies com resina – as **resinosas** na gíria silvícola (e.g., pináceas e cupressáceas) – desenvolvem-se **canais de resina**^[47] por entre os traqueídeos, delimitados por células parenquimatosas secretoras de resina (Figura 63). Nas gimnospérmicas, o lenho de primavera é mais espesso e

[47] Os canais de resina são raríssimos nas angiospérmicas.

difícil de destrinçar do lenho de verão (não se formam anéis evidentes).

A estrutura das madeiras das **folhosas**, *i.e.*, das árvores angiospérmicas, envolve arranjos variados de vasos lenhosos, traqueídeos, fibras e vários tipos de parênquima axial e radial. Em algumas espécies, os elementos de vaso têm um diâmetro suficientemente grande para se distinguirem na forma de pequenos poros a olho nu. Com uma simples lupa de bolso de 10-15x vêem-se bem os raios e o arranjo geral dos componentes do xilema secundário. Na terminologia silvícola os vasos lenhosos são **poros**, e é habitual falar-se em **lenho homogêneo** (Figura 65) e **lenho heterogêneo** (Figura 69) para diferenciar o lenho das gimnospérmicas (sem elementos dos vasos) do lenho das angiospérmicas (com elementos dos vasos). Os traqueídeos são inconstantes. Alguns grupos muito antigos só têm traqueídeos (*e.g.*, *Nymphaeaceae*). As fibras e o parênquima lenhoso axial estão sempre presentes, sendo este último geralmente abundante. Os raios são geralmente multisseriados.

Consoante se distingam ou não os anéis de crescimento, as madeiras de angiospérmicas são designadas na gíria florestal, respetivamente, por madeiras de **porosidade difusa** (*e.g.*, *Betula* «bétulas» *Betulaceae*, *Alnus* «amieiros» *Betulaceae* e grande parte das árvores tropicais) e de **porosidade em anel** (*e.g.*, *Quercus* «carvalhos» *Fagaceae*). Nas árvores de porosidade em anel, o transporte xilémico realiza-se geralmente no lenho de 1 a 3 anos, e o armazenamento de substâncias de reserva até ao lenho de 8 anos. Nas árvores de porosidade difusa o transporte e armazenamento penetra mais profundamente no lenho (Shigo 1991).

Periderme e ritidoma

A primeira felogene caulinar diferencia-se em camadas profundas do córtex (*e.g.*, na videira), subepidermicamente em camadas externas do córtex (na maior parte das espécies, Figura 64) ou mesmo a partir da epiderme. A primeira felogene da raiz tem geralmente origem no periciclo deslocado pelo crescimento secundário. A felogene é constituída por células meristemáticas isodiamétricas que diferenciam felema para o exterior e feloderme para o interior. O conjunto “feloderme + felogene + felema” constitui a **periderme**. O felema tem uma evidente função de proteção. As pilhas radiais de células mortas suberificadas características do felema são mais espessas do que a feloderme, que se resume a umas poucas camadas de células parenquimatosas com função de reserva (Figura 72-A). Algumas árvores, sobretudo nos trópicos, têm troncos verdes, porque as células da feloderme possuem cloroplastos (Figura 76-B). No período de mais intenso crescimento vegetativo (em Maio, no hemisfério norte), frequentemente é tão fácil destacar o felema pela felogene, como a casca pelo câmbio.

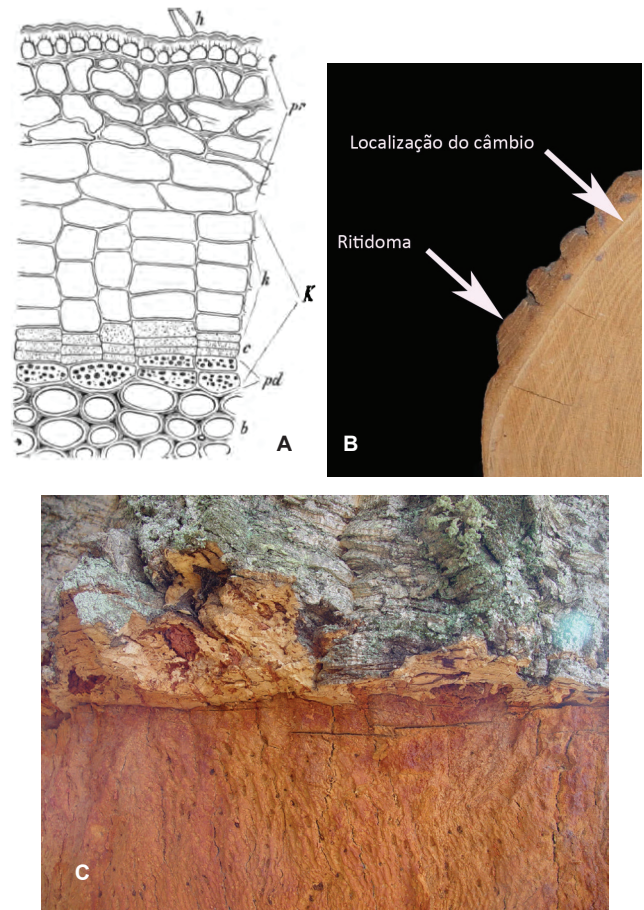


Figura 72. Periderme e ritidoma. A) Diferenciação da periderme num caule com crescimento secundário. Corte transversal de um caule de *Ribes rubrum* (*Grossulariaceae*) «groselheira»: b – floema; c – felogene; epiderme (e) e córtex (pr) já mortos, em vias de exfoliação; K – periderme; k – felema; pd – feloderme; h – pelo. B) Ritidoma de *Ulmus minor* (*Ulmaceae*) «ulmeiro»; *n.b.*, sobreposição de várias camadas de periderme+floema secundário, e anéis de crescimento. C) Sobreiro recentemente descortçado; *n.b.*, a arranca da cortiça faz-se pela felogene deixando o câmbio intacto. [A] Sachs (1874); B e C) fotos do autor].



Figura 73. Lenticulas. Ritidoma de *Araucaria angustifolia* (*Araucariaceae*) «pinheiro-do-paraná»: lenticulas visíveis sob a forma de pontuações castanho-ferruginoso. [Foto do autor].

Numa fase inicial do funcionamento da felogene, os estomas são circundados (por debaixo da epiderme) por tecido suberoso (felema), que se destaca no fundo verde da epiderme pela sua cor acastanhada ou avermelhada. Nos ramos atempados (lenhificados), os estomas são substituídos por pequenas saliências na casca, com um

pequeno poro no centro, designadas por **lentículas** (*lenticels*). Constituem as lentículas aglomerados pouco organizados de células mortas, não ou escassamente impregnadas de suberina, por onde todavia se realizam algumas trocas gasosas com o exterior (Figura 73). As lentículas são difíceis de identificar nos caules lenhosos de ritidoma espesso, escuro e rugoso.

As maioria das células da felogene divide-se pelo plano periclinal. Consequentemente, a felogene não é capaz de acompanhar o aumento do diâmetro dos caules e rompe-se. Por esse motivo tem de ser ciclicamente renovada, por regra todos os anos, através da diferenciação de uma nova felogene por dentro da anterior, a partir de tecidos do floema secundário. A diferenciação de um novo felema isola e induz a morte de todos os tecidos a ele exteriores. A reiteração processo leva à justaposição concêntrica de várias peridermes, por vezes visíveis a olho nu sob a forma de bandas estreitas (Figura 72-C). Nas plantas lenhosas adultas apelida-se de **ritidoma** (= casca seca) o complexo de tecidos exteriores à felogene ativa. O ritidoma é basicamente constituído por felema, com algum floema secundário morto, mais a delgada camada celular correspondente à felogene anterior; a feloderme é escassa a nula nestas plantas. O **entrecasco** (= casca interna) engloba os tecidos vivos contidos entre o câmbio e a felogene ativa. O termo **casca** é aplicado ao conjunto dos tecidos exteriores ao câmbio (entrecasco + ritidoma). Algumas espécies produzem bandas de células de paredes delgadas para facilitar a rutura do ritidoma e a sua acomodação ao aumento do diâmetro do caule. Assim se explica que em certas espécies as casca se destaque, por exemplo, em fitas horizontais (e.g., *Betula alba* «bidoeiro» *Betulaceae*), em fitas verticais (e.g., eucalipto) ou em placas *Platanus orientalis* [*Platanaceae*] «plátano».

Durante os períodos de intensa atividade cambial, em particular nos caules jovens, a casca destaca-se com facilidade pela região do câmbio e do xilema ainda não lenhificado (gelatinoso). Esta propriedade é aproveitada em arboricultura para realizar enxertias de borbulha ("[Reprodução assexuada](#)"). Em contrapartida, a casca é muito sensível a toques de máquinas agrícolas e a outros acidentes mecânicos. O câmbio morre em contato com o exterior dando origem a uma ferida. As plantas lenhosas possuem mecanismos expeditos de reparação de feridas de pequena dimensão; as feridas de grande dimensão deixam sempre marcas no lenho ("[Reparação de feridas. Resposta ao corte](#)"). Se a casca é retirada em redor de todo o tronco, i.e., em caso de **incisão anelar**, deixa de haver uma continuidade no floema. Primeiro morrem as raízes de fome e em seguida a planta colapsa. A casca do sobreiro possui uma característica invulgar: acumula um ritidoma espesso que pode ser extraído pela feloderme sem danificar o câmbio (Figura 72-C). Depois da **tira da cortiça** a árvore gera uma nova feloderme e o crescimento do ritidoma (cortiça) é retomado. Se os machados usados na tira da cortiça vão demasiado fundo e a cortiça é extraída pelo câmbio,

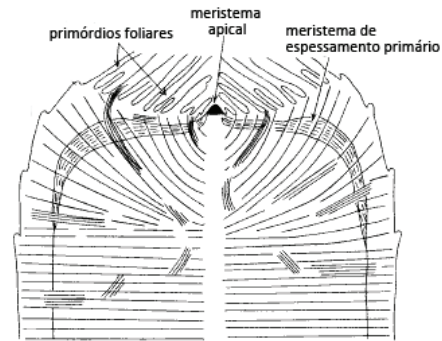


Figura 74. Espessamento primário nas monocotiledóneas. Estrutura do meristema de espessamento primário numa monocotiledónea num corte radial. [Adaptado de DeMason (1983)].

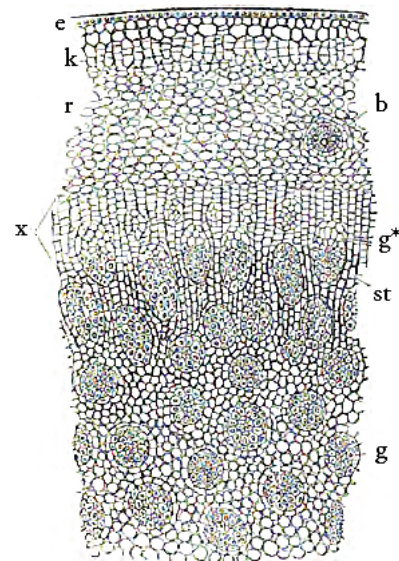


Figura 75. Espessamento secundário nas monocotiledóneas. A) *Cordyline australis* (*Asparagaceae*) «fiteira», uma monocotiledónea com crescimento secundário. B) Corte transversal de um caule de *Dracaena* sp. «dragoeiro» com crescimento secundário recente: b – rastro foliar; e – epiderme; g – feixes vasculares anficrivais primários; k – periderme; r – córtex; x – meristema de espessamento secundário no qual se diferenciam já feixes vasculares secundários (g*) e tecido fundamental secundário (st). [A) foto do autor; B) Sachs (1874)].

formam-se feridas que comprometem a longevidade e a utilidade económica da árvore.

Espessamento primário e secundário do caule nas monocotiledóneas

O câmbio vascular, como referi anteriormente, é exclusivo das dicotiledóneas. Contudo, muitas monocotiledóneas apresentam caules primários de diâmetro assinalável ou têm crescimento secundário. A espessura do caule da maioria das monocotiledóneas deve-se à ação simultânea de um meristema apical e de um **meristema de espessamento primário** (MEP, *primary thickening meristem*) (Rudal 1991) (Figura 74). O MEP localiza-se na proximidade do meristema apical, entre o córtex e a região vascularizada do caule. Na maioria das espécies pouco se afasta do meristema apical. O MEP consiste numa camada com várias células de espessura de células meristemáticas que produz para fora parênquima e para dentro feixes vasculares individualizados numa matriz parenquimatosa, como é próprio das monocotiledóneas. Em algumas espécies forma células com paredes espessadas com suberina. Além do engrossamento primário, o MEP é ainda responsável pelo estabelecimento de ligações vasculares entre o caule e a raiz, o caule e as folhas e, por vezes, pela formação de raízes adventícias na base dos caules (Rudal 1991).

O crescimento secundário nas monocotiledóneas pode ser **difuso** ou resultar da atividade de um **meristema de espessamento secundário** (MES, *secondary thickening meristem*) (Rudal 2007). O crescimento difuso faz-se pela divisão e diferenciação contínua de células parenquimatosas do tecido fundamental. O assinalável diâmetro atingido pelas palmeiras (*Arecaceae*) resulta da conjugação de um MEP de grande dimensão com crescimento difuso. O MES, ao contrário do MEP, afasta-se do meristema apical e desce pelo flanco dos caules, tomando uma posição lateral análoga ao câmbio vascular (Figura 75-B). O MES funciona, todavia, de forma distinta do câmbio: diferencia centrifugamente (para fora) parênquima e centripetamente (para dentro) parênquima com feixes vasculares dispersos, radialmente alongados. Praticamente todas as monocotiledóneas com MES enquadram-se na ordem *Asparagales* (Rudal 2007), na qual se enquadram entre outros, três géneros muito cultivados: *Agave* (*Asparagaceae*, *Agavoideae*)^[48], *Aloe* (*Asphodelaceae*), *Cordylíne* (*Asparagaceae*, *Lomandroideae*) e *Dracaena* (*Asparagaceae*, *Nolinoideae*) (Figura 75-A).

As monocotiledóneas lenhosas, independentemente da forma como engrossam, têm caules com uma estrutura muito distinta das plantas com câmbio. Em corte transversal, e a olho nu, em vez de anéis observa-se uma densa estrutura de feixes vasculares que se assemelha a um grosso cabo telefónico. Esta estrutura tem vantagens



Figura 76. Superfície de caules lenhosos. A) Ritidoma de *Betula alba* (*Betulaceae*) «bidoeiro». **B)** Casca destacável por placas em *Commiphora angolensis* (*Burseraceae*); *n.b.*, tronco verde. [A] montanhas do Norte de Portugal; B) Kwanza Sul, Angola; fotos do autor].

e desvantagens. A ausência de câmbio vascular dificulta e limita a ramificação da canópis, e a ocupação do espaço aéreo. Nas monocotiledóneas, em particular nas lenhosas, os primeiros nós das ramificações laterais são curtos e de diâmetro progressivamente maior. Este facto cria uma zona de fragilidade mecânica na proximidade das ramificações (óbvias em *Dracaena draco* «dragoeiro», Figura 214-C), aproveitadas por algumas espécies para se propagarem vegetativamente. Em contrapartida, as monocotiledóneas lenhosas têm um caule mais flexível que o tronco das árvores dicotiledóneas, que suporta sem quebrar ventos ciclónicos, uma adaptação útil nas regiões tropicais sujeitas a furacões e outras tempestades. A dificuldade em construir uma canópis densa é vantajosa nestes eventos climáticos extremos. Nas palmeiras, a adaptação a ventos fortes continua nas folhas. A folhas ("Divisão ou composição da folha") destas plantas são muito flexíveis e plicam como um leque reduzindo os riscos de rotura e quebra com a ventania.

MORFOLOGIA EXTERNA DO CAULE

Nos pontos que se seguem é feita uma descrição de alguns aspectos de morfologia externa indispensáveis para a compreensão da estrutura e função do caule. Outros temas igualmente relevantes de morfologia externa do caule são abordados na segunda parte deste volume ("II. Arquitetura, fenologia e fisionomia"). A razão de ser da evolução dos caules lenhosos é discutida no Vol. II.

Situação, consistência e superfície do caule

Quanto à situação os caules podem ser:

- **Aéreos** – tipo dominante;
- **Aquáticos** – *e.g.*, caules de *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (*Ranunculaceae*) «ranúnculos-aquáticos»;

[48] O gen. *Aloe* tem um importante centro de diversidade do SW de Angola.

- **Subterrâneos** – e.g., tubérculos de batateira.

Quanto à consistência reconhecem-se três tipos de caules:

- **Herbáceo** – caule tenro normalmente verde, sem ou com crescimento secundário incipiente;
- **Lenhoso** – não verde (com periderme) e com a consistência da madeira, com abundante xilema secundário;
- **Suculento ou carnudo** – caules engrossados ricos em água e substâncias de reserva, armazenados em tecidos parenquimatosos.

Os caules herbáceos normalmente são verdes, lisos, de secção mais ou menos circular, glabros (sem pelos) ou revestidos de indumento. Menos vezes apresentam-se estriados, sulcados ou angulosos. São angulosos, por exemplo, nas *Lamiaceae* e nas *Melastomataceae*. À semelhança do que acontece na folha, as células vivas dos caules herbáceos realizam as trocas gasosas necessárias à respiração celular através de estomas dispersos pela epiderme. Todos os caules lenhosos são inicialmente herbáceos; a consistência lenhosa é uma consequência do crescimento secundário, assim como a formação de lenticulas ("[Estrutura secundária do caule](#)").

A superfície dos caules lenhosos é particularmente variável (Figura 76). A periderme pode ser castanha, cinzenta [e.g., *Celtis australis* (*Cannabaceae*) «lódão-bastardo»], creme ou mesmo branca [e.g., *Betula* (*Betulaceae*) «bidoeiro»]. A periderme pode ainda ser brilhante [e.g., *Pinus nigra* (*Pinaceae*) «pinheiro-negro»] ou baça [*Quercus* (*Fagaceae*)], espessa (e.g., sobreiro) ou delgada [e.g., *Rosa* (*Rosaceae*) «roseiras»], mole [e.g., *Sequoia sempervirens* (*Cupressaceae*) «sequoia»] ou dura (condição mais

frequente), lisa (e.g., *Celtis australis*), sulcada (e.g., *Quercus*) ou destacar-se em placas [e.g., inúmeras *Commiphora* africanas (*Burseraceae*)], em fitas verticais (e.g., eucalíptos) ou em fitas horizontais (e.g., cerejeira). Depois de extraída a cortiça no sobreiro a periderme é inicialmente rosa tomando, pouco depois, uma cor vermelho-ocre e mais tarde castanha (Figura 72-C). No *Populus nigra* (*Salicaceae*) «choupo-negro» e na aveleira, entre outras espécies, formam-se complexos de rebentos epicórmicos no tronco, algo que não acontece nos choupos-híbridos (e.g., *P. x canadensis*) ("[Ramos epicórmicos](#)").

Há alguns padrões recorrentes nas características da superfície dos caules lenhosos. Nos biomas sujeitos a fogos recorrentes (e.g., Cerrado brasileiro e floresta esclerofila mediterrânica) são frequentes espécies de ritidoma espesso, com a função de proteger a parte viva do tronco do fogo. A cortiça do sobreiro é um exemplo bem conhecido. Nas florestas tropicais, pelo contrário, a periderme é invulgarmente delgada. A plantas só investem na produção de um felema espesso, um tecido energeticamente caro, se houver ganhos adaptativos.

A lógica evolutiva da suculência é a mesma das raízes tuberosas: adaptação a ambientes extremos (e.g., caules suculentos dos catos) armazenamento de reservas para um arranque precoce do ciclo vegetativo (e.g., tubérculo e rizoma) (*v.i.*).

Espinhos

No corpo vegetativo das plantas é frequente a presença de vários tipos de estruturas aguçadas, geralmente, com a função de dissuadir a herbivoria e/ou de fincar as plantas a suportes. Reserva-se o termo **espinho** para as estruturas

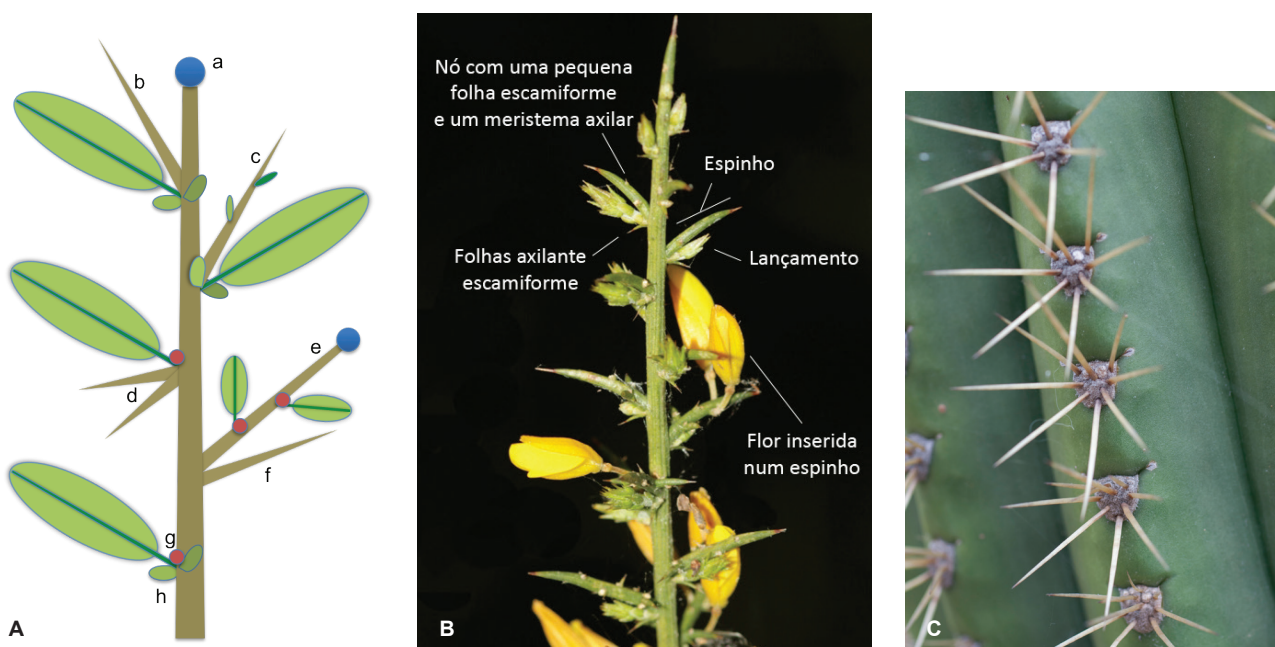


Figura 77. Espinhos. A) Tipos de espinhos (redesenhado de van Wyk & van Wyk 2006). B) *Ulex airensis* (*Fabaceae*), um endemismo do CW de Portugal Continental: a - meristema apical; b-c - espinhos de origem caulinar; d - espinhos estipulares; e - ramo proléptico; f - espinho de origem foliar; g - gema axilar; h - estípulas. C) *Pachycereus pringley* (*Cactaceae*), espinhos de origem foliar. [Figura e fotos do autor].

pontiagudas, rijas e difíceis de destacar, providas de feixes vasculares, resultantes da modificação total ou parcial de ramos, folhas, estípulas ou gomos. Não confundir espinhos com acúleos ("[Emergências](#)").

Como referi no ponto "[Homologia e analogia. Princípio da homologia](#)", a posição dos espinhos no cormo permite, muitas vezes, identificar o órgão que lhes deu origem (Figura 77). Os espinhos de origem caulinar situam-se na axila de uma folha ou da sua cicatriz; *e.g.*, espinhos de *Ulex* (*Fabaceae*) «tojos» e *Olea europaea* var. *sylvestris* (*Oleaceae*) «zambujeiro». A superfície destes espinhos podem apresentar folhas mais ou menos modificadas ou as suas cicatrizes. Os espinhos de origem folhear por regra axilam uma gema ou um caule com origem numa gema axilar; *e.g.*, espinhos de *Cactaceae* «catos». Os espinhos de origem estipular apresentam-se dispostos aos pares, um de cada lado de uma folha, de uma gema ou de caule desenvolvido a partir de uma gema axilar; *e.g.*, *Robinia pseudoacacia* (*Fabaceae*) «robínia».

Metamorfoses do caule

O caule é evolutivamente mais versátil do que a raiz havendo, por isso, um grande número de metamorfoses caulinares descritas na bibliografia. Os tipos mais relevantes foram resumidos no Quadro 12 (Figura 79, Figura 78, Figura 80). Pela sua frequência ou importância económica, as características de alguns tipos de caule são clarificadas nas linhas que se seguem.

A subordinação do cormo ao conceito de bolbo ("[Bolbos e bolbilhos](#)") seguida por muito autores é imprópria porque os cormos são morfologicamente mais próximos do rizoma; os rizomas verticais apenas se distinguem dos cormos por não estarem revestidos por catafilos (Figura 79, Figura 78-B). O *Cynodon dactylon* «grama» e o *Stenotaphrum secundatum* «gramão, grama-de-jardim», e muitas outras *Poaceae*, produzem caules radicantes nos nós, classificados, consoante mergulham ou emergem do solo, como rizomas ou estolhos.

Os cormos, rizomas e tubérculos emitem um ou mais caules aéreos na estação favorável, a partir da gemas axilares e/ou terminais. As partes velhas dos cormos e rizomas vão morrendo, dando-se a sua renovação pela produção de um ou mais cormos-filho, ou pelo alongamento do rizoma, pela gema apical (sistema monopodial) ou por gemas laterais (sistema simpodial) (Figura 79). Os **rizomas simpodiais** são mais frequentes do que os **rizomas monopodiais**. Os tubérculos são diferenciados anualmente *ad novo* a partir de caules subterrâneos (rizomas) ou aéreos, consoante as espécies.

Os caules de reserva – **tubérculos, cormos e rizomas tuberosos** –, assim como as raízes tuberosas e os bolbos, são frequentes em climas sazonais, com uma estação seca ou fria pronunciada. Nestas condições é vantajoso deter reservas de fácil mobilização para iniciar o crescimento

logo início da estação favorável, antes de eventuais competidores. Numerosas **plantas bulbosas** (plantas com bolbos ou cormos) europeias das famílias *Amaryllidaceae*, *Liliaceae*, *Iridaceae* e *Hyacinthaceae*, produzem folhas e flores antes do abrolhamento das folhas dos bosques caducifólios, ou do encanamento das gramíneas nos prados naturais. O amido e inulina são as substâncias de reserva mais frequentes nos caules de reserva: os rizomas de *Helianthus tuberosus* (*Asteraceae*) «tupinambo» têm cerca de 14-19% de inulina na MS (van Loo *et al.* 1995); as batatas contêm 60-80% de amido na MS. Nos bolbos geralmente é dominante a inulina.

Os estolhos e rizomas são frequentes em habitats ciclicamente perturbados que promovam a sua fragmentação e transporte; *e.g.*, margens de cursos de água e sistemas dunares. A posição horizontal próxima da superfície do solo deste tipo de caule facilita a disseminação por via vegetativa. O impacto económico do *Cynodon dactylon* (*Poaceae*) «grama» na vinha ou do *Cyperus longus* (*Cyperaceae*) «junça» em horticultura agravou-se com o uso de máquinas de mobilização do solo que fragmentam e dispersam os seus rizomas; *e.g.*, fresa. Os rizomas verticais da gramínea europeia *Elytrigia juncea* são uma adaptação à mobilidade das areias das dunas embrionárias. Plantas de caules flexuosos, como os sarmentos e turíões, são também frequentes em cursos de água torrenciais, ciclicamente perturbados por águas rápidas. Encontram-se muitas plantas escaposas (com escapo) e rizomatosas em comunidades vegetais pastadas por herbívoros. A estrutura do colmo é uma das causas do sucesso da adaptação das gramíneas à herbivoria ("[Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas](#)").

A construção de um caule ereto e rígido para elevar a canópia acima do solo é muito dispendiosa do ponto de vista energético. Nas lianas essa função é desempenhada por um tutor ("[Tipos fisionómicos](#)"). As lianas atingem o topo dos tutores investindo muito menos biomassa em caule, sobrando, por isso, mais energia para produzir folhas, flores, frutos e sementes. Por outro lado, a flexibilidade dos caules permite-lhes acompanhar o crescimento e alterações da morfologia dos tutores. As vantagens de ser liana explicam por que razão o hábito lianoide evoluiu de forma independente em tantos grupos de plantas. As soluções evolutivas seguidas pelas plantas trepadoras para se suspenderem nos seus tutores envolveram metamorfoses da raiz, caule ou folha; *e.g.*, raízes trepadoras ("[Metamorfoses da raiz](#)"), caules volúveis, gavinhas caulinares, acúleos ("[Emergências](#)"), espinhos ("[Espinhos](#)"), pecíolos volúveis (que se enrolam em torno do tutor como em *Clematis* sp.pl. [*Ranunculaceae*], e gavinhas folheares ("[Metamorfoses da folha](#)"). O enrolamento das gavinhas, quer caulinares, é forçado por um crescimento mais lento dos tecidos mais próximos do tutor do que os tecidos a ele externos. Nos caules volúveis acontece algo semelhante. As *Bougainvillea* (*Nyctaginaceae*) «bougainvileas»,

Quadro 12. Metamorfose mais relevantes do caule (tipos de caule).

Tipo	Descrição	Exemplos
Caule suculento	Caule volumoso, rico em água, de diâmetro variável consoante a disponibilidade de água no solo; folhas frequentemente ausentes ou reduzidas a espinhos.	<i>Cactaceae</i> «catos» e muitas <i>Euphorbiaceae</i> africanas e macaronésicas de climas semiáridos a áridos.
Caule volúvel	Caule que se adapta à superfície por onde progride ou enrola em torno do tutor; consoante as espécies os caules volúveis enrolam-se para a direita – caules dextrorsos , – como para a esquerda – caules sinistrorsos (condição mais rara).	<i>Aristolochia</i> sp.pl. (<i>Aristolochiaceae</i>), <i>Ipomoea</i> sp.pl. (<i>Convolvulaceae</i>) e <i>Jasminum</i> sp.pl. (<i>Oleaceae</i>) «jasmineiros». Os caules volúveis são dextrorsos nos feijoeiros e sinistrorsos no lúpulo.
Colmo	Caule geralmente herbáceo e flexível, de nós bem marcados, frequentemente oco (fistuloso), revestido pelas bainhas das folhas.	Caule característico da família das <i>Poaceae</i> .
Cormo* (= bolbo sólidos)	Resulta do engrossamento, na vertical, de um segmento de caule com um ou mais entrenós, revestido por uma ou mais folhas de proteção e com raízes adventícias na base; os cormos muito pequenos caem no conceito de bolbilho ("Bolbos e bolbilhos"); os pseudobolbos de muitas orquídeas tropicais são, na realidade, cormos revestidos ou não, de folhas espessas.	<i>Poa bulbosa</i> (<i>Poaceae</i>), <i>Crocus sativus</i> (<i>Iridaceae</i>) «açafraão», <i>Gladiolus</i> (<i>Iridaceae</i>) «gladiolos», <i>Freesia</i> (<i>Iridaceae</i>) «frésia», <i>Sinningia speciosa</i> (<i>Gesneriaceae</i>) «gloxínia» e <i>Begonia</i> (<i>Begoniaceae</i>) «begónias» tuberosas e muitas orquídeas tropicais (Figura 78-B).
Escapo	Caule mais ou menos longo, geralmente sem folhas (áfilo), por vezes com brácteas ("Brácteas e bractéolas"), que termina numa flor ou numa inflorescência, provido ou não de uma roseta de folhas na base, as quais, como ele, frequentemente originadas num bolbo, num rizoma ou em raízes tuberosas.	<i>Bellis</i> (<i>Asteraceae</i>) «margaridas» e <i>Hyacinthus</i> (<i>Hyacinthaceae</i>) «jacintos».
Espique	Caule não ramificado, revestido por restos do pecíolo das folhas, geralmente cilíndrico e esguio, culminado por uma roseta de grandes folhas, com feixes líbero-lenhosos fechados em grande número e dispostos irregularmente.	Caule das <i>Arecaceae</i> «palmeiras».
Estolho	Caule aéreo, prostrado e com raízes adventícias caulógenas emitidas nos nós.	Morangueiro (<i>Rosaceae</i>) e <i>Cynodon dactylon</i> (<i>Poaceae</i>) «grama» (Figura 80-B).
Filocládio (=cladódio)	Caule achatado, mais ou menos laminar, que desempenha a função clorofiliana, no qual por vezes se inserem ramos, folhas reduzidas ou flores.	<i>Ruscus aculeatus</i> (<i>Ruscaceae</i>) «gilbardeira» e de <i>Opuntia</i> (<i>Cactaceae</i>) (Figura 78-E).
Gavinha caulinar	Extremidade delgada de um caule flexível, ramificada ou não, desprovida de nomófilos, adaptada a envolver ramos ou outros tipos de suportes.	Videira-europeia e <i>Passiflora</i> (<i>Passifloraceae</i>) «maracujazeiros».
Caules paquicaules	As plantas paquicaules exibem caules lenhosos, pouco ramificados, desmesuradamente espessos para a sua altura; estes caules são uma evidente adaptação à secura. As árvores paquicaules são conhecidas por árvores-garrafa (<i>bottle-trees</i>).	Frequentes nos desertos arábicos, africanos e australianos; e.g. várias <i>Cyphostemma</i> (<i>Vitaceae</i>) e <i>Pachypodium</i> (<i>Apocynaceae</i>) do deserto do Namibe (Angola) (Figura 78-F).
Prato ou disco dos bolbos	Caule curto e de entrenós curtos, geralmente subterrâneo ou localizado à superfície do solo, de crescimento vertical e com um grande número de raízes adventícias na base, revestido por uma ou mais folhas carnudas de reserva e, nos bolbos entunicados, por uma túnica externa constituída por uma ou mais folhas membranosas de proteção (catafilos); o conjunto prato do bolbo + folhas recebe o nome de bolbo ("Bolbos e bolbilhos").	Todas as aliáceas mediterrânicas; e.g., cebola (Figura 112, Figura 114).
Rizoma	Caule subterrâneo, vertical, horizontal ou oblíquo, ramificado ou não, com abundantes raízes adventícias caulógenas, geralmente inseridas nos nós, revestido de folhas escamiformes (catafilos) que axilam gemas ou caules aéreos gerados pelas gemas; com frequência engrossado (rizoma tuberoso) e com funções de reserva (Figura 79, Figura 80-A).	Rizoma vertical em <i>Elytrigia juncea</i> (<i>Poaceae</i>), horizontal em <i>Ammophila arenaria</i> «estorno» (<i>Poaceae</i>), ou oblíquo em <i>Chrysanthemum</i> «crisântemos» (<i>Asteraceae</i>). Rizoma tuberoso em <i>Iris</i> «lírios» (<i>Iridaceae</i>) e <i>Zingiber officinale</i> «gingibre» (<i>Zingiberaceae</i>).
Sarmento	Caule lenhoso, muito longo, delgado e flexível que, apoiado em outras plantas, se pode elevar; os sarmentos jovens, não atempados (i.e. de cor ainda verde), recebem o nome de pâmpanos .	Videira-europeia.
Tronco	Caule lenhoso desprovido de ramos na base, geralmente cónico e engrossando com a idade.	Maioria das gimnospérmicas e angiospérmicas de hábito arbóreo.
Tubérculo	Caule engrossado, com abundantes reservas, folhas reduzidas a pequenas escamas com uma gema axilar e sem raízes adventícias; geralmente formam-se na extremidade de caules aéreos ou de rizomas; em condições apropriadas as gemas axilares dão origem a novos caules; os tubérculos podem ser subterrâneos ou aéreos .	A batateira tem tubérculos subterrâneos e a <i>Dioscorea alata</i> «inhame-de-são-tomé» tubérculos aéreo (Figura 170). Muitas cultivares de nabo e de rábano produzem tubérculos aéreos; a tuberização da raiz nestas plantas é escassa (Figura 78-D).
Turião	Rebentos, frequentemente vigorosos, de origem subterrânea ou aérea, com folhas (por vezes rudimentares) e sem flores, emitidos na estação de crescimento por plantas vivazes ou perenes; em <i>Rubus</i> e <i>Rosa</i> as flores formam-se nos ramos do ano lançados pelos turiões nascidos no ano anterior.	Os turiões dos espargos turiões têm origem aérea ou subterrânea; os turiões de <i>Rosa</i> (<i>Rosaceae</i>) «roseiras» e os <i>Rubus</i> (<i>Rosaceae</i>) «silvas» têm origem subterrânea.
Xilopódio	Caule lenhoso espesso, geralmente tortuoso, com abundantes reservas, diferenciado na região do colo, que se forma em algumas espécies lenhosas sujeitas a fogos recorrentes.	Numerosas plantas das savanas africanas, sul-americanas e australianas. Os xilopódios das urzes (<i>Erica</i> , <i>Ericaceae</i>) são apreciados pelo seu elevado poder calorífico.

* O termo cormo tem dois significados; não confundir com cormo *sensu* corpo das plantas.

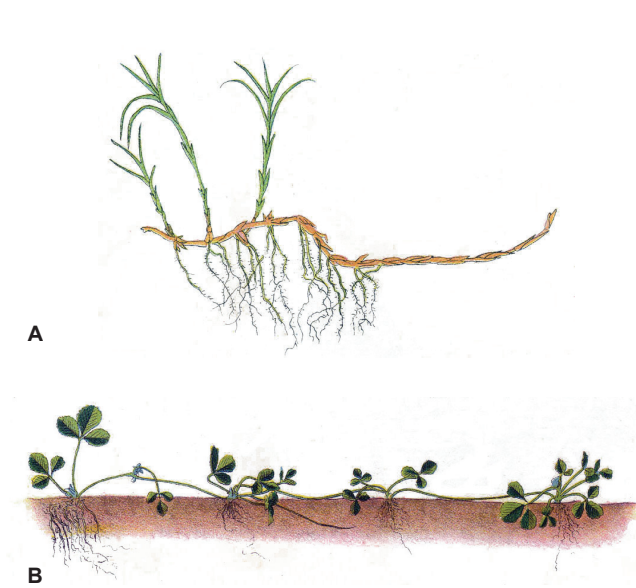


Figura 80. Rizoma e tubérculo. A) Rizoma de *Cynodon dactylon* (Poa-ceae) «grama». B) Estolhos de *Fragaria vesca* (Rosaceae) «morangueiro-bravo». [Coutinho (1898)].

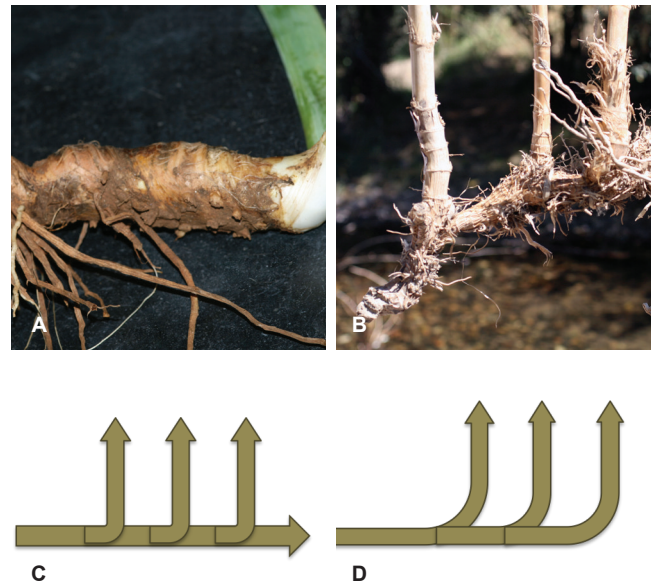


Figura 79. Rizomas monopodial A) em *Iris germanica* (Iridaceae) e **simpodial B)** em *Arundo donax* «cana» (Poaceae). Representação esquemática do rizoma monopodial (C) e simpodial (D). [Fotos e figuras do autor].



Figura 78. Metamorfoses do caule. A) Escapos em *Leontodon taraxacoides* (Asteraceae). B) Cormos de *Arrhenatherum bulbosum* subsp. *baeticum* (Poaceae) «balanquinho». C) Tubérculo aéreo de *Brassica rapa* (Brassicaceae) «nabo». D) Filocládio de *Ruscus aculeatus* (Ruscaceae) «gilbardeira». E) Filocládios de *Opuntia ficus-barbarica* (Cactaceae). F) Paquicaulia em *Cyphostemma uter* (Vitaceae). [A-D) Fotos do autor; F) Namibe, Ang; cortesia de J.C. Costa].

e outras lianas, suspendem-se emitindo caules por entre os ramos ou anfractuosidades do tutor.

O filocládio (Figura 78-D), os caules suculentos e os paquicaules são interpretados como uma adaptação à secura. Na identificação dos filocládios aplica-se, como

nos espinhos, o princípio da homologia. Alguns autores restringem o termo filocládio aos braquiblastos análogos a folhas (*e.g.*, *Ruscus*) e apelidam de **platiclado** os macroblastos laminares (*e.g.*, *Opuntia*).

5. FOLHA

NATUREZA E FUNÇÕES DA FOLHA

A folha é um órgão lateral de inserção caulinar, usualmente de forma laminar e estrutura dorsiventral (= bifacial), de crescimento rápido e por regra determinado (finito). A dorsiventralidade implica que as superfícies (páginas) superior e inferior sejam claramente distintas e que, geralmente, exista um só plano de simetria (simetria bilateral). A página superior está especializada na interceptação e no processamento bioquímico da sua luz; a página inferior está otimizada para absorver CO₂. As plantas-vasculares só secundariamente^[49] não têm folhas ou estas estão reduzidas a bainhas ou pequenas escamas, dizendo-se então **áfilas**.

As folhas desempenham várias funções; as mais relevantes estão sistematizadas no **Quadro 13**.

ANATOMIA DA FOLHA

Os três sistemas de tecidos descritos no ponto "[Os tecidos vegetais](#)" estão também presentes na folha: tecido dérmico – epiderme; tecido vascular – feixes vasculares; e tecido fundamental – situado no mesofilo^[50], *i.e.*, na parte da folha entre as duas epidermes. A anatomia da folha é francamente mas diversa do que a da raiz e do caule. O seu estudo resumir-se-à, porém, às folhas dorsiventrais e equifaciais de eudicotiledóneas, e às folhas dorsiventrais de monocotiledóneas. As características anatómicas foliares dos principais grupos de plantas-com-semente estão resumidas na **Chave dicotómica 1**.

Crescimento e desenvolvimento da folha

As folhas têm origem nas folhas primordiais do embrião ou são geradas *ad novo* nos meristemas apicais.

Quadro 13. Funções da folha

Função	Descrição/comentários
Assimilação (fotossíntese)	A produção de fotoassimilados ocorre ao nível das folhas e, em muito menor grau, nos caules jovens.
Transpiração	A perda de água sob a forma de vapor pela cutícula ou pelos estomas é fundamental no arrefecimento das plantas e na génese das forças de sucção responsáveis pela circulação de água e nutrientes nas plantas (teoria da coesão-tensão). A turgidez excessiva reduz o crescimento – a transpiração ao reduzir o teor de água das células incrementa, dentro de determinados limites, a taxa de crescimento das plantas.
Proteção	Os meristemas estão sempre protegidos por esboços foliares (= folhas recém-diferenciadas ainda imaturas), por folhas “modificadas” para o efeito (catafilos) ou pelas estípulas. As folhas defendem os caules da inclemência dos raios solares.
Reserva	As folhas que revestem os bolbos são o exemplo mais conhecido de folhas de reserva; e.g. <i>Allium cepa</i> (<i>Alliaceae</i>) «cebola».
Reprodução	As peças florais são folhas muito modificadas. Raramente, por via assexuada, obtêm-se novas plantas a partir de pequenas gemas diferenciadas na margem das folhas ou de folhas com capacidade de emitir raízes adventícias peciolares; e.g. <i>Begonia</i> (<i>Begoniaceae</i>) «begónias».
Síntese de reguladores de crescimento	<i>E.g.</i> , síntese de giberelinas que posteriormente são exportadas para outras partes da planta.
Absorção de água	<i>E.g.</i> , muitas plantas de ambientes desérticos absorvem quantidades significativas de água pelas folhas; e.g., crassuláceas e <i>Welwitschia mirabilis</i> (Bornman <i>et al</i> 1973).
Absorção de nutrientes	90% da matéria seca das plantas é constituída, em partes aproximadamente iguais, por carbono e oxigénio; as folhas capturam do ar o carbono e a maioria do oxigénio. Nos ecossistemas naturais, as folhas desempenham um papel com algum significado na absorção do azoto (sob a forma de amoníaco gasoso e dióxido de azoto) e do fósforo (a partir de poeiras, sobretudo nos ecossistemas tropicais).
Suporte	Através de folhas reduzidas a gavinhas (" Metamorfoses da folha ").

Neste último caso, o mais relevante na maioria dos espermatófitos, a folhas emergem sob a forma de pequenas projeções cónicas (**esboços folheares**) segregadas nos flancos dos meristemas apicais caulinares, prosseguindo a diferenciação de caule no ápex do meristema apical (Claßen-Bockhoff 2016). A diferenciação das folhas tem início em divisões periclinais de um pequeno grupo de células localizadas na camada ou nas camadas mais externas do meristema apical. O crescimento da folha faz-se em seguida pela intervenção simultânea ou sequencial de vários tipos de meristemas foliares, todos eles extintos na folha madura (*vd.* Khan 2002). O crescimento em comprimento faz-se por um **meristema apical da folha**, que pronto suspende a sua atividade, e por meristemas intercalares. Os **meristemas intercalares das folhas** são

[49] Porque os ancestrais das plantas áfilas dispunham de folhas.

[50] O termo mesófilo (*n.b.*, acentuação aguda) tem um significado completamente distinto: usa-se em ecologia para qualificar as plantas adaptadas a condições de humidade intermédia do solo.

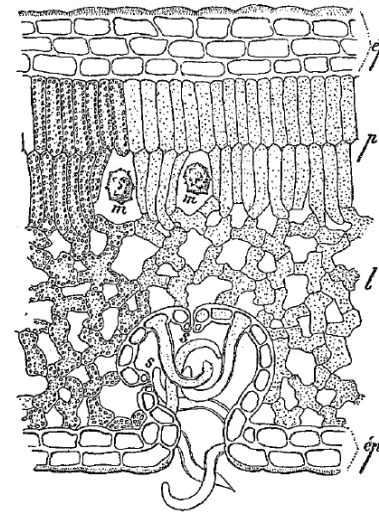
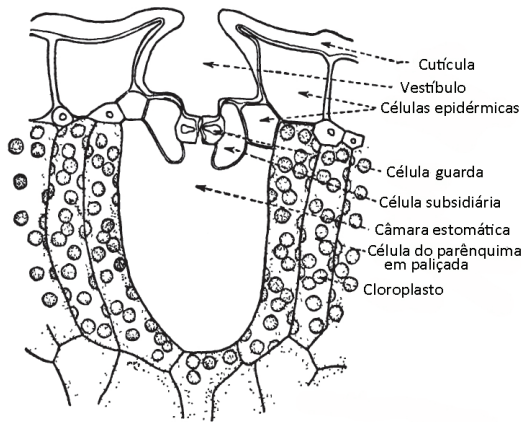
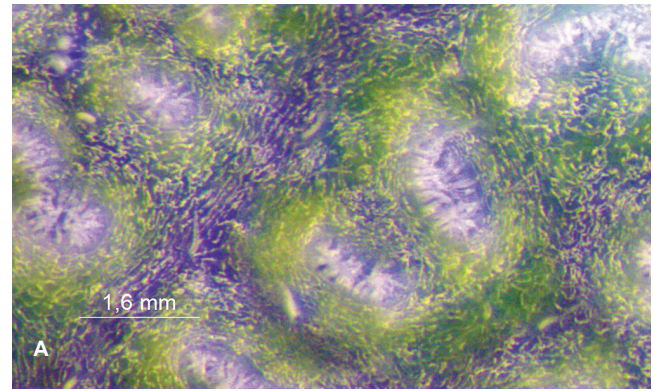
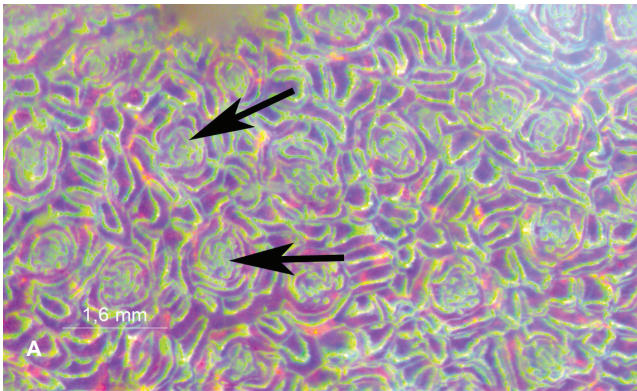


Figura 82. Estomas. A) Epiderme de um híbrido cultivado de *Begonia* (*Begoniaceae*); stas indicam localização dos estomas. B) Representação esquemática do aparelho estomático em corte transversal. [A) Foto do autor; B) adaptação de Holman & Robbins (1939)].

Figura 81. Câmaras estomáticas em *Nerium oleander* «loendro» *Apocynaceae*. A) N.b., pêlos à entrada da câmara. B) Representação esquemática: p – parênquima em paliçada; l – parênquima lacunoso; ep – epiderme multisseriada; s – estomas encerrados numa cripta estomática; m – inclusão de oxalato de cálcio. [A) Foto do autor; B) Van Tieghem (1898)].

funcionais durante muito mais tempo nas poáceas do que nas dicotiledóneas ("[Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas](#)"). Como se depreende da sua forma laminar, a extensão lateral da folha, por intermédio de **meristemas marginais da folha** (*leaf marginal meristem*), assume grande importância. Nas folhas pecioladas, o crescimento em largura é cedo suprimido no pecíolo. O **procâmbio foliar** (*leaf procambium*) diferencia os feixes vasculares que sobressaem no limbo sob a forma de nervuras. Geralmente, quase todas as células estão formadas antes da folha se expandir da gema, sendo as células do ápice mais velhas do que as da base.

Epiderme

A epiderme corresponde à camada celular mais externa das folhas e das raízes e caules primários. Nas espécies xeromórficas (com adaptações à secura edáfica) desenvolve-se, frequentemente, uma epiderme com mais de uma célula de espessura (**epiderme multisseriada**) (Figura 81) ou, por debaixo da epiderme, uma hipoderme com uma ou mais camadas ordenadas de células não fotossintéticas, de paredes espessadas.

A forma das células epidérmicas folheares é variável. Nas poáceas são alongadas no sentido dos feixes vasculares e, implicitamente, do eixo maior das folhas. Ainda nas poáceas, na página superior, as células epidérmicas "normais" são frequentemente interrompidas por células de grandes dimensões, de paredes delgadas e grande vacúolo – as **células buliformes** (= células motoras, *bulliform cells*) – que desempenham um importante papel no enrolamento das folhas quando as raízes são incapazes de repor as perdas de água por evapotranspiração através da canópia (Figura 85). Este enrolamento é uma forma evolutivamente elegante das folhas reduzirem as suas perdas de água. Na epiderme das poáceas são também frequentes corpos de sílica ("[Célula vegetal](#)").

Como acontece no caule primário, a folha está recoberta por uma cutícula ("[Tecidos complexos](#)"), geralmente mais espessa na página superior, interrompida por ostíolos e vários outros tipos de estruturas. Os **estomas** (*stoma*, pl. *stomata*) são pequenos poros (**ostíolos**) que pontuam a epiderme, marginados por duas **células guarda** de geometria variável (abrem e fecham o poro), ricas em cloroplastos, com uma parede celular desigualmente es-

ressada, reniformes (em forma rim) na maior parte as plantas, ou halteriformes (em forma de altere) nas gramineas e ciperáceas (Figura 82). As células em contacto com as células-guarda têm um papel importante na sua fisiologia, sendo designadas por **células subsidiárias** (= células anexas, *subsidiary cells*). O conjunto “estoma + células subsidiárias” constitui o **complexo estomático** (= aparelho estomático). A disposição espacial destes tipos celulares deu origem a uma complexa tipologia dos estomas que não cabe aqui desenvolver. Por debaixo do estoma, mergulhada no mesofilo da folha, situa-se uma **câmara estomática**.

Os estomas regulam as trocas gasosas com o exterior. Ocorrem nas folhas, nos caules primários e em algumas peças da flor. Nas folhas dorsiventrais, os estomas folheares concentram-se na página inferior, podendo ou não estar presentes na página superior. Algumas plantas aquáticas de folhas flutuantes só têm estomas na página superior. Em muitas espécies xeromórficas – *e.g.*, na oliveira ou no *Nerium oleander* «loendro» (*Apocynaceae*) –, os estomas estão abrigados em reentrâncias (**criptas estomáticas**) mais ou menos repletas de pelos com a função de reduzir as perdas de água por transpiração (Figura 81). Em contrapartida as criptas dificultam a difusão do CO₂ e, por essa via, diminuem a taxa fotossintética máxima. Muitas outras estruturas têm sede na epiderme; *e.g.*, nectários (“**Nectários florais e osmóforos**”), hidátodos e nectários extraflorais (“**Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos**”), e pelos e outras emergências (“**Emergências**”).

Mesofilo

O **mesofilo** da folha corresponde à massa de células entre a epiderme da página superior e a epiderme da página inferior. As folhas ditas dorsiventrais têm um mesofilo heterogéneo com dois tipos de clorênquima: (i) parênquima em paliçada e (ii) parênquima lacunoso (Figura 84). O **parênquima** (ou **clorênquima**) **em paliçada** (*palisade parenchyma*) situa-se por debaixo da epiderme da página superior (posição adaxial). É constituído por células com abundantes cloroplastos, cilíndricas, dispostas numa espécie de muralha (paliçada) compacta com uma ou mais células de espessura, de eixo maior perpendicular à superfície da folha. O verde mais escuro que caracteriza a página superior das folhas dorsiventrais deve-se ao parênquima em paliçada. O **parênquima** (ou **clorênquima**) **lacunoso** ou **esponjoso** (*spongy parenchyma*) tem uma posição abaxial. As suas células têm uma forma variada tendencialmente isodiamétricas, parede celular delgada, menos cloroplastos

do que as células do parênquima em paliçada e dispõem-se irregularmente criando abundantes espaços intercelulares (**lacunas**), alguns dos quais abrem para o exterior através dos estomas.

Nas dicotiledóneas de folhas isobilaterais, o mesofilo está preenchido com parênquima em paliçada estando o

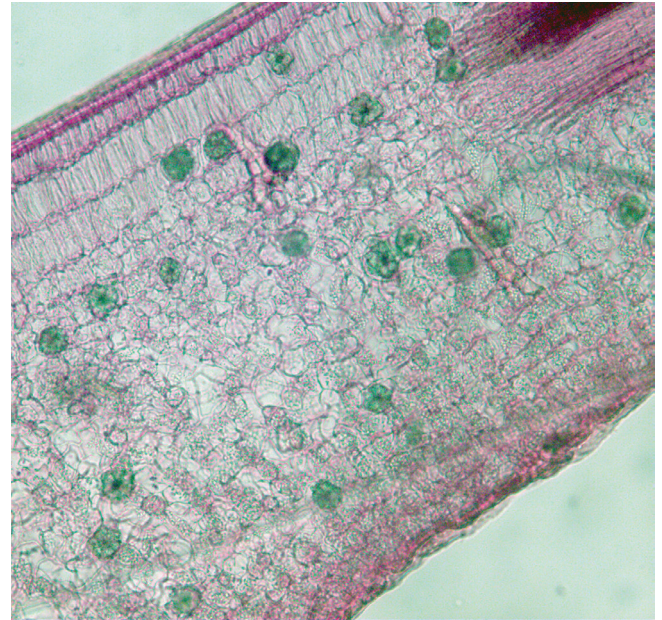


Figura 84. Anatomia do mesofilo da folha dorsiventral de dicotiledóneas (*Camelia japonica* «cameleira» *Theaceae*). *N.b.*, epiderme, três camadas de parênquima em paliçada, parênquima lacunoso com inclusões dispersas de oxalato de cálcio (cristais corados a verde). [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança].

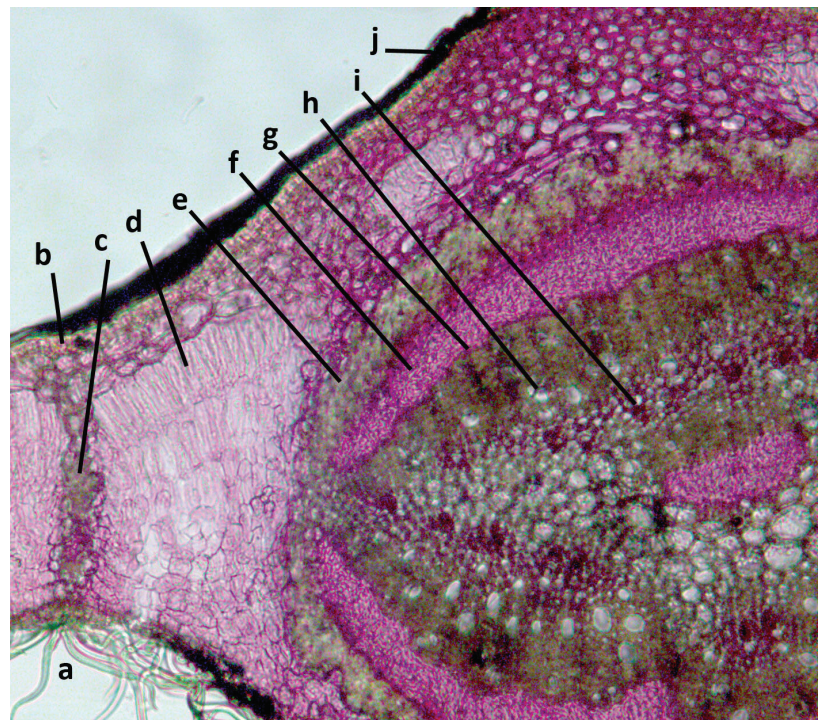


Figura 83. Anatomia da folha. Corte transversal de região do limbo pouca acima do encontro do pecíolo com o limbo de uma folha de sobreiro. Folha com três feixes bicolaterais sobrepostos, com crescimento secundário. a – pêlos estrelados; b – nervura secundária cortada obliquamente onde se identifica uma bainha do feixe e extensões em direção à epiderme; c – epiderme; d – parênquima em paliçada; e – fibras de esclerênquima; f – floema; g – localização do câmbio; h – xilema secundário; i – xilema primário; j – cutícula de grande espessura. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança].

parênquima lacunoso ausente ou reduzido a uma faixa estreita no centro da folha (Moreira 2010). Esta condição – **mesofilo isobilateral** ou homogêneo – é muito frequente nas plantas xeromórficas (*e.g.*, eucalipto, Figura 111-C).

A folhas das monocotiledóneas apresentam diferenças anatômicas notáveis frente às folhas dorsiventrais das dicotiledóneas. A densidade dos estomas das páginas superior e inferior é similar. Na maioria das espécies, entre as quais se contam as gramíneas, o mesofilo é isobilateral; está homogêneamente preenchido por um clorênquima compacto, de células mais ou menos isodiamétricas de paredes lobadas, e reforçado com fibras de esclerênquima (Figura 85). O género *Allium* (*Alliaceae*; *e.g.*, cebola e alho) é uma exceção: o mesofilo é heterogêneo, com parênquima lacunoso e em paliçada.

Feixes vasculares

Os feixes vasculares foliares são geralmente colaterais, com xilema adaxial e floema abaxial. Os feixes bicolaterais e anfibasais são raros. Nas folhas pecioladas, o pecíolo recebe diretamente do caule um grande feixe vascular colateral fechado, coadjuvado ou não por outros feixes análogos (Figura 83). A mesma estrutura mantém-se no limbo, por norma com apenas um feixe por nervura. Nas nervuras terminais, os feixes vasculares reduzem-se a um xilema simplificado, só com traqueídeos (Dickison 2000). O crescimento secundário é infrequente. A existir, atinge o pecíolo e uma porção variável da nervura principal. Neste caso, observa-se, como no caule e na raiz secundária, a diferenciação de câmbio e de tecido vascular secundário (Figura 83). As folhas com crescimento secundário têm, necessariamente, maior rigidez estrutural no pecíolo e nas nervura primária; *e.g.*, *Ilex aquifolium* (*Aquifoliaceae*) «azevinho».

Pela simples observação de cortes foliares transversais constata-se que os feixes vasculares ocupam uma posição mediana no mesofilo do limbo foliar. Nas dicotiledóneas, progridem encaixados entre os parênquimas em paliçada e lacunoso; nas monocotiledóneas estão imersos no clorênquima. Nas angiospérmicas é comum observar-se uma bainha parenquimatosa compacta (**bainha do feixe**, *bundle sheath*), com uma ou duas células de espessura, a envolver radialmente as nervuras mais finas. Frequentemente, prolonga-se em direção à superfície da folha, formando **extensões da bainha do feixe** (*bundle sheath extensions*), com a função de abastecer as células da epiderme com água (Esau cit. Brandão Oliveira 2011). A bainha do feixe é geralmente distinta nas plantas ditas C_3 e C_4 (*v.i.*).

Em muitas espécies, a rigidez das folhas é atribuída por feixes longitudinais de tecidos mecânicos, de colênquima e/ou esclerênquima, localizados na margem das folhas ou em torno dos feixes vasculares, sendo os feixes vascula-

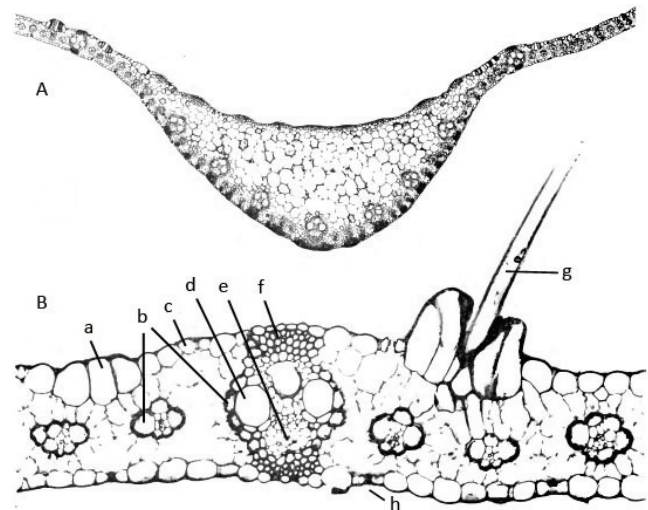


Figura 85. Anatomia da folha de uma monocotiledónea (*Zea mays* «milho» *Poaceae*). **A)** corte da nervura média. **B)** Pormenor da folha: a – células buliformes; b – bainha de Kranz; c – epiderme; d – xilema; e – floema; f – fibras de esclerênquima; g – pelo; h – estoma. [Adaptado de Sass 1951].

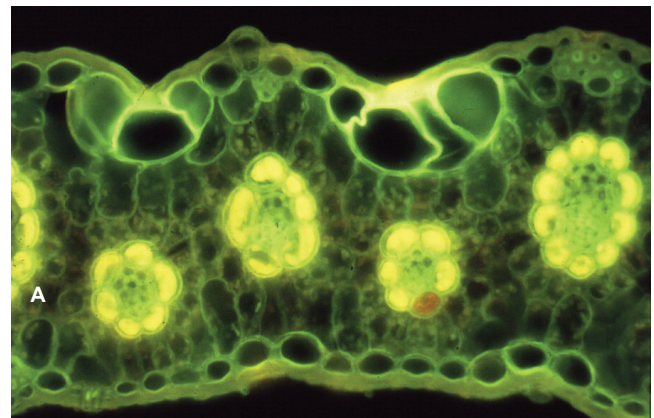


Figura 86. Anatomia de Kranz. **A)** Marcação por imunofluorescência de células da bainha de Kranz em *Pennisetum villosum*; n.b. células buliformes na página superior. **B)** Representação diagramática de um corte histológico transversal de uma folha de uma planta C_4 . Legenda: V – feixes vasculares; P – células do mesofilo tipo parênquima esponjoso; K – bainha e células de Kranz. [A) Hattersley *et al* 1977; B) original].

res das nervuras principais são mais espessos e reforçados com tecidos mecânicos do que os restantes (Figura 83). A disposição espacial dos tecidos de suporte, concretamente de esclerênquima, tem um grande interesse taxonómico em alguns géneros de gramíneas; *e.g.*, *Festuca* (*Poaceae*).

As folhas de *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) e de *Ficus* (*Moraceae*), entre outros géneros produtores de látex, são percorridas por canais laticíferos. Muitas mirtáceas (*e.g.*, eucaliptos), hipericáceas (*e.g.*, *Hypericum*) e os citrinos (plantas do género *Citrus*, *Rutaceae*) apresentam glândulas secretoras de óleos essenciais embebidas no mesófilo folhear, visíveis a olho nu.

Anatomia de Kranz

Reconhecem-se três tipos de metabolismo fotossintético nas plantas-terrestres: C_3 , C_4 e metabolismo ácido das crassuláceas (= plantas CAM) (Teixeira & Ricardo 1993). As designações C_3 e C_4 referem-se à estrutura carbonada do primeiro produto da fixação biológica do CO_2 . Nas plantas C_3 o CO_2 é fixado nas células do mesófilo folhear pela enzima mais abundante do planeta, a ribulose bifosfato carboxilase/oxigenase, de acrónimo RuBP ou **RuBisCo**, produzindo-se uma molécula de 3 átomos de carbono. Nas plantas C_4 , o CO_2 primeiro é metabolizado nas células do mesófilo. Um ácido em C_4 é depois transportado para as células da bainha de Kranz. O ácido em C_4 é então descarboxilado e as moléculas de CO_2 cedidas à RuBisCo, retomando-se o mecanismo anabólico de fixação do CO_2 característico das plantas C_3 (ciclo de Calvin-Benson).

Os modelos C_3 e C_4 têm uma tradução anatómica. Salvo raras exceções (*e.g.*, muitas *Chenopodiaceae* C_4), as folhas das plantas C_4 têm dois tipos de células fotossintéticas: as células do mesófilo e as **células de Kranz**^[51] (*Kranz cells*) (Sage *et al.* 2011). As células de Kranz sobressaem pela sua dimensão; têm paredes espessas, contêm grânulos de amido e muitos cloroplastos de grande dimensão; envolvem radialmente os feixes vasculares, até à nervuras de ordem superior, desenhando uma bainha unicelular, ou com duas camadas de células em algumas monocotiledóneas. As células do parênquima do mesófilo, por sua vez, estão orientadas radialmente para a **bainha de Kranz** (Figura 85, Figura 86). Nas plantas C_3 , as células parenquimatosas que embainham os feixes vasculares podem ou não possuir clorofila – desempenham um papel menor na fotossíntese –, e não há uma orientação das células do mesófilo. A densidade de nervuras é superior nas plantas C_4 , conseqüentemente, a razão "número de células do mesófilo/nº de células da bainha" é baixa (Ueno *et al.* 2006).

A fotossíntese C_4 evolui pelo menos 66 vezes de forma independente a partir de ancestrais C_3 (Sage *et al.* 2012). Por causas fisiológicas que não cabe aqui desenvolver, a fotossíntese C_4 é vantajosa sob duas condições ambientais: baixas concentrações de CO_2 e/ou elevadas temperaturas. É particularmente frequente nas monocotiledóneas, sobretudo nas *Poaceae* (*e.g.*, cana-de-açúcar e milho-graúdo) e nas *Cyperaceae* de climas tropicais.

[51] Ou células da bainha de Kranz.



Figura 87. Microfilos (com a forma de agulha) em *Palhinhaea cernua* (*Lycopodiaceae*). O género *Palhinhaea* é dedicado ao botânico terceirense, Ruy Telles Palhinha [1871-1957]. [S. Miguel, Açores; foto do autor].

Quadro 14. Tipos de filoma

Tipo	Descrição/comentários
Cotilédones	Filomas embrionários, frequentemente ricos em reservas; interpretáveis como perfis de um caule embrionário..
Folhas primordiais	Filomas de transição, próprios das plântulas recém-germinadas, localizados entre os cotilédones e os nomofilos.
Nomofilos	Filomas especializados na função de respiração e assimilação.
Profilos	Filoma(s) do primeiro ou do primeiro e segundos nós de um caule lateral (Figura 89).
Catafilos	Filomas com função de proteção, geralmente em forma de escama (escamiformes), impregnados de suberina, sem clorofila, rígidos e, geralmente, sem meristemas na sua axila; frequentes a envolver bolbos, cormos, rizomas e gomos.
Hipofilos (= brácteas)	Filomas, geralmente modificados na cor, forma, dimensão, consistência, situados nas inflorescências. As bractéolas são perfis (" Brácteas e bractéolas ").
Antofilos	Filomas profundamente modificados que constituem a flor (<i>e.g.</i> sépalas, pétalas, estames e carpelos).

Existe um grande entusiasmo em torno da introdução da fisiologia C_4 em plantas cultivadas C_3 , sobretudo no arroz, onde os ganhos de produtividade poderiam atingir dos 50% (Hibberd *et al.* 2008). A evolução da fisiologia é discutida no Vol. II.

FILOMAS

Microfilos vs. megafilos

A folha, num sentido lato, evoluiu, pelo menos, quatro vezes nas plantas-vasculares^[52], ou talvez mais, sob

[52] Os **filídios**, nome atribuído às estruturas folheares dos 'bríofitos', desenvolvem-se nos gametófitos enquanto os microfilos e os megafilos dos traqueófitos são característicos da geração esporofítica: não têm uma origem evolutiva comum, não são homólogos.

a forma de microfilo ou de megafilos^[53]. Os **microfilos** são estruturas folheares irregularmente distribuídas pelo caule, pequenas e em forma de agulha (aciculares), sem lacunas foliares e abastecidas por uma única nervura não ramificada. Crescem de forma difusa, mais intensamente na base, pela ação de meristemas intercalares. São característicos dos licófitos (Figura 87). Os microfilos dos psilotófitos, um grupo primitivo de eufilófitos, são secundários: resultam de uma simplificação de megafilos [Vol. II]. Os **megafilos** (= eufilos ou folhas verdadeiras) diferenciam-se em meristemas de posição apical ou axilar, e apresentam uma forma laminar, secundariamente acicular, uma estrutura dorsiventral (as folhas unifaciais e equifaciais são derivadas), um sistema vascular complexo, lacunas foliares e dispõem-se num arranjo previsível (fitotaxia) ao longo dos eixos caulinares (Kaplan 2001). Os megafilos são característicos dos *Euphyllophyta* (= cormófitos), um grupo natural que contém os equisetófitos, os fetos-verdadeiros, as gimnospérmicas e as plantas-com-flor. A evolução dos microfilos e dos megafilos é recuperada no Vol. II aquando da discussão da teoria telomática de W. Zimmermann. É praticamente consensual que os megafilos evoluíram no Devónico a partir de sistemas tridimensionais de caules determinados que desenvolveram entre si uma delgada camada tecidual. Os caules estão na gênese das nervuras e essa camada tecidual converteu-se no mesofilo foliar.

Tipos de filomas

As estruturas foliares com origem em megafilos são genericamente designadas por **filomas**. Desde o estágio de plântula (planta recentemente germinada) até à senescência sucedem-se e coexistem, em maior ou menor número, no corpo das plantas vários tipos de filomas. No Quadro 14 estão descritos os principais tipos de filomas e as suas características.

O conceito de profilo e antofilo necessitam de alguns esclarecimentos adicionais. Os perfilos são em número de um nas monocotiledóneas e nas dicotiledóneas basais, e geralmente dois nas eudicotiledóneas (Figura 89). Nas monocotiledóneas são escamiformes, em forma de quilha nas duas extremidades (geralmente), adpressos ao caule e de posição adaxial (Kellogg 2015). Três exemplos: a espata da inflorescência das *Arecaceae*, a pálea da flor das gramíneas e o utrículo das ciperáceas. Nas eudicotiledóneas, os perfilos têm uma posição lateral, *i.e.*, inserem-se num plano perpendicular ao plano formado pelo eixo principal e pela sua ramificação. Ainda nas eudicotiledóneas, tendem a ser semelhantes ou distintos dos nomofilos, respetivamente, nos ramos silépticos (*e.g.*, *Lauraceae*, Figura 89-C) e prolépticos (*e.g.*, *Rosaceae* e *Fabaceae*; "[Prolepsia e silepsia](#)") (Keller 2004). Os antofilos são parte inte-

[53] Como se verá no Vol. II, os megafilos evoluíram de forma independente quatro (equisetófitos, polipodiófitos, progimnospérmicas e plantas-com-semente) ou talvez mesmo nove vezes (Tomescu 2009).

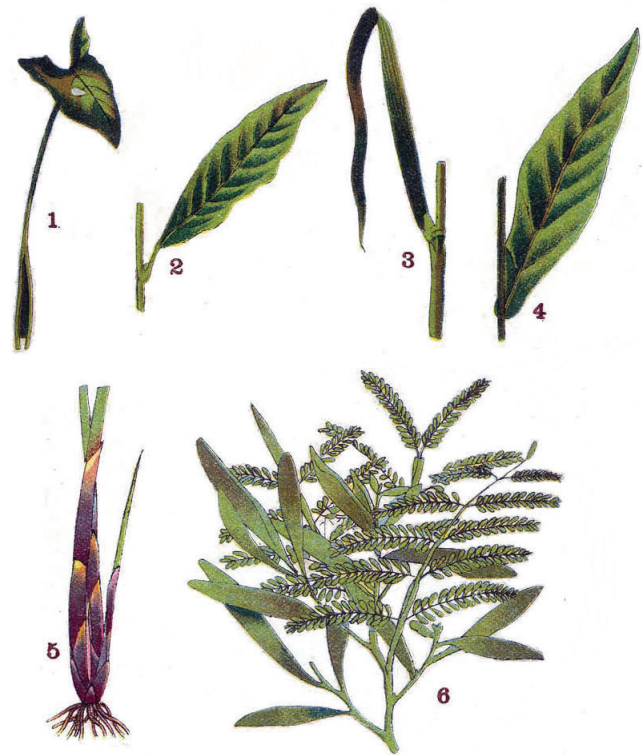


Figura 88. Diferenciação da folha. Legenda: 1 – folha completa de *Arum* (*Araceae*); 2 – folha peciolada; 3 – folha séssil de *Poaceae*; 4 – folha séssil; 5 – folhas reduzidas à bainha de *Juncus* (*Juncaceae*) «juncos»; 6 – filódios e folhas recompostas de *Acacia* (*Fabaceae*) «acácias». [Coutinho (1898)].

grante da flor. Reconhecem-se dois tipos de antofilos: (i) estéreis – antofilos especializados na proteção da flor ou na atração de polinizadores, *e.g.*, tépalas, sépalas e pétalas; e (ii) férteis – antofilos com funções reprodutivas, *e.g.*, estames e carpelos.

MORFOLOGIA EXTERNA DA FOLHA

Situação e diferenciação

Quanto à **situação** as folhas podem ser:

- **Aéreas** – tipo mais frequente;
- **Aquáticas** – flutuantes ou submersas na água livre;
- **Subterrâneas** – ocultas no solo e normalmente do tipo catafilo.

Na folha dita **completa** – o tipo mais diferenciado de folha – reconhecem-se três partes (Figura 88-1), a saber:

- **Bainha** – parte proximal da folha, alargada e que envolve parcialmente o caule, com a função de proteger o meristema axilar;
- **Pecíolo** – parte da folha, normalmente cilíndrica, situada entre o limbo e a bainha ou que conecta, diretamente, o limbo ao caule;

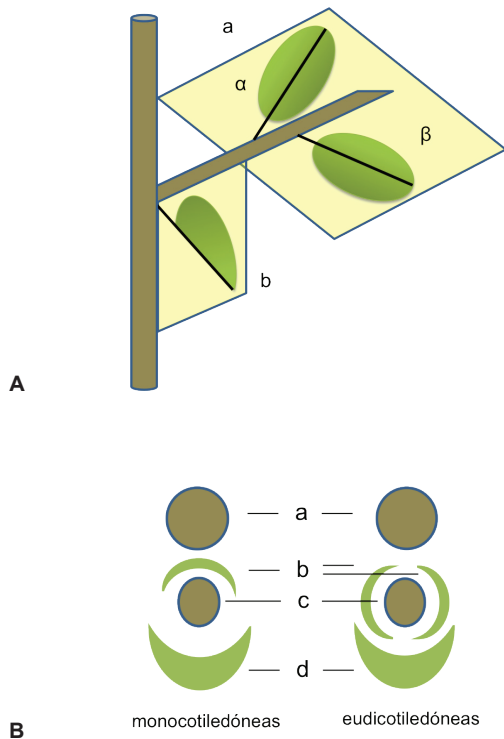


Figura 89. Perfis. **A)** Perfis numa eudicotiledónea; *n.b.*, perfis inseridos num plano perpendicular ao plano formado pelo eixo primário e pela sua ramificação; os perfis são geralmente designados com as letras α e β . **B)** Posição dos perfis nos ramos laterais das mono e eudicotiledóneas (corte transversal): a – eixo primário; b – perfis; c – ramo lateral; d – folha axilante. *N.b.*, a folha axilante insere-se no eixo primário e axila uma ramificação lateral; perfil em posição adaxial nas monocotiledóneas. **C)** Perfis num ramo siléptico de *Anacardium occidentale* «cajueiro». [A] adaptado de Keller (2004); B) original; C) Guiné Bissau, foto do autor].

- **Limbo** – parte distal da folha, de ordinário laminar onde, geralmente, se concentra a função fotossintética.

O conceito de folha completa é um artifício pedagógico; não é um carácter ancestral a partir do qual teriam evoluído as folhas pecioladas ou sésseis. Os pecíolos das dicotiledóneas s.l. e das monocotiledóneas têm uma ontogénese distinta, não são homólogos. Por esse motivo, a constrição localizada entre a bainha e o limbo nos *Bambus* (*Poaceae*, *Bambusoideae*) e noutras monocotiledóneas deveria ser designada por **pseudopecíolo** (Figura 90). As **folhas pecioladas** (folhas sem bainha) e as **folhas**



Figura 91. Pseudocaule de bananeira. *N.b.*, raízes adventícia na base. [Bogotá, Colombia; foto do autor.]

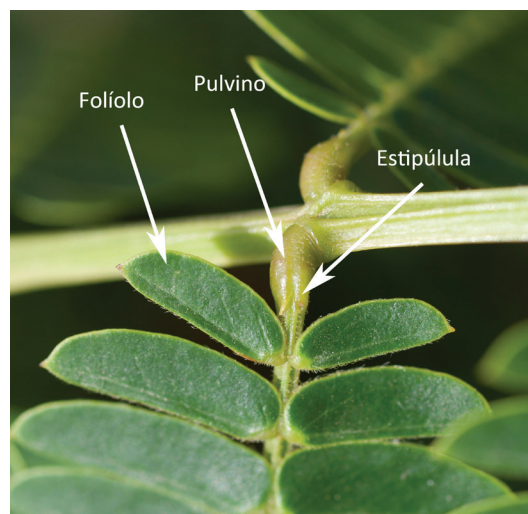
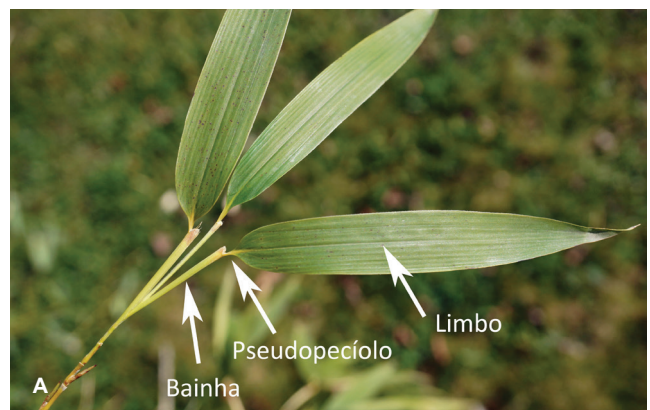


Figura 90. Pulvinos e pseudopecíolo. **A)** *Phyllostachys aurea* (*Poaceae*, *Bambusoideae*). **B)** Pulvinos numa folha recomposta de *Albizia julibrissin* (*Fabaceae*, *Mimosoideae*). [Fotos do autor].

sésseis (folhas sem pecíolo) são dois tipos frequentes de **folhas incompletas** (Figura 88-2 a 4). A bainha é muito comum nas monocotiledóneas e rara nas dicotiledóneas. Nas *Musa* (*Musaceae*) «bananeiras» e na fase vegetativa das *Poaceae* herbáceas, as bainhas das folhas estão sobrepostas e comprimidas num **pseudocaule** (Figura 91). Nas *Arecaceae* «palmeiras» as bainhas, frequentemente, desfazem-se em fibras ou dispõem de espinhos. Os pecíolos podem estar reduzidos a espinhos. A morfologia do limbo é descrita em pormenor no ponto "[Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo](#)".

No movimento reversível de folhas ou folíolos estão envolvidos pequenos engrossamentos circunscritos à base, ou ao ápice do pecíolo, conhecidos por **pulvinos** (Figura 90). Nas *Fabaceae*, os pulvinos comandam o movimento dos folíolos ao toque na *Mimosa pudica* «mimosa-púdica», e a sobreposição dos folíolos em *Trifolium* em consequência da falta de água, ou, na *Samanea saman* «árvore-da-chuva», em resposta aos dias nebulados^[54]. A sobreposição dos folíolos em *Trifolium* diminui a exposição sol e as perdas por evaporação; na *Samanea* reduz os potenciais efeitos negativos das chuvas e dos ventos violentos tropicais. Muitas leguminosas arbóreas tropicais de folhas compostas sobrepõem os folíolos durante a noite possivelmente para reduzir o efeito dessecante do vento. Os nós salientes das *Poaceae* da subfamília *Pooideae* também cabem no conceito de pulvino.

Posição da folha e nervação do limbo

Quanto à **posição** as folhas são classificadas dois grandes tipos:

- **Folha dorsiventral** (= **bifacial**) – a **página superior** (= **ventral ou adaxial**) e a **página inferior** (= **dorsal ou abaxial**) diferem na morfologia externa, na anatomia – pela presença de parênquima em paliçada adaxial e de parênquima lacunoso abaxial –, na saliência das nervuras, no número de estomas e no tipo e disposição do indumento;
- **Folha isobilateral** (= **equifacial**) – faces da folha de morfologia e anatomia semelhante.

As folhas das gimnospérmicas e das angiospérmicas têm uma organização distinta. As folhas das gimnospérmicas contêm mais esclerênquima. O mesofilo das gimnospérmicas pode estar diferenciado em parênquima em paliçada e parênquima esponjoso e as folhas serem interpretadas como dorsiventrals (*e.g.*, *Gnetum* e *Cycas*), ou ser homogéneo e as folhas isobilaterais (condição de longe mais frequente, *e.g.*, *Pinus*) (Pant 2002). Geralmente, os feixes vasculares estão envolvidos por uma espessa camada celular de **tecido de transfusão** (*trans-*

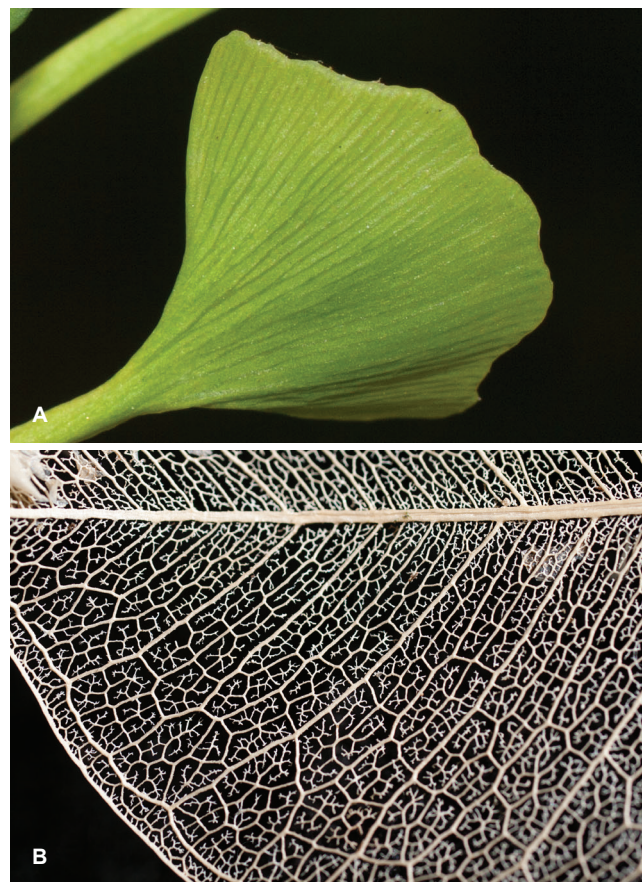


Figura 92. Nervação do limbo. A) **Nervação aberta:** folha de *Ginkgo biloba* (*Ginkgoaceae*); n.b., ramificação dicotómica das nervuras. [Foto do autor]. B) **Nervação reticulada.** folha penínérvea de *Ficus benjamina* (*Moraceae*). N.b., nervura média (em cima), nervura marginal e sub-marginal (canto inferior esquerdo), nervuras anastomosadas e aréolas. [Fotos do autor].

fusion tissue), um tecido parenquimatoso percorrido por traqueídeos de parede espessa e células albuminosas, com o papel de facilitar o transporte de água e solutos entre os feixes vasculares e o parênquima clorofílico (Hu & Yao 1981).

As monocotiledóneas são geralmente isobilaterais. Algumas espécies desenvolvem um mesofilo heterogéneo e têm folhas claramente dorsiventrals; *e.g.*, *Musa* (*Musaceae*) «bananeiras» e algumas gramíneas. Nas **folhas ensiformes**, um tipo de folha isobilateral próprio das *Iridaceae*, ocorre um sobredesenvolvimento da parte central da página superior em detrimento da página inferior e da expansão lateral da folha, assemelhando-se o limbo a uma espada.

A folha dorsiventral é característica das 'dicotiledóneas'. Mas as exceções são muitas. As folhas da alfaca e da ervilha, por exemplo, mostram um mesofilo isobilateral mas são classificadas como dorsiventrals dadas as diferenças morfológicas entre a página superior e inferior. As folhas isobilaterais são frequentes nas plantas adaptadas a ambientes áridos (plantas xeromórficas). Na Austrália, os eucaliptos de regiões húmidas têm geralmente folhas dorsiventrals e as espécies de territórios áridos folhas isobilaterais com mesofilo homogéneo (Brooker 2002) (Figura 111-C). As folhas **cilíndricas** das *Hakea*

[54] Os movimentos não dirigidos desencadeados por estímulos ambientais são conhecidos por **movimentos násticos** (**nastismo**). O enrolamento de uma gavinha em torno de um tutor ou dos pêlos glandulosos de uma planta carnívora, o alongamento de uma raiz solo adentro, ou a orientação de um ramo em direção à luz são exemplos de **tropismo**.

e de outras *Proteaceae* e as folhas carnudas, algumas delas cilíndricas, de *Crassulaceae*, *Portulacaceae* e *Aizoaceae* são geralmente isobilaterais (Figura 204).

As **nervuras** folheares surgem, a olho nu, como espessamentos lineares, muito delgados, normalmente em alto ou baixo-relevo e de cor mais clara do que o parênquima folhear. Cortes histológicos transversais mostram que as nervuras são constituídas por feixes vasculares – xilema na face superior da folha e floema na inferior – frequentemente reforçados por tecidos mecânicos (esclerênquima e/ou colênquima).

As nervuras das folhas desempenham duas importantes funções:

- Transporte de substâncias – importação de água, nutrientes e reguladores de crescimento via xilema, e exportação dos produtos da fotossíntese via floema;
- Estabilização mecânica da folha – através do xilema e dos tecidos mecânicos associados aos feixes vasculares, cabendo ainda à cutícula, à epiderme e à pressão de turgescência das células parenquimatosas um papel importante neste processo.

A nervação das folhas é um tema muito especializado e de grande importância nos estudos de filogenia de plantas-vasculares. Reconhecem-se dois modelos básicos de ramificação (Roth-Nebelsick *et al.* 2001): (i) nervação aberta e (ii) fechada (= nervação reticulada ou nervação em rede). Na **nervação aberta** as nervuras organizam-se em árvore e terminam, de forma livre, no interior do mesófilo folhear, ou na sua margem (Figura 92-A). Este tipo de nervação é comum em fetos, característica do ginkgo, e raríssima e secundária nas angiospérmicas.

Caracteriza a **nervação fechada** a presença de **nervuras anastomosadas**, organizadas de forma hierárquica (Figura 92-B). As nervuras dizem-se anastomosadas quando se ramificam numa rede na qual as nervuras mais finas circundam, e por vezes penetram, pequenas células fechadas (= **aréolas**^[55] folheares). A anastomose facilita a difusão de líquidos na folha, a nutrição de zonas danificadas da folha e a sobrevivência em climas áridos. A natureza hierárquica da nervação fechada evidencia-se pela presença de uma, ou mais, nervuras principais (nervuras de 1ª ordem), nas quais se inserem nervuras de 2ª ordem (secundárias), por sua vez subdivididas em nervuras de ordem superior. A nervação fechada evoluiu mais de uma vez a partir de tipos ancestrais de nervação aberta, sendo o tipo dominante em fetos, gimnospérmicas e angiospérmicas. As folhas dos fetos não demonstram uma hierarquização clara das nervuras. Esta hierarquização é máxima nas eudicotiledóneas. Nas 'dicotiledóneas' as nervuras mais finas geralmente têm as extremidades livres que acabam no interior das aréolas (Figura 92-B); estas "terminações livres" faltam nas monocotiledóneas.

[55] Mais correto do que auréola folhear.



Figura 93. Nervação do limbo. A) 1 – folha peninérvea; 2 – folha palmínérvea; 3 – folha paralelinérvea; 4 – folha palmínérvea (curvilíneo-paralelinérvea). [Coutinho (1898)].

A **densidade de nervuras** (*vein density*) nas angiospérmicas, medida em mm de nervura por mm² de superfície foliar, é francamente superior à dos outros grupos de plantas-vasculares (Boyce *et al.* 2009). Está provado que as taxas de transpiração e de extração de CO₂ da atmosfera estão positivamente correlacionadas com a densidade de nervuras. Estas causalidades ajudam a explicar o sucesso evolutivo das angiospérmicas [Vol. II].

Reconhecem-se três tipos maiores de nervação fechada (Figura 93):

- **Peninérvea** (= **penada**) – a **nervura principal** (**nervura média**) herda os feixes vasculares principais do pecíolo; nervuras secundárias inseridas ao longo da nervura primária como as barbas na ráquis de uma pena de ave, e que terminam, frequentemente, num hidátodo na margem da folha; nervação característica de magnoliídeas e eudicotiledóneas, rara nas monocotiledóneas (*e.g.*, *Zingiberales*);
- **Palmínérvea** (= **palmatinérvea**) – três ou mais nervuras principais inseridas na base (partindo do ápice do pecíolo) ou próximo da base do limbo, de onde divergem radialmente, como os dedos numa mão; nervação frequente em mono e eudicotiledóneas;
- **Paralelinérvea** – duas ou mais nervuras principais, normalmente de espessura e dimensão semelhantes, paralelas ao longo da folha e convergentes no ápice; nervuras principais conectadas por nervuras transversais muito ténues; nervação característica das monocotiledóneas, rara nas eudicotiledóneas [*e.g.*, *Plantago lanceolata* (*Plantaginaceae*) e *Scorpiurus* (*Fabaceae*)].

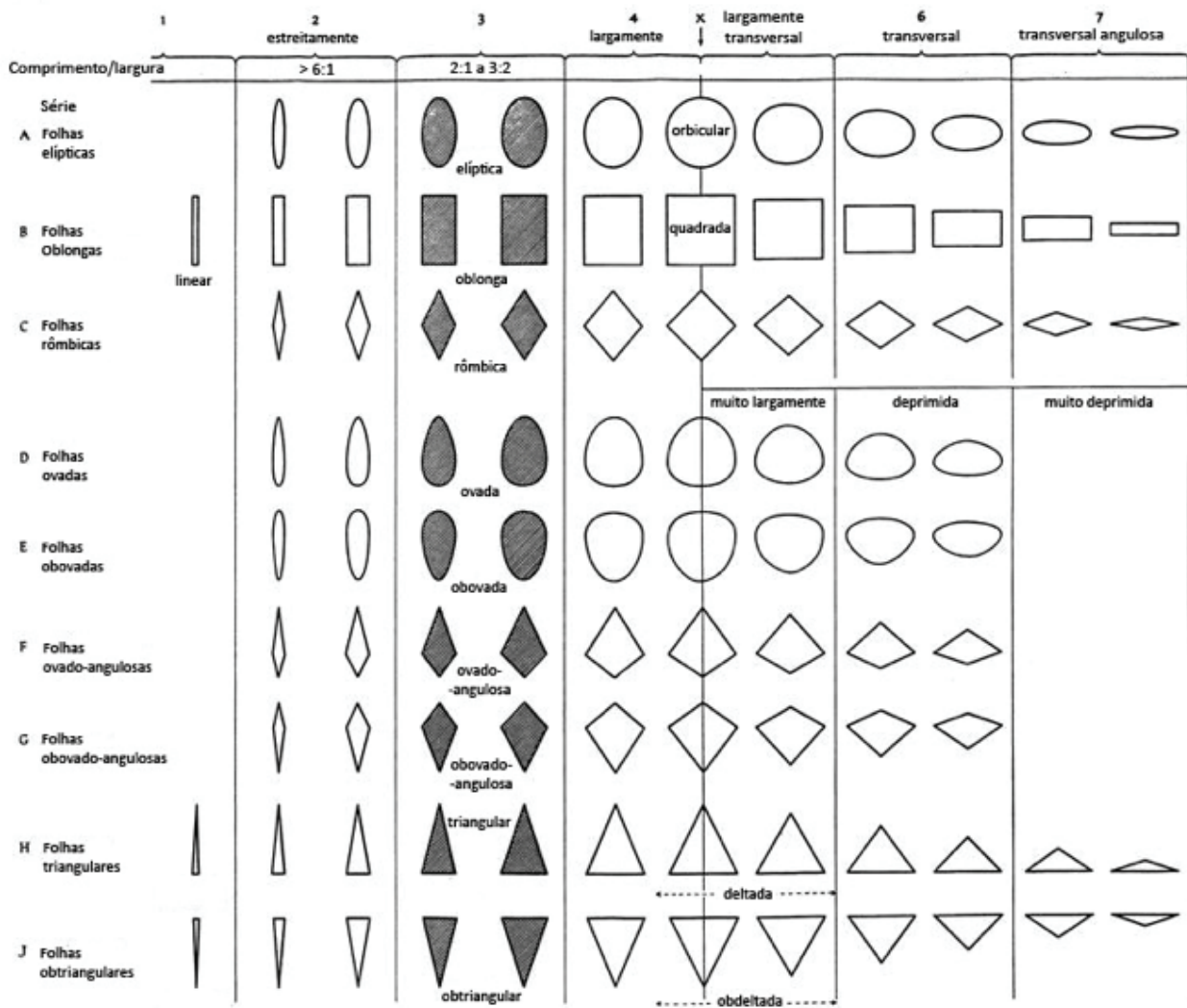


Figura 95. Forma do limbo em folhas planas e simétricas. E.g. as folhas semelhantes ao modelo D3 são ovadas e as semelhantes ao modelo E2 estreitamente-obovadas. N.b. nem todos valores da relação comprimento/largura e nem todas as posições do eixo de maior largura estão considerados na figura; para as condições intermédias usam-se designações compostas tipo "folha oblongo-elíptica" ou "linear-oblonga". [Adaptado de Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962)].

As folhas penínérveas dizem-se **uninérveas** quando se identifica apenas a nervura média. Na maioria das plantas-vasculares penínérveas, as nervuras secundárias (i) atingem a margem (terminando ou não num dente), (ii) anastomosam-se sem atingir a margem, ou (iii) arqueiam-se em direção ao ápice sem o alcançar. Algumas nervuras das folhas penínérveas merecem designações especiais: a **nervura marginal** percorre todo o limbo paralela às margem da folha; atrás da nervura marginal pode ocorrer uma **nervura submarginal**. Nas folhas palmínérveas, consoante as espécies, as nervuras secundárias são retas e divergentes (e.g., *Malva* [Malvaceae] «malvas») ou curvilíneas e convergentes em direção ao ápice (e.g., *Tamus communis* [Dioscoreaceae] «norça-preta»), sendo, neste último caso, impropriamente cunhadas de **curvilíneo-paralelinérveas** (Figura 93-4).

A tipologia enunciada não abarca todos os tipos de nervação fechada conhecidos nas plantas-com-flor, sobretudo nos trópicos ou no registo fóssil. Para obviar

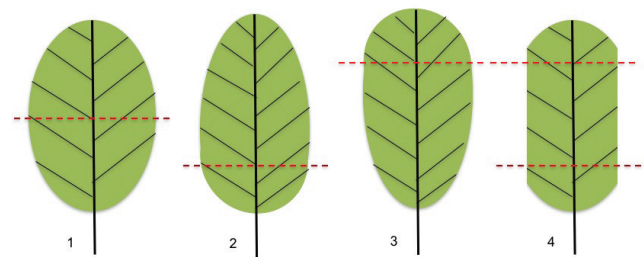


Figura 94. Formas do limbo mais frequentes. Consoante a posição do eixo de maior largura das folhas assim se definem os tipos: 1 – elíptico; 2 – obovado; 3 – ovado; 4 – oblongo. [Redesenhado de Leaf Architecture Working Group (1999)].

esta dificuldade é cada mais utilizada a classificação de L. Hickey (1979). Dada a sua complexidade não é desenvolvida neste livro-texto.

Quadro 15. Outras formas do limbo das folhas de uso corrente.

Tipo	Descrição	Exemplo
Acicular	Em forma de agulha.	Folhas clorofiladas de <i>Pinus</i> (<i>Pinaceae</i>) «pinheiros».
Cilíndrica	Em forma de cilindro, oco ou maciço.	<i>Allium cepa</i> (<i>Alliaceae</i>) «cebola».
Cordiforme	Maior largura próximo da base do limbo e duas aurículas na base, em forma de coração estilizado.	<i>Tamus communis</i> (<i>Dioscoriaceae</i>) e <i>Ipomoea purpurea</i> (<i>Convolvulaceae</i>) «batata-doce».
Escamiforme	Em forma de escama.	folhas de <i>Cupressus</i> (<i>Cupressaceae</i>) «ciprestes».
Espatulada	Em forma de espátula.	<i>Pittosporum tobira</i> (<i>Pittosporaceae</i>).
Ensiforme	Folha unifacial lateralmente comprimida.	<i>Iridaceae</i> .
Falciforme	Em forma de foice.	Folhas adultas de <i>Eucalyptus globulus</i> (<i>Myrtaceae</i>).
Flabelada	Em forma de leque.	<i>Ginkgo biloba</i> (<i>Ginkgoaceae</i>) «ginkgo».
Hastada	Com a folha pontiaguda com lóbulos da base muito divergentes, com a forma da folha das alabardas.	<i>Rumex angiocarpus</i> (<i>Polygonaceae</i>).
Peltada	De mais ou menos contorno circular com o pecíolo inserido no centro ou na sua proximidade.	<i>Tropaeolum majus</i> (<i>Tropaeolaceae</i>) «chagas» e <i>Ricinus communis</i> (<i>Euphorbiaceae</i>) «ricino».
Reniforme	Em forma de rim.	<i>Calystegia soldanella</i> (<i>Convolvulaceae</i>).
Sagitada	De contorno triangular agudo prolongando-se, na base, em duas aurículas ou lóbulos agudos, dirigidos mais ou menos divergentes.	<i>Zantedeschia aethiopica</i> (<i>Araceae</i>) «jarro».

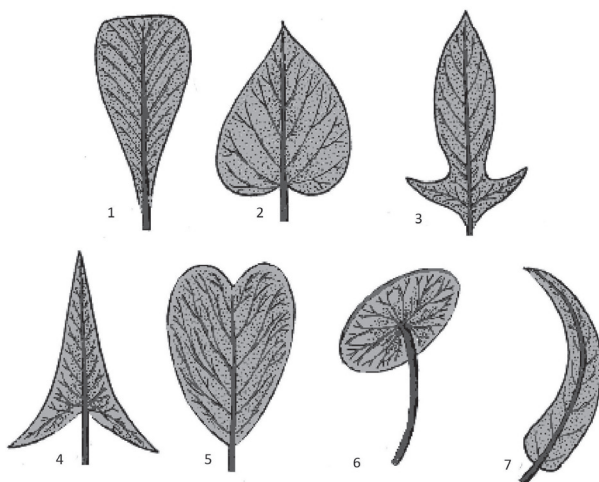


Figura 97. Outras formas do limbo das folhas de uso corrente: 1 – espatulada; 2 – cordiforme; 3 – hastada; 4 – sagitada; 5 – obcordiforme; 6 – peltada; 7 – falcada. [Díaz Gonzalez et al. (2004)].

Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo

Mueller Dombois & Ellember (1974) classificaram as plantas em função do tamanho (área) das folhas (ou folíolos nas folhas compostas) em 5 tipos: (i) **nanofilas** (< 1 cm²); (ii) **microfilas** (1-5 cm²); (iii) **mesofilas**; (iv) **macrofilas** (> 100 cm²); (v) **megafilas** (folhas gigantes) (100-500 cm²). O tamanho das folhas (ou folíolos) é um carácter morfológico de grande interesse em ecologia. Por exemplo, nas savanas em solos férteis do Sul de África dominam árvores de folhas microfilas, espinhosas e palatáveis para os mamíferos herbívoros; nos solos pobres em nutrientes, as árvores são tendencialmente mesofilas ou com folhas ainda maiores, inermes e pouco apetitosas (por serem ricas em taninos) (Scholes 1997). As espécies e os indivíduos de sombra têm geralmente folhas maiores

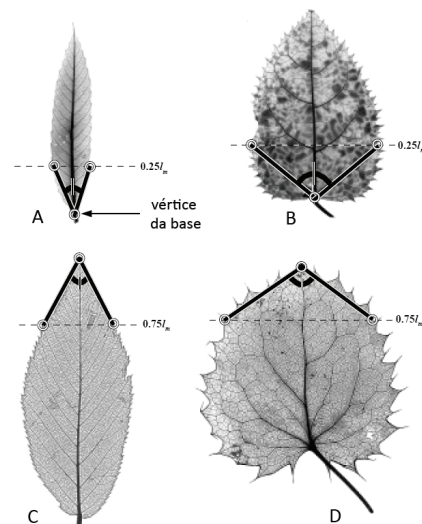


Figura 96. Ângulos da base e do ápice. Ângulo da base: A – agudo (>90°); B – obtuso (<90°). Ângulo do ápice: C – agudo; D – obtuso. [Leaf Architecture Working Group (1999)].

e mais delgadas do que os seus equivalentes expostos ao sol. A microfilia é uma adaptação frequente à secura.

Na descrição da forma do limbo das folhas há que considerar os seguintes aspectos: (i) forma geral do limbo, (ii) ângulo da base, (iii) ângulo do ápice, (iv) forma da base, (v) forma do ápice, (vi) recorte e (vi) simetria. A classificação da **forma do limbo** baseia-se na (i) posição do eixo de maior largura, na (ii) relação comprimento/largura e na (iii) angulosidade do limbo. Em função do primeiro critério definem-se quatro formas fundamentais de folhas planas e simétricas: **elíptica**, **obovada**, **ovada** e **oblonga** (Figura 94). Cruzando os critérios "posição do eixo de maior largura" e "relação comprimento/largura" obtém-se uma terminologia mais complexa, resumida na Figura 95. Alguns exemplos: folhas elípticas – diospreiro; folhas

Quadro 17. Forma da base e do ápice das folhas.

Tipo	Descrição
Base das folhas	
Acunhada	Em forma de cunha, <i>i.e.</i> , triangular.
Decorrente	Base de margens côncavas que se prolongam pelo pecíolo.
Convexa	Base de margens convexas.
Arredondada	Base quase circular.
Truncada	Base abruptamente interrompida numa margem perpendicular ao eixo de maior comprimento.
Auriculada	Base com lóbulos (= aurículas).
Subtipos de base auriculada	
Hastada	Auriculada de lóbulos divergentes.
Sagitada	Auriculada de lóbulos ligeiramente divergentes a mais ou menos convergentes, definindo um seio peciolar.
Cordiforme (= cordada na base)	Com aurículas pequenas e arredondadas.
Amplexicaule	Aurículas envolvendo parcialmente o caule onde se inserem; termo ainda aplicado a brácteas e estípulas.
Ápice das folhas	
Acuminado	Ápice agudo e de margens côncavas.
Atenuado	Ápice agudo e de margens pouco côncavas ou rectas
Arredondado	Convexo em semicírculo.
Assovelado (= subulado)	Terminando num ponta aguda, mais ou menos longa, semelhante a uma sovela.
Truncado	Ápice abruptamente interrompido numa margem perpendicular ao comprimento; termo ainda aplicado a brácteas, sépalas e pétalas.
Retuso	Com um entalhe superficial.
Chanfrado (= emarginado, escotado)	Com um entalhe mais ou menos profundo; <i>e.g.</i> folíolos de alfarrobeira.
Mucronado	Ápice agudo ou obtuso provido de um mucrão, <i>i.e.</i> de uma ponta curta mais ou menos rígida

orbiculares – *Eichornia crassipes* (*Pontederiaceae*); folhas oblongas – *Pittosporum undulatum* (*Pittosporaceae*) «incenso»; folhas ovadas – laranjeira-doce; folhas obovadas – *Salix atrocinerea* (*Salicaceae*) «borrazeira-preta»; folhas lineares – gramíneas; folhas ovado-angulosas – *Solanum nigrum* (*Solanaceae*) «erva-moira»; folhas triangulares (= folhas deltoides) – *Populus nigra* (*Salicaceae*) «choupo-negro» e *Tetragonia tetragonoides* (*Aizoaceae*) «espinafre-da-nova-zelândia». O Quadro 15 e a Figura 97-A reúnem algumas outras formas folheares de uso corrente na bibliografia botânica que não cabem nos modelos da Figura 95. A designação “folha lanceolada” (em forma de lança) é dúbia e deve, por isso, ser evitada embora seja recorrente na bibliografia.

Quadro 16. Tipos de recorte do limbo.

Tipo	Descrição
Recorte marginal	
Crenado	Com crenos, <i>i.e.</i> , com recortes arredondados; com crenos muito pequenos diz-se crenulado.
Dentado	Com dentes, <i>i.e.</i> , com recortes triangulares, não inclinados e mais ou menos pontiagudos; com dentes erguidos muito pequenos diz-se denticulado.
Serrado	Com dentes inclinados, como os de uma serra, dirigidos para o ápice; com dentes inclinados muito pequenos diz-se serrilhado; <i>Camelia japonica</i> (<i>Theaceae</i>) «camélia».
Recorte profundo	
Lobadas	Recorte não alcança a ½ da aba da folha; <i>e.g.</i> , <i>Quercus robur</i> (<i>Fagaceae</i>) «carvalho-roble»
Fendidas	Recortes até ca. ½ da aba da folha.
Partidas	Recorte ultrapassa ½ da aba da folha; <i>e.g.</i> , <i>Q. pyrenaica</i> (<i>Fagaceae</i>) «carvalho-negral».
Sectas	Recorte prolongado até à nervura.

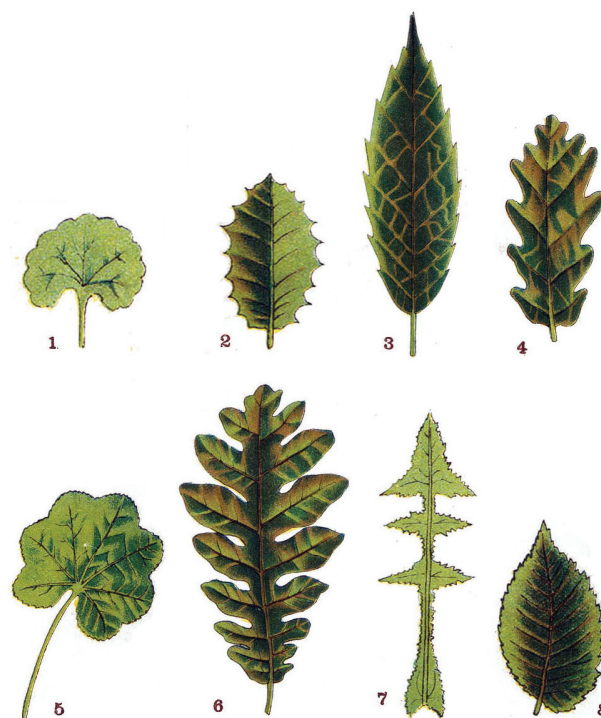


Figura 98. Recorte da folha. Recorte marginal: 1 – folha crenada; 2 – folha dentada; 3 – folha serrada – Recorte profundo: 4 – folha penatilobada; 5 – folha palmatilobada; 6 – folha penatipartida; 7 – folha penatissecta. **Simetria:** 8 – Folha assimétrica de *Ulmus minor* (*Ulmaceae*) «ulmeiro». [Coutinho (1898)].

O Leaf Architecture Working Group (1999) propõe que o **ângulo da base** seja medido definindo três pontos: um vértice situado na inserção do pecíolo no limbo e outros dois pontos resultantes da intercepção da margem com uma linha perpendicular ao eixo da folha, situada a ¼ do comprimento do limbo (a partir da base). A avaliação do **ângulo do ápice** segue uma lógica similar (Leaf Architecture Working Group 1999). Os ângulos do ápice

Quadro 18. Tipologia das folhas compostas.

Tipo	Descrição/exemplos
Unifolioladas (= 1-folioladas)	Com 1 folíolo; e.g., <i>Citrus</i> (<i>Rutaceae</i>) «citrinos»; em <i>C. aurantium</i> «laranjeira-amarga» o pecíolo é alado sendo a articulação do folíolo particularmente evidente.
Bifolioladas (= 2-folioladas)	Com 2 folíolos; e.g., <i>Colophospermum mopane</i> (<i>Fabaceae</i> , <i>Caesalpinioideae</i>), um dos arbustos mais frequentes do Sul de Angola e de Moçambique.
Trifolioladas (= 3-folioladas)	Com 3 folíolos; e.g., <i>Trifolium</i> (<i>Fabaceae</i>) «trevos».
Multifolioladas	Com 4 ou mais folíolos; e.g., <i>Pistacia lentiscus</i> (<i>Anacardiaceae</i>) «aroeira».



Figura 100. Composição da folha. A) folhas unifolioladas. *Citrus maxima* (*Rutaceae*). *N.b.*, articulação na base do limbo; o pecíolo é alado (com duas asas) como acontece em muitas plantas do género *Citrus*. **B)** Folhas paripinadas. Folha composta paripinada de faveira; *n.b.*, folíolo terminal reduzido a um mucrão. [Fotos do autor].

e da base são agudos ou obtusos consoante os respetivos ângulos sejam inferiores ou superiores a 90° (Figura 97). Os tipos morfológicos do ápice e da base folhear estão explicitados no Quadro 17. A folha da maior parte das árvores das florestas tropicais húmidas termina numa **goteira**, uma curta extensão do ápice foliar que acelera a secagem da folha após chuva, importante em ambientes tão favoráveis ao crescimento de fungos e bactérias fitopatogénicos como estes.

As folhas não recortadas dizem-se **inteiras**. Dois tipos fundamentais de recorte: **marginal** e **profundo**, cada um dos quais com vários subtipos (Quadro 16, Figura 98). Os recortes das folhas lobadas ou fendidas designam-se por **lobos**; nas folhas partidas a sectas reconhecem-se **seg-**

Chave dicotómica 2. Tipos de folhas compostas.

1. Folhas com 1 limbo não articulado	folhas simples
- Folhas com 1 limbo articulado ou com 2 ou mais limbos semelhantes entre si	2
2. Folhas uma vez compostas	3
- Folhas recompostas (= 2 ou mais vezes compostas)	6
3. Folhas com 1, 2 ou 3 limbos	Respectivamente, folhas unifolioladas, bifolioladas ou trifolioladas
- Folhas com 4 ou mais limbos	[folhas multifolioladas] 4
4. Folíolos inseridos no mesmo ponto, como os dedos numa mão	folhas palmaticompostas
- Folíolos inseridos em 2 fiadas ao longo de um eixo	[folhas penaticompostas] 5
5. Número par de folíolos	folhas paripinadas
- Número ímpar de folíolos	folhas imparipinadas
6. Pinas com 3 folíolos inseridos no mesmo ponto, como os dedos numa mão	7
- Pinas com 4 ou mais folíolos inseridos em 2 fiadas opostas ao longo de um eixo	8
7. Folhas 2 vezes compostas	folhas biternadas
- Folhas 3 vezes compostas	folhas triternadas
8. Folhas 2 vezes compostas	folhas 2-pinadas
- Folhas 3 vezes compostas	folhas 3-pinadas

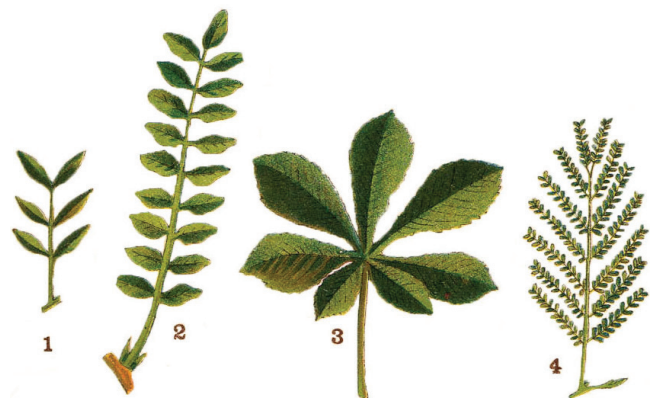


Figura 99. Composição da folha: folhas multifolioladas A) Composição das folhas: 1 – folha paripinada; 2 – folha imparipinada; 3 – folha digitada; 4 – folha recomposta bipinada. *N.b.*, a folha representada em 4) tem 14 pinas, cada uma com numerosos folíolos (pínulas). [Coutinho (1898)].

mentos. Consoante o tipo de nervação, os tipos de recorte profundo enunciados no Quadro 16 são combinados com os prefixos “palmati” e “penati”; e.g., palmatilobado, palmatissecto, penatifendido e penatipartido. As folhas podem combinar recorte marginal com recorte profundo; e.g., a *Malva sylvestris* (*Malvaceae*) têm folhas palmatilobadas com lobos dentados.

Regra geral as folhas são simétricas, *i.e.*, a aba esquerda e a aba direita são a imagem no espelho uma da outra. Três exemplos de folhas assimétricas: folhas adultas falciformes de eucalipto, folhas de *Ulmus* (*Ulmaceae*) «ulmeiros» (Figura 98-8) e de muitas *Grewia* (*Malvaceae*, *Tilioideae*) africanas.

Divisão ou composição da folha

As **folhas simples** têm apenas um limbo, não articulada na base. Nas **folhas compostas** (= folhas folioladas^[56]) reconhecem-se um ou mais limbos independentes – os **folíolos** (*leaflet*) – geralmente semelhantes entre si e providos de uma pequena articulação no pecíolo do folíolo (**peciólulo**). Esta articulação identifica-se pela presença de uma constrição anelar, acompanhada ou não por um pequeno engrossamento (pulvino). A abscisão (= queda) das folhas compostas dá-se, geralmente, numa fase inicial, folíolo a folíolo, pela articulação do folíolo. O que sobra da folha destaca-se, mais tarde, como nas folhas simples, pela base do pecíolo.

As folhas compostas não devem ser confundidas com folhas sectas, nem com ramos de folhas oposto-disticadas. Os segmentos das folhas sectas, ao contrário dos folíolos, são distintos entre si, frequentemente assimétricos e nunca possuem uma articulação na base. As folhas compostas têm crescimento determinado e não dispõem de meristemas na axila dos folíolos. O meristema axilar das folhas compostas, à semelhança das folhas simples, situa-se na base do pecíolo.

A tipologia das folhas compostas fundamenta-se no número e na disposição espacial dos folíolos (Quadro 18, Chave dicotômica 2). As folhas com 1, 2 ou 3 folíolos são respetivamente denominadas por folhas **unifolioladas**, **bifolioladas** ou **trifolioladas** (Figura 100-A). Reconhecem-se dois tipos fundamentais de folhas compostas multifolioladas: (i) palmaticompostas e (ii) penaticompostas. Nas folhas **palmaticompostas** (= **digitadas**), todos os folíolos estão inseridos no ápice distal do pecíolo, como os dedos de uma mão; *e.g.*, castanheiro-da-índia. Nas folhas **penaticompostas** (= **pinadas**^[57]), os folíolos inserem-se em duas fiadas, geralmente opostas, ao longo de um eixo (**ráquis**) situado no prolongamento do pecíolo. Consoante o número de folíolos seja par ou ímpar, as folhas penaticompostas são **imparipinadas** (*e.g.*, *Ailanthus altissima* [Simaroubaceae] «ailanto») ou **paripinadas** (*e.g.*, alfarrobeira e faveira)^[58] (Figura 99-1,2). Nas folhas paripinadas o folíolo terminal está ausente ou substituído por um mucrão ou uma gavinha (Figura 100-B).

As folhas duas ou mais vezes compostas dizem-se **recompostas**. Nas folhas **bipinadas** (= 2-penaticompostas ou 2-pinadas), o tipo mais frequente de folhas recompostas, os folíolos estão inseridos em duas fiadas, geralmente opostas, ao longo de eixos secundários, constituindo **pinas**^[59] (Beentje 2012); *e.g.*, grande maioria das fabá-

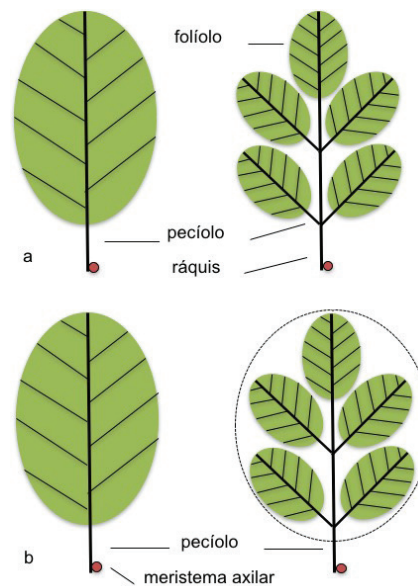


Figura 101. Origem das folhas compostas. Hipótese a) – a folha composta é homologável a um caule de crescimento determinado. Hipótese b) – a folha composta e a folha simples são homólogas. [Inspirado em Champagne & Sinha 2004].

ceas mimosoideas (Figura 99-4) e muitas fabáceas caesalpinioideas (Figura 12). As pinas, por sua vez, inserem-se em duas fiadas geralmente opostas na ráquis da folha. As folhas recompostas podem ainda ser 3, 4 ou mesmo 5 vezes compostas.

As folhas da bananeira e de muitas palmeiras embora se assemelhem a folhas composta são melhor interpretadas como folhas sectas cujo recorte resulta da rotura de um único limbo através de linhas de fragilidade. Os segmentos foliares das palmeiras têm, inclusivamente, um pulvino na base. Alguns autores atribuem-lhes a designação de folhas **pseudocompostas**. A distinção entre folhas sectas e folhas compostas não é clara em muitos grupos de plantas; *e.g.*, *Apiaceae*, palmeiras e muitos fetos.

Nas angiospérmicas, as folhas simples são mais frequentes do que as folhas compostas. A produção de folhas simples grandes é, teoricamente, vantajosa quando as plantas competem ferozmente pela luz. A espessa camada limite que envolve as folhas simples de grande dimensão dificulta, porém, o seu arrefecimento e a absorção de dióxido de carbono. Por outro lado, as folhas grandes estão submetidas a tensões mecânicas que as podem partir ou rasgar. As folhas compostas, à semelhança das folhas profundamente recortadas, sobreviveram, de forma independente, em várias linhagens de plantas-com-flor como uma solução evolutiva eficiente para este *trade-off*. Consta-se também que há uma certa labilidade evolutiva no recorte e composição da folha, *i.e.*, as plantas de folhas inteiras simples deram recorrentemente origem a espécies com folhas compostas, e vice-versa, podendo

pínula. Os termos pina e pínula são essenciais na descrição da morfologia das folhas dos fetos.

[56] O uso do sufixo “foliado” a substituir “foliolado” deve ser evitado (Font Quer 1985). *E.g.*, usar trifoliolado em vez de trifoliado.

[57] A folha penada tem uma nervação penínerva, não confundir com o conceito de folha pinada.

[58] Também se vê imparifoliolado e parifoliolado como sinónimos, respetivamente, de imparipinado e paripinado.

[59] Vou ser um pouco mais preciso. A pina corresponde ao primeiro nível de divisão de uma qualquer folha composta. Nas folhas 1-penaticompostas, as pinas são folíolos, e nas 2-penaticompostas o conjunto de um eixo secundário com os respetivos folíolos. O folíolo numa folha recomposta toma o nome de

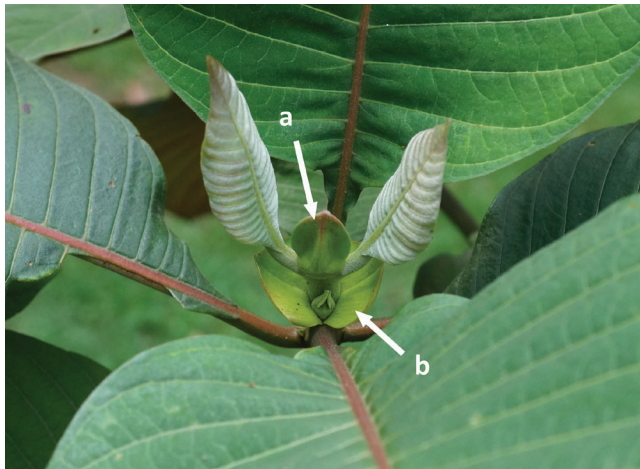


Figura 105. Função das estípulas. *Cinchona pubescens* (Rubiaceae) «quinino», árvore sul-americana fonte do quinino um poderoso antipalúdico: a) estípulas livres interpeciolares a protegerem o gomo apical; b) estípulas já expandidas. [Foto do autor].

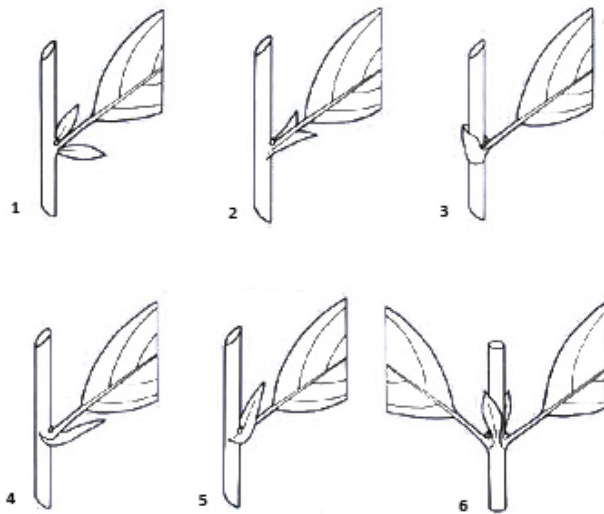


Figura 102. Tipos de estípulas: 1 – estípulas livres, 2 – estípulas aderentes ao pecíolo; 3 – ócrea (estrutura estipular tubulosa); 4 – estípula inserida por debaixo do pecíolo; 5 – estípula intrapeciolar; 6 – estípula interpeciolar. [Adaptado de <http://www.anbg.gov.au/glossary/webpubl/glossik.htm>].

as folhas recortadas representar uma situação intermédia entre aqueles dois extremos morfológicos (Geeta *et al.* 2012). Como em tantos outros *trade-offs* evolutivos nas plantas, a morfologia da folha é condicionada pela história evolutiva de cada espécie (*vd.* Constrangimentos evolutivos, Vol. II) e tem mais do que uma solução óptima para um dado ambiente seletivo.

Não é claro se as folhas compostas evoluíram de caules de crescimento determinado ou de folhas simples. No primeiro caso os folíolos e as folhas simples seriam homólogos; no segundo, os folíolos corresponderiam a subdivisões de uma folha simples e a ráquis (no caso das folhas penaticompostas) coincidiria com a nervura média (Champagne & Sinha 2004) (Figura 101). Os dois caminhos evolutivos são igualmente possíveis. As folhas pseudocompostas das palmeiras são um exemplo de transição para a folha composta a partir de um limbo único.

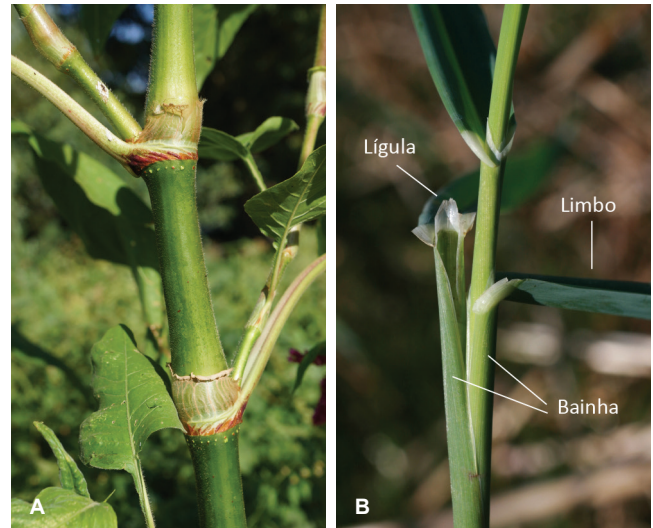


Figura 103. Ócrea e lígula. A) Ócrea em *Polygonum orientale* (Polygonaceae). B) Lígula em aveia; *n.b.*, inserção da lígula no encontro da bainha com o limbo e ausência de aurículas. [Fotos do autor].



Figura 104. Distinguir os cereais temperados de outono-inverno pelas aurículas e pela lígula. A aveia não tem aurículas (sem foto); ao contrário das restantes espécies, as folhas enrolam no sentido oposto dos ponteiros do relógio. **Centeio (A)** – aurículas e lígulas pequenas; aurículas glabras. **Trigo (B)** – aurículas médias, densamente pilosas. **Cevada (C)** – aurículas longas que abraçam o caule, glabras. [Fotos do autor].

Apêndices folheares

As estípulas, a ócrea, a lígula e aurículas são os apêndices folheares mais frequentes e de maior interesse taxonómico. As **estípulas** inserem-se no pecíolo das folhas ou nos nós. São raras nas monocotiledóneas, mas frequentes nas dicotiledóneas. As dicotiledóneas, geralmente, têm duas estípulas, uma de cada lado de um pecíolo ou de um nó. As folhas recompostas podem ter estípulas (na base das folhas) e **estipululas** (na base das pínulas) (Figura 90). Primordialmente, têm a função de proteger os meristemas apicais que estão na sua origem, ou os meristemas axilares após a expansão da folha onde se inserem (Figura 105). Geralmente, possuem uma forma laminar. As estípulas laminares são classificadas em função do local onde se inserem e da sua concrecência (Figura 102). Em alguns grupos de plantas, as estípulas chegam a tomar

forma e a dimensão de folhas (**estípulas foliáceas**) ou folíolos; *e.g.*, *Lotus* (*Fabaceae*). Nestas espécies têm um importante papel na síntese de fotoassimilados para os frutos e sementes em formação situados na sua vizinhança (Bewley *et al.* 2013). Noutras espécies, podem estar metamorfoseadas em espinhos ou, mais raramente, em gavinhas ("**Metamorfoses da folha**"). As estípulas das *Polygonaceae* estão soldadas numa estrutura membranácea tubular a envolver o caule, designada por **ócrea** (Figura 103-A). O tipo e a posição das estípulas é muito importante na identificação de algumas famílias de óptimo tropical, mesmo na ausência de flores; *e.g.*, *Rubiaceae*. Evoluíram de forma independente em muitas linhagens de angiospérmicas. Por exemplo, as estípulas de *Rubiaceae*, *Fabaceae* e das *Brassicaceae* não homólogas (Bell 2008).

As **lígulas** são apêndices membranosos de origem epidérmica, por vezes transformados numa fiada de pelos, situados no encontro da bainha com o limbo de muitas monocotiledóneas (Figura 103-B). Têm lígulas as *Pontederiaceae*, as *Zingiberaceae*, alguns *Allium* (*Alliaceae*) e, claro, a maioria das *Poaceae* (Dahlgren *et al.* 1985). Admite-se que tenham por função proteger a bainha da água da chuva ou de insetos. Na região onde se inserem as lígula nas gramíneas, o **colar** (*collar*), desenvolvem-se por vezes pequenos prolongamentos laterais que abraçam o colmo conhecidos por **aurículas**, muito úteis para distinguir os cereais antes da floração (Figura 104). Na folha adulta, o colar tem uma cor mais clara e contém células meristemáticas de um meristema intercalar foliar.

Superfície e epifilia

A superfície das folhas e demais órgãos aéreos herbáceos – caules herbáceos e peças da flor – é muito diversa e, por isso, rica em informação taxonómica. O termo **epifilia** refere-se ao desenvolvimento de estruturas na superfície das folhas. Entre as estruturas passíveis de serem encontradas nas folhas contam-se os (i) espinhos (na superfície ou na margem da folha), (ii) indumento, (iii) gemas adventícias e (iv) raízes adventícias. Os espinhos desenvolvem-se quer na superfície quer na margem na folha. A diferenciação de raízes, de gemas e, implicitamente, de caules adventícios nas folhas é raro. No *Bryophyllum* (*Kalanchoe*) *daigremontiana* (*Crassulaceae*) (Figura 106) formam-se pequenas gemas com raízes pendentes na margem das folhas; em contacto com o solo dão origem aos novos indivíduos. Os espinhos e o indumento foram tratados, respetivamente, nos pontos "[Espinhos](#)" e "[Emergências](#)".

Consistência e cor da folha

Quanto à consistência as folhas podem ser:

- Herbáceas – folhas tenras; *e.g.*, maioria das gramíneas;
- Coriáceas – folhas geralmente longevas de consistên-



Figura 106. Epifilia. Gemas adventícias foliares em *Bryophyllum* (*Kalanchoe*) *daigremontiana* (*Crassulaceae*). *N.b.*, folhas e raízes adventícias suspensas nas gemas adventícias. [Foto do autor].

cia semelhante à do couro; *e.g.*, sobreiro;

- Carnudas – espessas e ricas em água; *e.g.*, *Sedum* sp.pl. (*Crassulaceae*).

As folhas suculentas são uma adaptação à falta de água, por razões climáticas e/ou edáficas (*e.g.*, solos muito delgados). A espessura das folhas carnudas reduz a razão superfície/volume e, desse modo, as perdas de água por evaporação. Esta relação é maximizada nas folhas forma cilíndricas ou esféricas. Nas folhas suculentas os espaços intercelulares são mínimos (*e.g.*, o parênquima lacunoso frequentemente não existe), conseqüentemente, a superfície evaporativa interna é minimizada assim como as perdas de água pelo estoma. É frequente as camadas celulares superficiais das folhas carnudas serem translúcidas e especializadas na concentração da luz em camadas celulares mais profundas. As plantas de folhas carnudas são mais eficientes a usar a água^[60] do que as plantas de folhas herbáceas, em contrapartida são menos eficientes a absorver CO₂ (por unidade de volume) com efeitos na taxa de crescimento.

A *raison d'être* evolutiva da esclerofilia é muito debatida na literatura ecológica. As folhas esclerofilas contêm mais energia por unidade de superfície fotossintética (sem ganhos correspondentes de eficiência no uso da luz) do que as folhas herbáceas. Tradicionalmente admite-se que este custo é mais do que compensado nos climas com uma estação quente e seca prolongada (clima mediterrânico). Nestas condições, a esclerofilia permite às plantas um controlo mais apertado das perdas de água pelas folhas e, por essa via, prolongar a fotossíntese no período com temperaturas mais favoráveis (Mooney & Dunn 1970). Outros autores valorizam mais a resistência das plantas esclerofilas à cavitação, a associação da esclerofilia com a baixa fertilidade dos solos mediterrânicos, ou, por serem pouco palatáveis, a sua resistência à herbivoria (*vd.* Blondel *et al.* 2010). As plantas esclerofilas são geralmente perenifólias porque é vantajoso manter funcionais por

[60] A eficiência do uso da água mede-se, por exemplo, em unidade de biomassa (matéria seca) produzidas por unidade de água transpirada.



Figura 107. Duração das folhas. A) *Mangifera indica* (Anacardiaceae) «mangueira», uma planta perenifolia originária da Índia hoje de distribuição pan-tropical. B) Marcescência foliar em *Quercus pyrenaica* (Fagaceae). C) *Adansonia digitata* (Bombacaceae) «embondeiro» uma espécie tropical africana caducifolia de estação seca. [Fotos do autor].

longo tempo folhas tão "caras" do ponto de vistas energético e nutricional.

As folhas são geralmente verdes podendo, consoante a concentração relativa de pigmentos coloridos, mostrar-se amarelas, purpúreas, etc. As folhas de sombra frequentemente são maiores, mais delgadas, tenras, de um verde mais intenso (mais clorofila) e têm menos estomas por unidade de área do que as folhas expostas ao sol. Este padrão verifica-se intra e interespecificamente. No âmbito das plantas ornamentais são frequentes cultivares, ou clones, de folhas variegadas ou listadas de diversas cores, geralmente de origem quimérica; e.g., *Agave americana* cv. *Variegata* (Agavaceae) «piteira» ("Quimeras"). As folhas (e outros órgãos) com tons azulados ou verde-mar dizem-se **glaucas**. Pouco antes da abscisão (queda) das folhas, muitos constituintes folheares são desmantelados e deslocados para centros de crescimento ativo (e.g., gemas) ou armazenamento, e as folhas mudam de cor. Nas plantas caducifólias a desmobilização dos nutrientes das folhas é despoletada e sincronizada por fatores ambientais (e.g., comprimento do dia) o que explica a mudança, quase simultânea, da cor da copa das árvores dos bosques temperados de folha caduca no Outono.

Duração da folha

As folhas são órgãos de curta duração. Nas plantas anuais e bienais as folhas basais entram rapidamente em senescência quando os caules se alongam e as ensombram, e a planta concentra todos os seus recursos na reprodução. As poucas folhas sobreviventes morrem quase em simultâneo no final do ciclo fenológico. Nas plantas perenes, as folhas mais velhas têm que ser, de algum modo,

substituídas por outras novas, fotossinteticamente mais eficientes ("[Crescimento indeterminado nas plantas](#)"). As gramináceas perenes de comunidades pratenses têm tendência a manter um número constante de folhas/caule (por cada folha que nasce entra uma mais velha em senescência), e estas podem não durar mais de 3 semanas (Robson *et al.* 1988). Os coqueiros seguem um dinâmica similar ("[Posição das inflorescências nas plantas lenhosas](#)").

As plantas lenhosas seguem duas estratégias na renovação da canópia: caducifolia e perenifolia (Figura 107). Nas plantas de **folha caduca** (= **caducifólias**) a copa renova-se no início da estação favorável caindo as folhas, quase em simultâneo, no início da estação desfavorável. As plantas de folha caduca geralmente são **caducifólias de inverno** ou de **estação seca**^[61]. A *Adansonia digitata* (Bombacoideae, Malvaceae) «embondeiro, baobá» e tantas outras espécies das savanas e dos bosques tropicais com estação seca estão despidas de folhas no período seco do ano. Uma boa parte da flora arbórea europeia é caducifolia de Inverno; e.g., *Betulaceae* «bidoeiros, amieiros e aveleiras», *Salicaceae* «salgueiros», *Ulmaceae* «ulmeiros» e numerosas *Rosaceae* arbustivas e arbóreas. A *Faidherbia albida* (Fabaceae), uma árvore comum nas regiões tropicais de estação seca no NW de África, curiosamente, tem folha na estação seca e está despida de folhagem durante o período chuvoso. Esta estranha biologia deve-se ao facto da *F. albida* explorar lençóis freáticos mais ou menos superficiais durante a estação seca.

Nas plantas de **folha persistente** (= de folha perene, **perenifólias**) a copa apresenta-se revestida de folhas durante todo o ano. Nestas plantas geralmente não permane-

[61] Nos territórios mediterrânicos a estação mais quente é a mais seca; nas áreas tropicais as temperaturas médias mais baixas verificam-se na estação seca.

cem folhas funcionais (*i.e.* verdes) com mais de 3 anos. As árvores jovens de mangueira, no entanto, mantêm folhas até aos ramos com 7 anos, e mais. Nas regiões com uma estação desfavorável bem marcada, a queda das folhas das plantas perenifólias é mais ou menos concentrada no tempo e antecede, ou ocorre em simultâneo, com a produção de novas folhas. Assim acontece, por exemplo, com a mangueira em África ou no nordeste brasileiro, no início da estação das chuvas.

As plantas **semicaducifólias** retêm parte das folhas durante a estação desfavorável, permanecendo muitas delas funcionais até à renovação da canópia no início do período de atividade vegetativa (Figura 107-B). O *Quercus faginea* subsp. pl. (*Fagaceae*) «carvalho-cerquinho» é o exemplo mais conhecido da flora ibérica. A flora do Cerrado (Brasil) é rica em espécies semicaducifólias podendo, consoante as condições ecológicas, a mesma espécie apresentar diferentes graus de semicaducifolia (Soares Filho 2012). Não confundir semicaducifolia com marcescência. A retenção de órgãos secos – *e.g.*, folhas, sépalas, pétalas, frutos e frutificações – designa-se por **marcescência** (Figura 107-C). Os indivíduos jovens de *Q. pyrenaica* «carvalho-negral» têm folhas marcescentes provavelmente para proteger o câmbio do frio (a casca é ainda pouco espessa). Este carácter esbate-se e desaparece nos indivíduos adultos. No *Pinus halepensis* (*Pinaceae*) são marcescentes as pinhas e em muitas *Lamiaceae* os cálices.

Filotaxia

Num sentido lato entende-se por **filotaxia** (= **inserção das folhas**) a descrição abreviada dos padrões de disposição espacial de estruturas similares nas plantas; *e.g.*, caules, folhas, brácteas, flores e peças da flor. Ao nível da folha reconhecem-se três tipos de fundamentais de filotaxia (Quadro 19 e Figura 108): folhas alternas, opostas e verticiladas. O ângulo estabelecido entre duas folhas alternas sucessivas designa-se por ângulo de divergência φ , um conceito indispensável na descrição nas variantes de filotaxia alterna (Quadro 19).

Numa mesma planta pode co-existir mais de um tipo de filotaxia. Os ramos juvenis de eucalipto têm folhas opostas e os adultos folhas alternas (Figura 111 C). Noutras plantas, por exemplo, as folhas dos ramos verticais (ramos ortotrópicos) são alternas helicoidais e as dos ramos próximos da horizontalidade (ramos plagiotrópicos) alternas disticadas. A filotaxia permite distinguir no campo a *Castanea sativa* «castanheiro» dos híbridos de *C. sativa* \times *C. crenata* ou *C. sativa* \times *C. molissima* usados como porta-enxertos resistentes à tinta (Figura 109).

A regularidade da disposição das folhas nas plantas tem sido explorada pelos botânicos desde o século XVII. A disposição espacial das folhas é representada por um rácio em que o numerador corresponde ao número de espirais necessárias até à sobreposição de duas folhas (quando observadas do topo do caule), e o denominador

Quadro 19. Tipologia filotáxica

Tipo	Descrição e exemplos
Alternas	Uma folha por nó; tipo mais frequente de filotaxia. As folhas arrosetadas – folhas de caules com entrenós muito curtos e, por isso, colapsadas umas sobre as outras – têm, regra geral, filotaxia alterna. As folhas alternas dispõem-se em hélice em torno do caule; o ângulo de divergência φ permite diferenciar três subtipos (<i>v.i.</i>).
Oposta	Duas folhas por nó. As folhas opostas, sésseis, soldadas na base parecendo perfuradas pelo caule dizem-se adunadas (<i>e.g.</i> , <i>Lonicera implexa</i> [<i>Caprifoliaceae</i>] «madresilva-entrelaçada»). Distinguem-se três subtipos de folhas opostas em função da disposição relativa das folhas em dois nós sucessivos (<i>v.i.</i>).
Verticilada	Três ou mais folhas por nó; <i>e.g.</i> , <i>Nerium oleander</i> (<i>Apocynaceae</i>) «loandro» e <i>Catalpa bignonioides</i> (<i>Bignoniaceae</i>) «catalpa».
Tipos de folhas alternas	
Dísticas (= disticadas)	Folhas de dispostas num mesmo plano ($\varphi = 180^\circ$). <i>E.g.</i> , <i>Fagus sylvatica</i> (<i>Fagaceae</i>) «faia», <i>Ulmus</i> (<i>Ulmaceae</i>) «ulmeiros» e <i>Poaceae</i> «gramíneas».
Trísticas	Folhas dispostas em três planos ($\varphi = 120^\circ$). <i>E.g.</i> <i>Carex</i> (<i>Cyperaceae</i>) «cárices».
Helicoidais (= espiraladas)	Termo genericamente usado para designar os restantes tipos de divergência ($\varphi < 120^\circ$); tipo mais frequente; <i>e.g.</i> , <i>Quercus</i> (<i>Fagaceae</i>) «carvalhos». As folhas alternas helicoidais podem ocupar um mesmo plano por torção do pecíolo (<i>e.g.</i> , <i>Abies alba</i> [<i>Pinaceae</i>] «abeto-europeu») ou do caule (<i>e.g.</i> , comum no género <i>Asclepias</i> [<i>Apocynaceae</i>]), dizendo-se então pseudodísticas .
Tipos de folhas opostas	
Folhas oposito-disticadas	Folhas de dois nós sucessivos no mesmo plano.
Oposito-cruzadas (= decussadas)	Folhas de dois nós sucessivos em planos perpendiculares; <i>e.g.</i> , <i>Olea europaea</i> (<i>Oleaceae</i>) «oliveira» e <i>lamiáceas</i> .

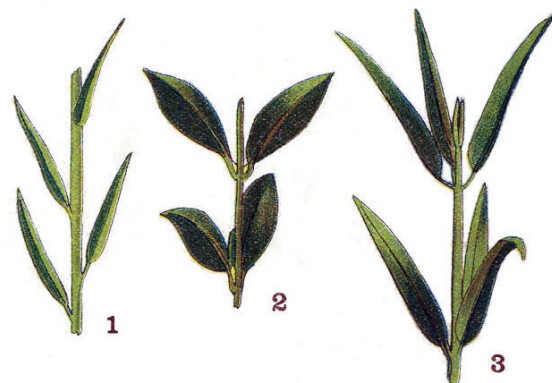


Figura 108. Filotaxia: tipologia: 1 – Folhas alternas; 2 – Folhas oposito-cruzadas; 3 – folhas verticiladas. [Coutinho 1898].

ao número de folhas que medeiam duas folhas sobrepostas. Por exemplo, o rácio 2/5, característico de plantas como os *Quercus* (*Fagaceae*) «carvalhos» ou a cerejeira, significa que são necessárias duas espirais para que duas folhas se sobreponham e, entre estas contam-se 5 folhas (contando apenas uma das folhas dos extremos da espiral).

ral). A amendoeira, os salgueiros e a *Araucaria araucana* (*Araucariaceae*) têm um rácio 5/13 (Figura 110). Na Natureza observam-se os rácios (**espirais de Fibonacci**) 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, etc. Consta-se que o denominador de cada rácio corresponde à soma dos dois denominadores imediatamente anteriores – e.g., $13=8+5$ ou $21=13+8$ – perfazendo a sequência numérica principal de Fibonacci. A divisão entre denominadores sucessivos – e.g., 3/2, 5/3, 8/5, 13/8, etc. – converge no número de Fibonacci ou proporção áurea, 0,618034, usada em arquitectura desde a antiguidade e recorrente na organização de muitos seres vivos (e.g., conchas de *Nautilus*, *Nautilidae*). A sequência de ângulos $360^\circ \cdot 1/2$, $360^\circ \cdot 1/3$, $360^\circ \cdot 2/5$, etc., por sua vez, converge no chamado ângulo de Fibonacci.

A regularidade da disposição dos ramos de ordem superior nos ramos de ordem inferior, das folhas nos caules, ou das brácteas e das flores nas inflorescências, é uma consequência direta da regularidade temporal e espacial da diferenciação de estruturas na periferia dos meristemas apicais. A diferenciação de primórdios no ápice meristemático de um caule é em grande parte controlada por processos de repulsão ou inibição entre primórdios, de fisiologia não esclarecida, que compelem o primórdio em diferenciação a formar-se na posição o mais distante possível dos primórdios anteriores. Tendo em consideração esta constatação empírica, conhecida por **regra de Hofmeister** (Kirchoff 2003), foi demonstrado que as espirais de Fibonacci anteriormente enunciadas, emergem espontaneamente se (Douady & Couder 1996): (i) o ápice do meristema for longitudinalmente simétrico; (ii) a velocidade a que se diferenciam os primórdios folheares, i.e., o plastocrono, for constante; (iii) a velocidade da migração radial dos primórdios folheares no ápice caulinar for constante; (iv) não houver uma reorganização espacial dos primórdios folheares após a sua diferenciação. A sequência numérica de Fibonacci não está inscrita no genoma: tem um controlo genético indireto; é uma propriedade emergente de regras ontogénicas inscritas nos genes. Não existe uma numerologia do vivo como se vê inscrito em livros exotéricos.

Ptixia e venação

Entende-se por **ptixia** a forma como os esboços folheares se dobram, individualmente, nos gomos. A **vernação** (= prefolheação ou prefoliação) é um conceito distinto de ptixia porque se refere ao arranjo das folhas, umas em relação às outras, no gomo folhear (Bell 2008; Keller 2004)^[62]. O estudo da ptixia e da venação envolve o corte transversal de gemas dormentes ou recém-abrolhadas, e a sua observação à lupa (Figura 138, Figura 139). Uma vez que a terminologia é comum, a ptixia e a venação são detalhadas no ponto dedicado à "[Ptixia e venação](#)" exposto no capítulo sobre a flor.

[62] Conceitos sinonimizados por muitos autores.



Figura 109. Filotaxia: uso taxonómico. A) Ramos do ano de *Castanea sativa* «castanheiro». B) Híbrido *C. sativa* x *C. mollissima*. Geralmente, os ramos plagiotrópicos de *C. sativa* têm gomos inseridos helicoidalmente e folhas pseudodísticas; nos híbridos com castanheiros asiáticos ou americanos, os gomos e folhas têm uma filotaxia disticada. [Fotos do autor].



Figura 110. Filotaxia: espirais de Fibonacci. A *Araucaria araucana* (*Araucariaceae*) retratada demonstra uma espiral 5/13: entre duas folhas sobrepostas decorrem 5 espirais com 13 folhas (contando apenas uma das folhas dos extremos da espiral). [Foto do autor].

Heterofilia

As plantas **heterofilas** possuem dois ou mais tipos morfológicos de folhas. A heterofilia está frequentemente associada ao fenómeno da juvenilidade ("[Juvenilidade, Indução e diferenciação florais](#)"). As folhas juvenis e adultas de *Hedera helix* (Figura 111 A e B), de eucalipto (Figura 111 C) ou de *Quercus rotundifolia* «azinheira» são muito distintas. Um dimorfismo folhear igualmente evidente ocorre em muitas plantas aquáticas entre as folhas submersas e flutuantes; e.g., *Ranunculus* sp.pl. (*Ranunculaceae*) e *Callitriche* sp.pl. (*Plantaginaceae*). Nos *Quercus* caducifólios as folhas de sombra e de sol, e a folhas de Primavera e de Verão, são, por vezes, tão distintas que é difícil identificar a espécie em alguns exemplares de herbário. Nas regiões secas é frequente as primeiras folhas

serem maiores e com menos pelos do que as folhas formadas no final da estação de crescimento, com défices acentuados de água no solo.

A heterofilia é patente ao longo do eixo das plântulas ou dos ramos laterais provenientes do abrolhamento de gomos dormentes. Estas sequências temporais de folhas, designadas por **séries heteroblásticas** (Bell 2008), nos eixos das plântulas incluem 1 ou 2 cotilédones, folhas primordiais e nomofilos. Nos lançamentos caulinares das plantas lenhosas das regiões com uma estação desfavorável verifica-se, geralmente, a seguinte sequência temporal de filomas: 1 (nas monocotiledóneas e dicotiledóneas basais) ou 2 (nas dicotiledóneas s.l.) profilos, um número variável de nomofilos e, no final da estação de crescimento, a formação de catafilos a envolver o meristema apical. Esta sequência é modificada com a diferenciação de flores ou inflorescências: aos nomofilos sucedem-se então hipsofilos e, nas inflorescências determinadas, os antofilos que compõem a flor.

Metamorfoses da folha

Dos três órgãos fundamentais das plantas, a folha é o órgão evolutivamente mais versátil na forma e na função. A bibliografia é pródiga em exemplos de adaptações especializadas ao nível da folha. Os tipos mais relevantes estão discriminados no Quadro 20 e no Quadro 21 (Figura 113). As subtilidades morfológicas dos bolbos e bolbilhos e das armadilhas das plantas insetívoras são discutidas nos parágrafos que se seguem. Os antofilos são a mais notável e surpreendente metamorfose folhear (*v.i.* pontos referentes à morfologia flor).

Bolbos e bolbilhos

Os **bolbos** são constituídos por um caule curto (**prato ou disco do bolbo**), geralmente vertical e de entrenós curtíssimos, capaz de emitir raízes adventícias muitas vezes contrácteis na base, constituído por **folhas carnudas de reserva**. As folhas de reserva podem (nas **folhas escamiformes de reserva**), ou não, estar reduzidas à bainha. Os **bolbilhos** são pequenos bolbos ou cormos destacáveis da planta mãe, diferenciados numa inflorescência (*e.g.*, *A. vineale* [Alliaceae]) ou na axila de folhas basais (*e.g.*, *A. sativum* «alho» e *Poa bulbosa* [Poaceae]) (Figura 114). Um bolbo contém um meristema apical auxiliado por um número variável de meristemas axilares.

Os bolbos podem ser interpretados como gemas dormentes de grande dimensão adaptadas à propagação vegetativa. Reconhecem-se três tipos de bolbos: (i) entunicados, (ii) escamosos e (iii) bolbos de bolbilhos (Figura 112, Figura 114). Os **bolbos entunicados** possuem um grande número de folhas carnudas de reserva perfeitamente sobrepostas, exteriormente envolvidas por uma ou mais folhas membranosas (**túnicas**). As folhas de reserva podem ser escamiformes (*e.g.*, cebola), ou possuírem uma



Figura 111. Heterofilia e dimorfismo foliar. Folhas A) juvenis e B) adultas de *Hederia helix* (Araliaceae) «hera». C) Eucalipto; *n.b.*, folhas juvenis ovadas e oposto-cruzadas, e folhas adultas alternas e falciformes, respetivamente, na base e no topo do ramo. [Fotos do autor].

base alargada de reserva prolongada num limbo mais ou menos longo nos chamados **falsos bolbos** (*e.g.*, *Amaryllis* [Amaryllidaceae] e nas variedades bulbosas de funcho). Caracterizam os **bolbos escamosos** folhas escamiformes carnudas imbricadas, *i.e.*, imperfeitamente sobrepostas, como as telhas de um telhado; *e.g.*, *Lilium candidum* (Liliaceae) «açucena». Os bolbos escamosos e entunicados diferenciam inflorescências terminais a partir da gema apical localizada no centro do bolbo, ou inflorescências laterais a partir de gemas inseridas na axilas de folhas carnudas.

Nas espécies bulbosas perenes, a renovação dos bolbos entunicados e escamosos faz-se anualmente através da diferenciação de um bolbo-filho na extremidade do bolbo-mãe (**bolbos monopodiais**), ou de novos bolbos a partir de gemas situadas na axila de folhas carnudas ou das túnicas (**bolbos simpodiais**). Nas bulbosas bienais ciclo de vida é muito distinto. Concretizemos tomando como exemplo uma aliácea bem conhecida: a cebola. A cebola propaga-se por semente. Nas regiões com uma estação fria, semeia-se em viveiro no final do outono ou no inverno. Na primavera, numa data regulada pelos riscos de geadas, levantam-se as plântulas (cebolo) para transplantar em local definitivo. Os bolbos param de crescer 3-5 meses depois, entram dormência e podem ser colhidos. A genética, a rega e a chuva têm um importante papel



Figura 113. Metamorfoses da folha. A) Folhas carnudas, equifaciais e cilíndricas de *Sedum hirsutum* (Crassulaceae). B) Gavinhas foliares de *Vicia angustifolia* (Fabaceae). C) Filódios de *Acacia melanoxylon* (Fabaceae, Mimosoideae). D) Armadilha escorregadia de *Nepenthes x ventrata* (Nepenthaceae). [Fotos do autor].

neste processo. Está concluído o primeiro ano do ciclo biológico da cebola. Temperaturas muito altas ou muito baixas mantêm os bolbos em dormência, no campo ou em armazém (Meidema 1994). Quanto mais espessa a túnica e mais tardia a variedade mais profunda e duradoura a dormência dos bolbos. Nos bolbos que permanecem no solo, a reativação das gemas e a desmobilização das reservas acumuladas nas folhas carnudas depende da humidade e da temperatura durante período frio. Consoante as variedades e as condições ambientais, as cebolas grelam (emitem folhas) entre as primeiras chuvas outonais e o final do inverno. Ao longo da segunda estação de crescimento é produzido um escapo com uma umbela de flores. As cebolas frutificam e senescem com a chegada da

Quadro 20. Metamorfoses mais frequentes da folha.

Tipo	Descrição/ Exemplos
Filódios	Folhas reduzidas a um pecíolo (e.g., <i>Asparagus</i> [Asparagaceae] «espargos») ou a um ráquis (e.g., <i>Acacia</i> [Fabaceae] «acácias») dilatado e achatado, semelhante a um limbo foliar; a presença de meristemas axilares comprova a natureza foliar dos filódios; geralmente os filódios são uma adaptação à secura. Em muitas <i>Acacia</i> observam-se ramos com filódios, folhas recompostas e folhas de morfologia intermédia, com um filódio encimado por uma ou mais pínulas (" Divisão ou composição da folha ").
Folhas gordas (= carnudas)	Folhas espessas, ricas em água, frequentemente de contorno arredondado; representam, geralmente, adaptações à secura. E.g., folhas de muitas crassuláceas, aizoáceas e portulacáceas (Figura 113-A).
Bolbos e bolbilhos	Vd. texto.
Espinhos	As folhas podem estar reduzidas a espinhos – espinhos foliares – de origem peciolar ou estipular (" Espinhos "); os espinhos têm uma ontogénese distinta das emergências espinhosas dispersas na margem ou no limbo das folhas epinescentes (" Emergências "). Os espinhos das <i>Cactaceae</i> são o melhor exemplo.
Gavinhas foliares	Folhas modificadas adaptadas a envolver ramos ou outros tipos de suporte; presentes em muitas lianas. As gavinhas de origem foliar podem resultar da modificação do limbo de uma folha simples, de um ou mais folíolos de uma folha composta (e.g., <i>Vicia</i> [Fabaceae] «ervilhacas»), ou muito raramente, de estípulas (e.g., <i>Smilax</i> [Smilacaceae]).
Armadilhas de origem foliar	Vd. texto.
Folhas absorventes	Os 'pteridófitos' aquáticos do género <i>Salvinia</i> (<i>Salvinia</i> -ceae) diferenciam folhas filiformes cobertas de pêlos que desempenham a função absorvente das raízes.

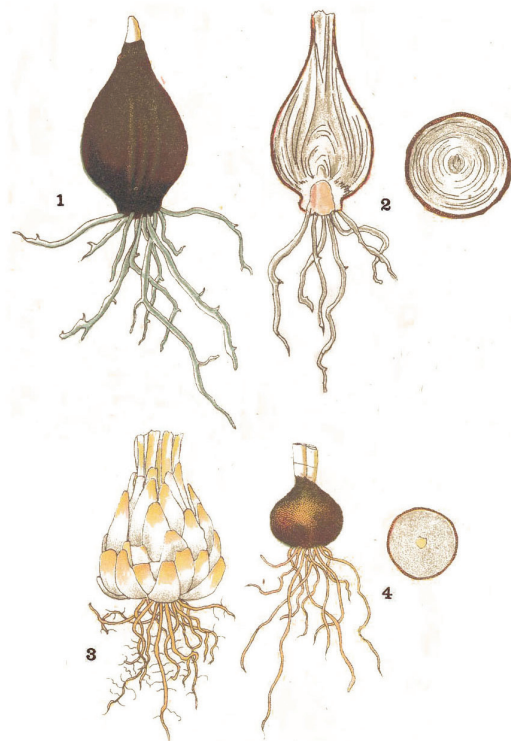


Figura 112. Bolbo e corno: 1 – bolbo entunicado (corte longitudinal), n.b., bolbo envolvido por folhas escamosas e raízes adventícias fasciculadas inseridas no prato do bolbo; 2 – bolbo entunicado (cortes longitudinal e transversal); n.b. prato do bolbo e folhas carnudas; 3 – bolbo escamoso; 4 – corno (= bolbo sólido, vd. Quadro 12). [Coutinho (1898)].

estação quente. O ciclo reinicia-se novamente por semente. As sementes expostas aos calores do verão dão origem a bolbos; as plantas armazenadas a temperaturas muito baixas sofrem um processo de vernalização e florescem na primavera, curto-circuitando a fase de bolbo ("[Indução, iniciação e diferenciação florais](#)").

A cabeça-de-alho (*A. sativum*, *Alliaceae*) corresponde a um terceiro tipo de bolbo para o qual proponho a designação **bolbo de bolbilhos** (Figura 114-A). Os bolbilhos (dentes de alho) são constituídos, de fora para dentro, por uma folha externa membranosa (túnica que corresponde a um perfilho), que reveste uma espessa folha carnuda tubulosa, no interior da qual se abrigam uma folha parcialmente desenvolvida e 3-4 esboços foliares não carnudos, dispostos em torno de um meristema apical. Os bolbilhos desenvolvem-se na axila das bainhas dos nomófilos do alhos; cada nomófilo axila 1-7 bolbilhos (Kothari *et al.* 1983). Na base dos bolbilhos ocorre uma zona de abscisão que facilita a fragmentação dos bolbilhos. O *A. neapolitanum* (= *Nothoscordum inodorum*) «alho-falso» repete aproximadamente a mesma morfologia. Há milhares de anos, desde que foi domesticado nas estepes asiáticas a partir de um ancestral ainda desconhecido, que o alho é cultivado como uma cultura anual e propagado vegetativamente por bolbilhos. A sementeira geralmente faz-se em pleno inverno para escapar à competição pelas infestantes.

Os bolbos e os bolbilhos desempenham duas funções: (i) reprodução e (ii) reserva de energia, água e nutrientes. A separação dos bolbos-filho e dos bolbilhos da planta mãe é uma forma de reprodução assexuada ("[Multiplicação vegetativa](#)"). As reservas têm um grande valor adaptativo em climas com uma estação seca muito longa (*e.g.*, clima mediterrânico ou tropical com estação seca) ou em habitats onde seja vantajoso produzir flores e folhas muito cedo (*e.g.*, antes do abrolhamento das árvores nos bosques caducifólios ou antes do encanamento das gramíneas nos prados). Nestes ambientes, as reservas dos bolbos antecipam a acumulação de biomassa e o crescimento no arranque da estação favorável ao crescimento das plantas. As espécies bulbosas podem então cumprir o seu ciclo fenológico antes das plantas mais competitivas. Tanto os bolbos como os bolbilhos são mais frequentes nas monocotiledóneas. Os rizomas, os cormos e as raízes tuberosas desempenham funções análogas aos bolbos.

Armadilhas de origem foliar e caulinar

As plantas ditas carnívoras servem-se de armadilhas de origem foliar, mais raramente caulinar, para capturar insetos ou pequenos organismos multicelulares. A carnivoría é entendida como uma adaptação a habitats pobres em nutrientes; *e.g.*, turfeiras. Os principais tipos de armadilhas estão descritos no [Quadro 21](#).



Figura 114. Bolbilhos. A) *Allium sativum* (*Alliaceae*) «alho»: a) corte transversal de um bolbo-de-bolbilhos; b) corte longitudinal de um bolbilho, *n.b.* prato do bolbilho e gema envolvida por esboços de folhas; c) corte transversal de um bolbilho a evidenciar folha carnuda cilíndrica. B) Bolbilhos de *Poa bulbosa* (*Poaceae*): resultam do engrossamento da parte basal das bainhas das folhas; o conjunto pode ser interpretado como um bolbo laxo de bolbilhos. [Fotos do autor].

Quadro 21. Tipos de armadilhas das plantas carnívoras.

Tipo	Exemplos
Armadilhas pegajosas ou adesivas	Os géneros indígenas de Portugal <i>Drosophyllum</i> (<i>Drosophyllaceae</i>) «erva-pinheira-orvalhada» e <i>Drosera</i> (<i>Droseraceae</i>) têm pelos glandulosos pegajosos (Figura 28-B); em <i>Pinguicula</i> (<i>Lentibulariaceae</i>) todas a superfície das folhas é pegajosa.
Armadilhas articuladas	<i>Dionaea muscipula</i> (<i>Droseraceae</i>), uma carnívora norte-americana.
Armadilhas escorregadias	Géneros extra-europeus <i>Sarracenia</i> (<i>Sarraceniaceae</i>) e <i>Nepenthes</i> (<i>Nepenthaceae</i>) (Figura 115-A).
Armadilhas por sucção	<i>Utricularia</i> (<i>Utriculariaceae</i>), um género cosmopolita presente em Portugal continental (Figura 115-B).



Figura 115. Armadilhas das plantas carnívoras. A) Armadilha escorregadia de *Nepenthes x ventrata* (*Nepenthaceae*); *n.b.*, parte distal da folha metamorfozada num armadilha escorregadia em forma de jarra (ascídeo) com uma tampa que evita a entrada da água da chuva e a diluição do conteúdo. B) Armadilhas por sucção (utrículos) de origem caulinar da planta aquática *Utricularia australis* (*Utriculariaceae*); utrículos com ca. 3,5 mm de diâmetro. [A] Foto do autor; [B] Cortesia de Miguel Porto, Flora-On].

6. INFLORESCÊNCIA

DEFINIÇÃO E CONSTITUIÇÃO DA INFLORESCÊNCIA

Definição de 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 um dos tópicos mais difíceis e conflituosos da organografia vegetal (Prenner *et al.* 2009, Claßen-Bockhoff & Bull-Hereñu 2013). As dificuldades em torno da arquitetura das inflorescências vão para além da inconsistência terminológica: muitas inflorescências são *per se* difíceis de interpretar ou não estão ainda suficientemente compreendidas para serem enquadráveis nos tipos definidos na bibliografia. Para escapar a estas dificuldades, as Floras e monografias evitam, muitas vezes, qualificar as inflorescências, ficando-se por descrições vagas do tipo “inflorescência racemosa” (afim do cacho) ou “inflorescência corimbiforme” (semelhante a um corimbo).

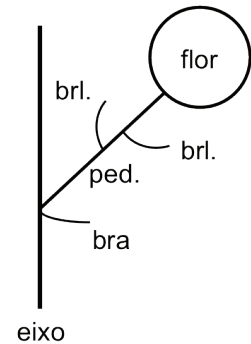
A aproximação à inflorescência adoptada neste texto tem objetivos mais pedagógicos do que científicos. Tem como ponto de partida uma leitura do livro clássico de Weberling (1992) o qual, por sua vez, se baseia na abordagem tipológica da inflorescência pugnada pelo morfologista alemão Wilhelm Troll [1897-1978].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

Constituição da inflorescência

Nos tipos mais complexos de inflorescência reconhecem-se os seguintes componentes (Figura 116):

- **Eixo** – troço de caule onde se inserem as flores ou as ramificações de uma inflorescência;
- **Pedúnculo** – porção de caule que sustenta uma flor

Figura 116. Componentes da inflorescência. Legenda: bra. - bráctea, brl. - bractéola, ped. - pedicelo. [Original]



solitária (inflorescência solitária) ou uma inflorescência grupada (*v.i.*);

- **Bráctea** – hipsofilo que axila um eixo ou uma flor;
- **Bractéolas** – 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 bem definido este pode ser designado por **ráquis**^[63]. Nas inflorescências ramificadas (inflorescências compostas, *v.i.*) identificam-se um ou mais eixos primários e secundários e, eventualmente, eixos de ordem superior à segunda.

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) então o mesmo acontece 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. 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 das inflorescências. As brácteas podem ser semelhantes aos nomofilos, outras são muito grandes ou então reduzidas a pequenas escamas ou espinhos, sendo possíveis todo o tipo de morfologias intermédias. Alguns tipos de brácteas, ou de estruturas bracteolares, merecem uma designação especial (Quadro 22, Figura 117). As glumas e glumelas que compõem as espiguetas das gramíneas são também brácteas ("[Inflorescências das gramíneas](#)").

[63] O termo de ráquis tem vários significados em botânica: foi anteriormente aplicado às folhas compostas.

Quadro 22. Alguns tipos particulares de brácteas e estruturas bracteolares

Tipo	Descrição
Brácteas	
Brácteas florais	Brácteas em cuja axila se insere uma flor, pedicelada ou não; tipo mais frequente de brácteas.
Brácteas involu-crais	Brácteas verticiladas que envolvem uma ou mais flores, ou, uma ou mais ramificações da inflorescência, geralmente sem as axilarem de forma evidente. Brácteas que revestem exteriormente os capítulos das <i>Asteraceae</i> e as umbelas das <i>Apiaceae</i> .
Espata	Bráctea de grandes dimensões, frequentemente colorida e vistosa, que envolve certas inflorescências. Surgem solitárias, e.g., <i>Araceae</i> «família do jarro» (Figura 118-E) e <i>Arecaeae</i> «palmeiras», ou aos pares, e.g., gen. <i>Allium</i> (<i>Alliaceae</i>) «alhos».
Estruturas bracteolares	
Cúpula	Estrutura bracteolar característica da família <i>Fagaceae</i> ; 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 117-C,D).
Epicalíce	Pequeno grupo de bractéolas, livres ou concrecentes, localizado na base do cálice diferenciando como que um segundo cálice. Frequente em muitas <i>Malvaceae</i> e em várias <i>Rosaceae</i> (e.g., <i>Fragaria</i> «morangueiros») (Figura 117-A).
Involú-cro	Conjunto de brácteas involu-crais que nas asteráceas revestem exteriormente um capítulo; nas umbelíferas o conjunto de brácteas situado na base de uma umbela composta (Figura 117-B).

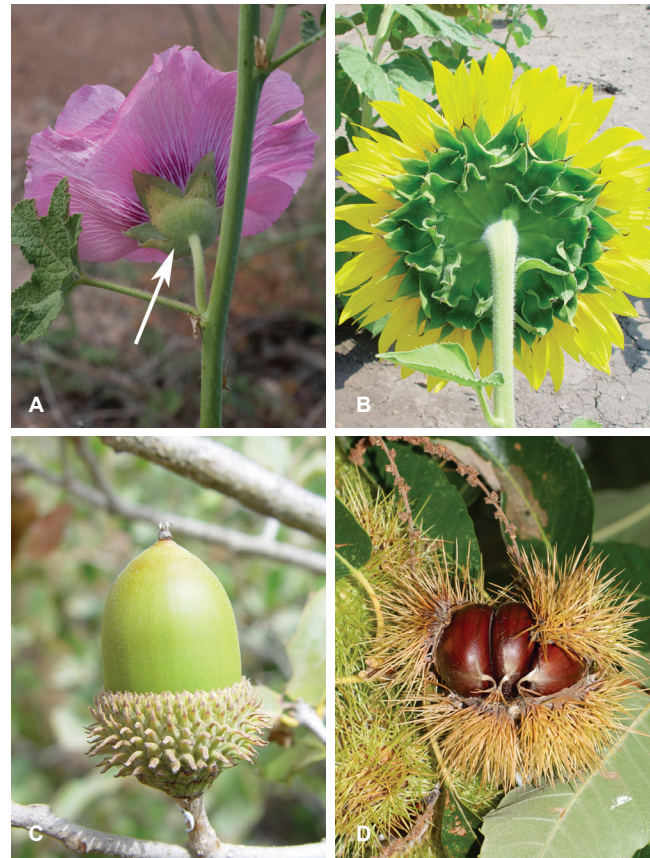


Figura 117. Brácteas e estruturas bracteolares. A) Bractéolas organizadas num epicálíce em *Alcea rosea* (*Malvaceae*) «malvaísc». B) Involúcro em *Helianthus annuus* (*Asteraceae*) «girasso». C) Cúpula em *Quercus coccifera* (*Fagaceae*) «carrasco». D) Cúpula (ouriço) de *Castanea sativa* (*Fagaceae*) com três frutos «castanheiro».

Proteger os meristemas que dão origem às ramificações da inflorescência ou às flores é a função primordial das brácteas. A *Euphorbia pulcherrima* (*Euphorbiaceae*) «poinsétia» e as *Bougainvillea* (*Nyctaginaceae*) têm brácteas de grande dimensão e cores berrantes para atrair polinizadores. Na frutificação, as brácteas podem envolver e proteger os frutos (e.g., *Fagaceae*, *Corylus avellana* [*Betulaceae*] «aveleira» e *Zea mays* [Poaceae] «milho-graúdo»), ou facilitar a sua dispersão (e.g., brácteas com ganchos de *Arctium minus* [*Asteraceae*]). As brácteas escamiformes serão, muitas vezes, caracteres não funcionais, i.e., resíduos evolutivos sem uma função atual evidente.

As bractéolas são profilos (Prenner *et al.* 2009) por isso, quando presentes, são solitárias nas monocotiledóneas e nas dicotiledóneas basais e, geralmente, duas nas eudicotiledóneas. As bractéolas axilam um meristema que pode a qualquer momento ser ativado, convertendo-se, então, as bractéolas em brácteas. Nas inflorescências cimosas, uma bractéola de cuja axila emirja um eixo é, em simultâneo, uma bractéola em relação ao eixo onde se inserem, e uma bráctea em relação ao eixo axilado (Figura 118-J).

TIPOS DE INFLORESCÊNCIA

Crítérios de classificação das inflorescências

Consoante o número de flores, as inflorescências são (i) **solitárias** quando constituídas por uma única flor (e.g., *Magnolia*, *Magnoliaceae*), ou (ii) **grupadas** se possuem duas ou mais flores. Ao longo deste texto, o termo inflorescência refere-se, por omissão, apenas às inflorescências grupadas.

As inflorescências são classificadas de acordo com os critérios explicitados no Quadro 23. Em seguida discuto as inflorescências simples e as inflorescências compostas *per se*, e dentro destas alguns tipos especializados. A Chave dicotómica 3 é um resumo dos dois próximos pontos.

Inflorescências simples determinadas e indeterminadas

Tradicionalmente, as inflorescências grupadas simples dividem-se de acordo com o modelo de alongamento/ramificação ("Alongamento rameal") em dois grandes grupos: (i) inflorescências determinadas e (ii) indeterminadas

(Quadro 24, Figura 118, Figura 119). 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) localizadas abaixo da primeira flor emerge uma nova flor. Este processo repete-se duas ou mais vezes nas inflorescências definidas compostas. Nas inflorescências definidas todos os eixos terminam numa flor e a ramificação é de tipo 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 cachos e espigas) ou de fora para dentro (característica observável nos capítulos); o alongamento/ramificação é de tipo monopodial.

Nos cachos e corimbos fechados (Figura 122), o meristema da inflorescência é de início indeterminado extinguindo-se numa flor no final da diferenciação da inflorescência. Trata-se de uma condição intermédia entre as inflorescências determinadas e indeterminadas. Dois exemplos. A macieira e da 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. A inflorescência da videira e a panícula de espiguetas das gramíneas são cachos fechados de cachos fechados (*v.i.*).

Inflorescências compostas

Para Troll (1964) as **inflorescências simples** têm apenas um eixo de primeira ordem; as **inflorescências compostas** envolvem eixos de segunda ordem ou de ordem superior^[64]. Nas inflorescências compostas constituídas por **inflorescências parciais** evidentes, a inflorescência, no seu todo, designa-se 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^[65]) ou não (*e.g.*, cacho de espigas e corimbo de capítulos) (Quadro 25, Figura 120, Figura 123). A complexidade das inflorescências compostas é por vezes notável (Figura 121). Mais; as inflorescências compostas podem envolver tipos determinados com tipos indeterminados de inflorescên-

[64] *N.b.*, os pedicelos das flores não são contabilizados como eixos.

[65] Dito de outra forma: umbela composta, cacho composto e dicásio composto.

Quadro 23. Tipologia de inflorescências grupadas

Critério/tipo	Descrição
Determinação	
Inflorescências determinadas	Eixos culminados por uma flor; alongamento/ramificação simpodial.
Inflorescências indeterminadas	Eixos de crescimento indeterminado; alongamento/ramificação simpodial.
Ramificação	
Inflorescências simples	Inflorescências com flores sésseis ou pediceladas, diretamente inseridas num eixo não ramificado.
Inflorescências compostas	Inflorescências ramificadas, com ramos (eixos) secundários, por vezes de ordem superior (terciários, quaternários, etc.).
Posição nos caules	
Inflorescências axilares	Situadas numa posição lateral, na axila de uma folha.
Inflorescências terminais	Situadas na extremidade de um caule.
Presença de brácteas	
Inflorescências bracteadas	Inflorescências com brácteas; tipo mais frequente. Nas inflorescências folhosas as brácteas assemelham-se aos nomófilos e, por isso, são frequentemente confundidas com caules floríferos.
Inflorescências ebracteadas	Inflorescências sem brácteas.

Chave dicotômica 3. Inflorescências simples

1. Infl. com eixos culminados por flores	(Infl. determinadas) 2
- Infl. com eixos não culminados por flores	(Infl. indeterminadas) 4
2. Flores diretamente inseridas num eixo (Infl. determinadas simples) 3	
- Infl. com eixos secundários	Infl. determinadas compostas
3. Duas flores	Monocásio
- Mais de duas flores	Dicásio (2 flores) e pleiocásio (3 ou mais flores)
4. Flores diretamente inseridas num eixo (Infl. indeterminadas simples) 5	
- Infl. com eixos secundários	Infl. indeterminadas compostas
5. Flores sésseis	6
- Flores pediceladas	10
6. Inflorescência não alongada	Capítulo
- Inflorescência alongada	7
7. Flores delimitadas por glumelas	Espigueta
- Flores de outro modo	8
8. Inflorescência laxa, de eixo visível e com flores com perianto	Espiga
- Inflorescência densa, com o eixo coberto de flores	9
9. Inflorescência ereta, com flores dos dois sexos; eixo carnudo	Espádice
- Inflor. pêndula, flores nuas e unissexuais; eixo não carnudo	Amento
10. Inflorescência alongada	Cacho
- Infl. não alongada, flores num plano perpendicular ao eixo	11
11. Pedicelos inseridos no mesmo ponto	Umbela
- Inserção dos pedicelos dispersa ao longo do eixo	Corimbo

cia, como é o caso do tirso e da panícula de espiguetas. Nas inflorescências compostas, os eixos de ordem superior são, tendencialmente, alternos ou opostos, respetivamente, nas plantas de filotaxia alterna ou oposta.

Quadro 24. Tipos de inflorescências grupadas simples.

Tipo	Descrição e exemplos (Figura 118, Figura 119)
Indeterminadas	
Cacho	Flores pediceladas inseridas ao longo de um eixo. Os amentos (= amentilhos) são cachos pêndulos constituídos por flores unissexuais nuas (e.g., <i>Salix</i> [Salicaceae] «salgueiros») ou de perianto sepaloide (e.g., <i>Quercus</i> [Fagaceae]), característicos de plantas polinizadas pelo vento (anemófilas).
Espiga	Flores sésseis inseridas ao longo de um eixo; e.g., <i>Brassica oleracea</i> (Brassicaceae) «couves». O espádice é uma espiga de eixo carnudo, geralmente revestido por flores pequenas e pouco vistosas, envolvido por uma espata, característico da fam. <i>Araceae</i> . A espigueta – a inflorescência das <i>Poaceae</i> – é um subtipo de espiga.
Corimbo	Tipo particular de cacho com as flores mais ou menos dispostas num plano perpendicular ao eixo, embora os pedicelos partam de pontos diversos do eixo da inflorescência; e.g., <i>Crataegus monogyna</i> (Rosaceae).
Capítulo	Inflorescência achatada, côncava ou convexa, raramente mais ou menos globosa, com flores geralmente sésseis, inseridas num receptáculo capitular que corresponde ao eixo primário da inflorescência; receptáculo capitular revestido exteriormente por um número variável de brácteas (brácteas involucrais).
Umbela	Pedicelos das flores inseridos num mesmo ponto, frequentemente algo dilatado e com um verticilo de brácteas (involúcro); e.g., <i>Allium</i> (Alliaceae).
Determinadas	
Unípara (= monocásio)	Apenas uma flor (de segunda ordem) inserida sob a flor terminal (de primeira ordem); comum em <i>Iris</i> (Iridaceae).
Bípara (= dicásio)	Dois flores opostas sob a flor terminal; frequente em muitas <i>Caryophyllaceae</i> .
Múltipara (= pleiocásio)	Mais de duas flores verticiladas sob a flor terminal.

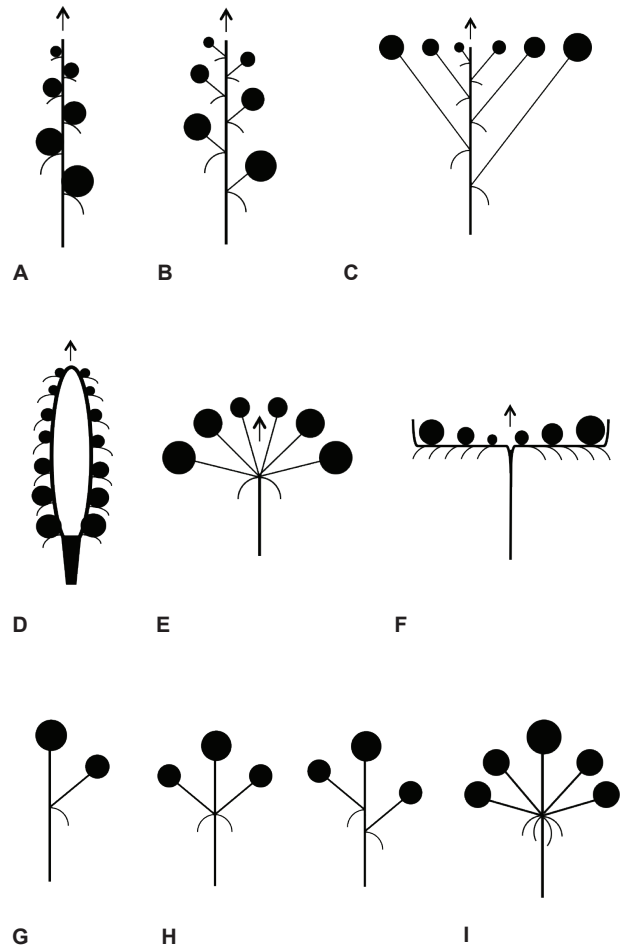


Figura 119. Representação esquemática de inflorescências grupadas simples. Inflorescências indeterminadas: A) espiga; B) cacho; C) corimbo; D) espádice; E) umbela; F) capítulo. **Inflorescências determinadas:** G) monocásio; H) dicásio numa planta de folhas alternas (à esquerda) e de folhas opostas (à direita); I) pleiocásio. Setas a negro – crescimento indeterminado. [Originais].

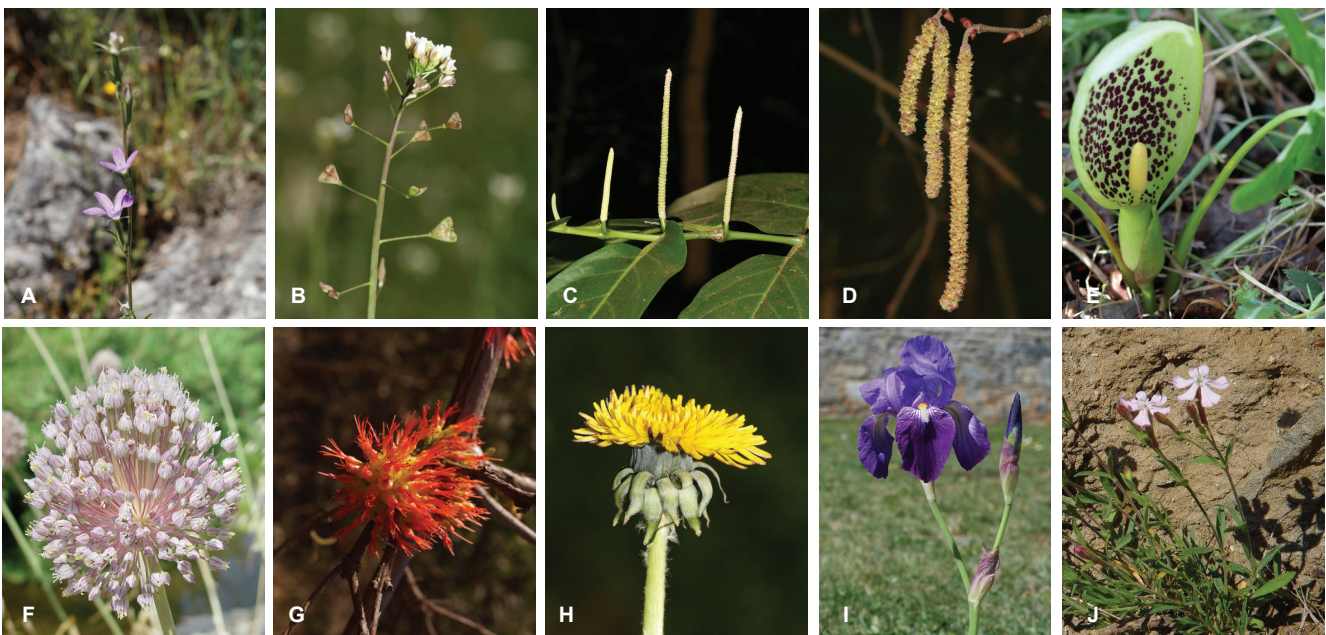


Figura 118. Inflorescências simples. Indeterminadas: A) cacho (*Legousia scabra*, Campanulaceae); B) cacho (*Capsella bursa-pastoris*, Brassicaceae); C) espiga (*Piper* sp., Piperaceae); D) amento (*Coryllus avellana*, Betulaceae); E) espádice protegido por uma espata (*Arum italicum*, Araceae); F) umbela (*Allium ampeloprasum*, Alliaceae); G) capítulo (*Combretum lecardii*, Combretaceae) (Guiné-Bissau), H) capítulo (*Taraxacum* sp., Asteraceae), n.b., brácteas involucrais a envolver o capítulo. **Determinadas:** I) monocásio (*Iris germanica*, Iridaceae); J) dicásio (*Silene boryi* subsp. *duriensis*, Caryophyllaceae). [C] Goiás, Brasil; G) Guiné Bissau; restantes fotos provenientes de Portugal continental; fotos do autor].

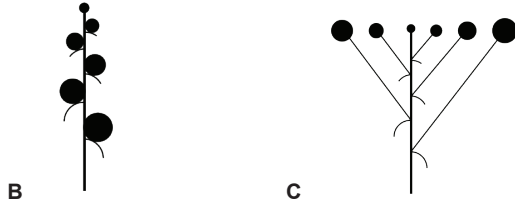


Figura 122. Inflorescências indeterminadas fechadas. A) Cacho fechado de *Pyrus communis* (*Rosaceae*) «pereira». N.b., flor terminal por abrir. Cachos (B) e corimbos fechados (C). [Originais].

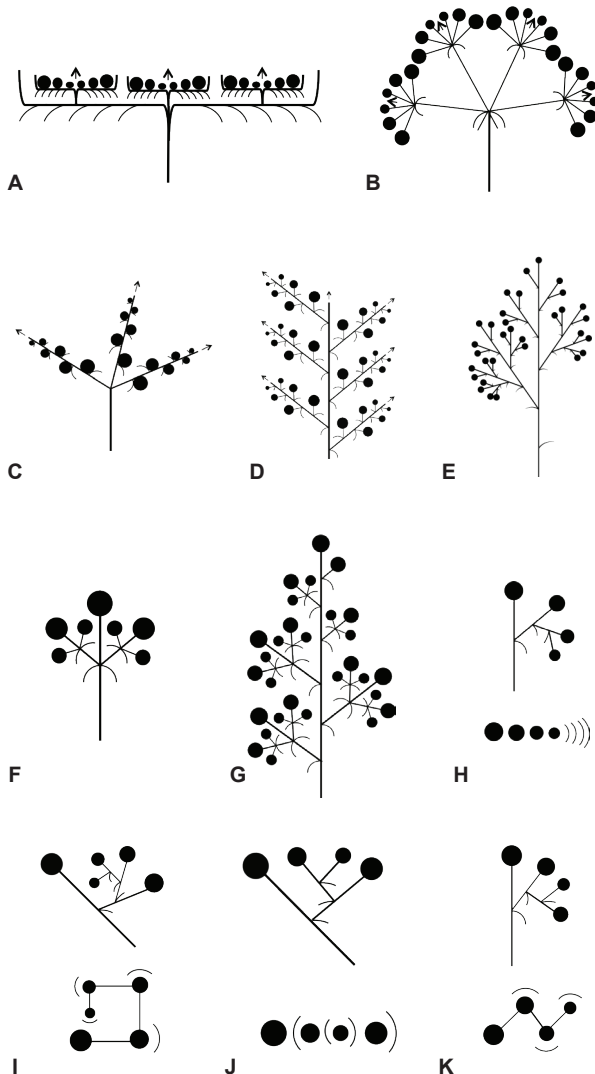


Figura 120. Representação esquemática de inflorescências compostas. A) Capítulo composto. B) Umbela composta. C) Umbela de espigas. D) Cacho de cachos (cacho composto). E) Panícula. F) Dicásio composto. G) Tirso. H) Cimeira helicóide tipo drepânio. I) Cimeira helicóide tipo bóstrix. J) Cimeira escorpióide tipo ripídio. K) Cimeira escorpióide tipo cíncino. Nas figuras H a K projeção num plano vertical em cima, e projeção num plano horizontal em baixo. Seta a negro – crescimento indeterminado. [E] Prusinkiewicz & Lindenmayer (2004); restantes originais.

Quadro 25. Tipos maiores de inflorescências grupadas compostas

Tipo	Descrição/exemplos (Figura 120, Figura 123)
Tipos mais frequentes	
Espiga de espigas	Sinflorescência e inflorescências parciais tipo espiga; e.g., inflorescência masculina do milho-graúdo.
Cacho composto	Cacho de cachos. A panícula é um tipo particular de cacho composto, frequente nas poáceas, de forma piramidal, mais ramificado na base do que no topo, no qual o eixo principal e os eixos das inflorescências parciais terminam numa flor, i.e., são fechados.
Umbela composta	Sinflorescência e inflorescências parciais tipo umbela; característica da família das umbelíferas.
Umbela de espigas	Inflorescências parciais tipo espiga organizadas numa umbela; e.g., grama (<i>Cynodon dactylon</i> , <i>Poaceae</i>) com uma umbela de 3-4 espigas.
Dicásio composto	Sinflorescência e inflorescências parciais tipo dicásio; frequente na família das cariofiláceas.
Monocásio composto	Sinflorescência e inflorescências parciais tipo monocásio.
Tirso	Cacho de inflorescências cimosas tipo monocásio e/ou dicásio, simples ou compostos; o eixo principal pode terminar (tirso fechado) ou não (tirso aberto) numa flor; são também tirso as inflorescências em que só os eixos de terceira ordem são cimosos, como é o caso da inflorescência da videira-europeia.
Subtipos de monocásio composto	
Cimeiras helicóides	Cimeiras uníparas compostas com eixos consecutivos inseridos sempre na mesma posição (relativamente ao eixo anterior). Dois subtipos: i) bóstrix – eixos consecutivos inseridos sempre para a direita ou sempre para a esquerda, formando uma espiral em torno de um eixo imaginário da inflorescência; e.g., inflorescências parciais de <i>Hypericum perforatum</i> (<i>Hypericaceae</i>) «milfurada»; ii) drepânio (= cimeira falciforme) – eixos consecutivos dispostos num mesmo plano; brácteas, quando presentes, todas no mesmo lado da inflorescência; e.g., <i>Gladiolus</i> (<i>Iridaceae</i>) «gladiolos», <i>Crocasmia</i> (<i>Iridaceae</i>) e <i>Juncus bufonius</i> (<i>Juncaceae</i>).
Cimeiras escorpióides	Cimeiras uníparas compostas com eixos consecutivos de inserção alterna; brácteas, se presentes, alternas. Dois subtipos: i) ripídio (= cimeira flabeliforme) – eixos consecutivos inseridos, alternadamente, para a esquerda e para a direita no mesmo plano: e.g., <i>Canna</i> (<i>Cannaceae</i>) «canas» e <i>Iris</i> sp.pl. (<i>Iridaceae</i>) «lírios»; ii) cíncino – eixos consecutivos inseridos, alternadamente, para a esquerda e para a direita num zigzag tridimensional; e.g., característico de muitas <i>Boraginaceae</i> , e.g., <i>Myosotis</i> «miosótis» e inflorescências parciais de <i>Echium</i> «soagens».



Figura 121. Inflorescências compostas. Pleiocásio de ciatos de *Euphorbia piscatoria* (*Euphorbiaceae*), um endemismo das ilhas da Madeira Desertas. [Foto do autor].



Figura 123. Inflorescências compostas (cont.). A) Umbela composta (*Coriandrum sativum*, *Apiaceae*). B) Panícula de espiguetas (*Sorghum halepense*, *Poaceae*, GB). C) Dicásio composto (*Stelaria media*, *Caryophyllaceae*). D) Cimeira helicóide tipo drepânio (*Crococsmia x crocosmiiflora*, *Iridaceae*). E) Cimeira helicóide tipo bóstrix (*Hypericum perforatum*, *Hypericaceae*). F) Cimeira escorpióide tipo cíncino (*Heliotropium europaeum*, *Boraginaceae*). G) Cíncino (*Solanum lycopersicum*, *Solanaceae*). H) Tirso (*Lagerstroemia indica*, *Lythraceae*).

Quadro 26. Tipos especializados de inflorescências.

Tipo	Descrição
Glomérulo	Inflorescência cimosa, multiflora, muito contraída (com os eixos da inflorescência e os pedicelos muito pequenos), frequentemente globosa ou subglobosa. Comum em algumas famílias de flores muito pequenas e inconspícuas (e.g., <i>Amaranthaceae</i>).
Verticilastro	Inflorescência cimosa, multiflora, mais ou menos contraída, axiladas por um par de brácteas opostas, com um aspeto verticilado (assemelham-se a um anel de flores em torno de um eixo). Inflorescência característica das <i>Lamiaceae</i> . Normalmente estão organizados em sinflorescências do tipo cacho (cachos de verticilastros).
Ciatio	O ciatio assemelha-se a uma flor hermafrodita; é constituído por um involúcro em forma de taça, normalmente culminado por 1-5 glândulas nectaríferas, no interior do qual se encontra 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>).



Figura 124. Tipos especializados de inflorescências. A) Verticilastro (*Acinus alpinus*, *Lamiaceae*); n.b., flores inseridas na axila de uma bráctea. B) Glomérulos (*Chenopodium album*, *Amaranthaceae*); n.b., algumas flores em plena ântese, a maioria ainda em botão. C) Dicásio de ciatos de *Euphorbia tuckeyana* (*Euphorbiaceae*), um endemismo de CV; n.b., ciatio à esquerda com uma flor ♀ rodeada por flores ♂ nuas com um único estame, a emergirem de um involúcro emarginado por 3 glândulas nectaríferas amarelas; n.b., no ciatio central flores ♂ senescentes e ovário trilobular a evoluir num fruto imaturo. [Fotos do autor].

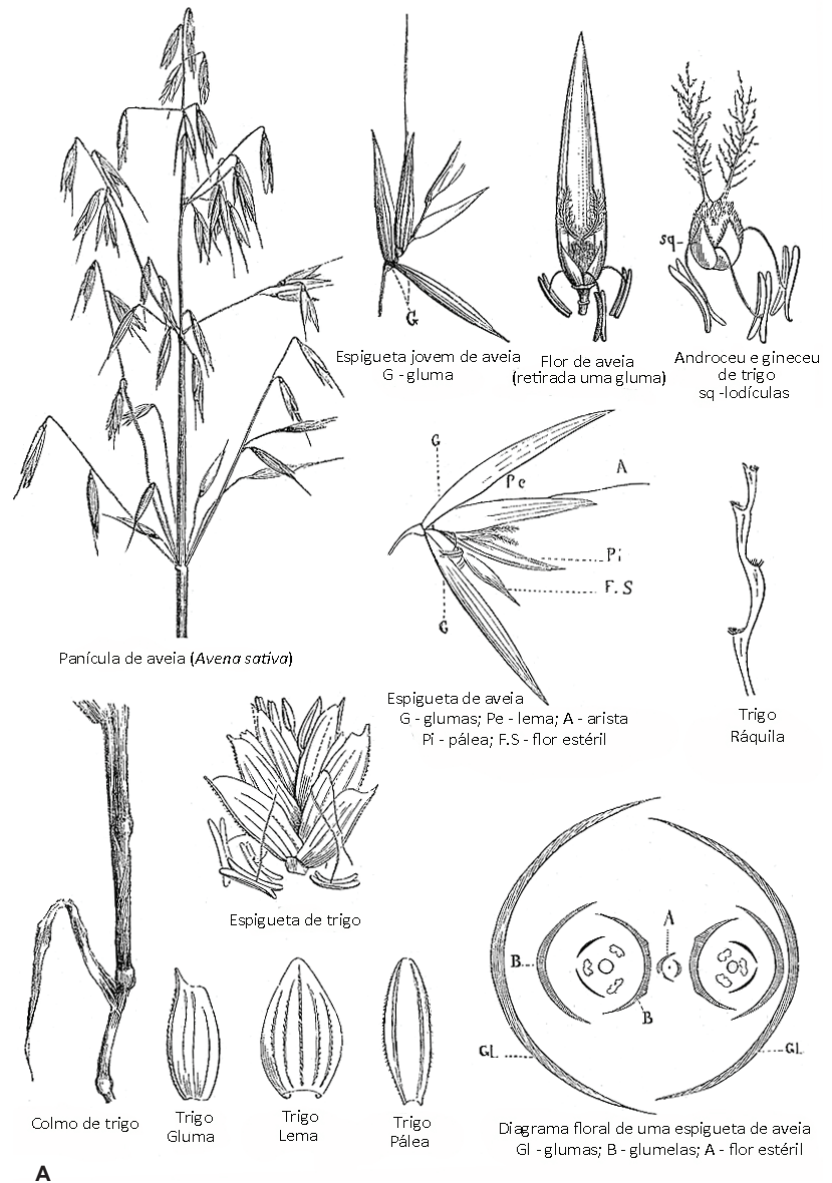
Tipos especializados de inflorescências

Na bibliografia estão descritos numerosos tipos de inflorescências especializadas. Três dos mais relevantes estão descritos no **Quadro 26**. As inflorescências das gramíneas são pormenorizadas em seguida.

Inflorescências das gramíneas

A inflorescência elementar das gramíneas chama-se **espiguetas** (Figura 125). 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. Cada espiguetas é delimitada inferiormente por duas **glumas** – **gluma inferior** e **gluma superior**. Secundariamente, pode existir uma única gluma, e.g., *Lolium* «azevéns». As glumas têm uma origem bracteolar e geralmente são escariosas, i.e., secas, membranáceas, um tanto firmes, de cores mortijas e algo translúcidas. As glumas e as flores inserem-se alternadamente, e no mesmo plano, num pequeno eixo caulinar em zig-zag – a **ráquila**^[66]. O número de flores por espiguetas é muito variável; e.g., 1 em *Agrostis*, 2 em *Holcus*, 2-7 das quais 1-4 férteis no trigo-mole, e muitas em *Bromus* e *Festuca*. As flores das gramíneas não têm perianto (visível), são nuas. Cada flor é delimitada por duas peças bracteolares: a glumela inferior e a glumela superior ("A flor das gramíneas e das leguminosas"). 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 excepção). A **panícula de espiguetas** (e.g., *Avena* «avecias»), a **espiga de espiguetas**



A



B

Figura 125. Estrutura da espiguetas e da flor de Poaceae. A) Morfologia das estruturas reprodutivas da aveia e trigo-mole. **B)** Espiguetas de *Avena sterilis* já com sementes maduras; n.b., espiguetas com 2 flores férteis de lemas pilosas e longamente aristadas, e flor estéril localizada entre as duas flores férteis. [A] Adaptado de Le Maout & Decaisne (1868); B) foto do autor.

[66] As glumas e as flores repetem o modelo de inserção das folhas nos caules: alternam num mesmo plano, uma gluma ou uma flor por nó, formando duas fiadas ao longo da ráquila. Nos nós da ráquila providos de uma flor inserem-se duas estruturas: a gluma inferior e o eixo da flor por ela axilado.

tas (e.g., *Hordeum vulgare* «cevada», *Secale cereale* «centeio», *Triticum* «trigos» e *Zea mays* «milho-graúdo») 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 ramificações das inflorescências das gramíneas são sempre alternas. Nas panículas de *Avena*, e de muitos outros géneros, entrenós longos alternam com entrenós curtos formando-se pseudovercículos de ramificações, por torção dos entrenós por vezes orientadas para o mesmo lado. Os eixos das panículas, i.e., o ráquis (eixo principal) e os ramos (eixos secundários) da sinflorescência, são, geralmente, filiformes. Em *Z. mays* as cariopses surgem embebidas num eixo engrossado – o **carolo**.

Sexualidade à escala da inflorescência

As inflorescências podem apresentar diferentes combinações de flores hermafroditas, unissexuais e/ou estéreis, por sua vez agrupadas na base, no centro ou no topo da inflorescência. Existe uma vasta nomenclatura para designar cada uma das combinações possíveis que não cabe aqui desenvolver. Os amentos de *Castanea sativa* (*Fagaceae*) «castanheiro» ilustram bem esta complexidade. Pouco depois do abrolhamento formam-se amentos 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, glómérulos de flores ♀ na base (parte proximal do amento). Nas panículas da mangueira as flores da base são maioritariamente masculinas e as da extremidade hermafroditas.

PSEUDANTOS, PROLIFERAÇÃO TARDIA E METAMORFOSES

Os **pseudantos** são inflorescências que emulam flores. Geralmente resultam da agregação de flores pequenas em inflorescências compactas com a forma de uma flor. O capítulo das asteráceas é o exemplo mais óbvio. Em *Leontopodium* (*Asteraceae*) «edelweiss» ou em *Evax* (*Asteraceae*) diferenciou-se, inclusivamente, um pseudanto de capítulos (Figura 126-A). A completar a ilusão, alguns *Daucus* (*Apiaceae*) «cenouras-bravas» têm, a simular um pistilo, uma flor estéril saliente no centro de grande umbela composta plana, constituída por dezenas de pequenas flores brancas.



Figura 126. Pseudanto em **A)** *Evax carpetana* (*Asteraceae*), n.b. capítulo composto (capítulo de capítulos), assemelhando-se às folhas distais às flores liguladas de um capítulo. **Proliferação tardia** em **B)** *Lavandula stoechas* subsp. *luizieri* (*Lamiaceae*); n.b. brácteas estéreis na extremidade distal da inflorescência.

Nos géneros *Callistemon* «limpa-garrafas» (*Myrtaceae*) (Figura 142) e *Ananas* «ananas» (*Bromeliaceae*) o meristema apical cessa de produzir flores, ou ramos laterais com flores, e retorna à condição de meristema vegetativo. O mesmo acontece em *Lavandula* (*Lamiaceae*) com a produção de um escasso número de folhas modificadas coloridas, com a função de atrair polinizadores (Figura 126-B). Designam-se estes casos por **proliferação tardia** (Weberling 1992).

As inflorescências transformadas em gavinhas das *Pasifloraceae* «maracujazeiros» e *Vitaceae* «videiras» são dois belos exemplos de metamorfose da inflorescência.

7. FLOR

CICLO 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 **ciclo floral** (*flower cycle*). Primeiro os meristemas vegetativos voltam competentes para produzir flores ("[Indução, iniciação e diferenciação florais](#)"). A evidência de estruturas da inflorescência ou flores a nível meristemático marca o início da diferenciação floral. Na fase de **botão floral** são macroscopicamente visíveis flores por abrir (botões florais), involucradas pelo cálice, organizadas, ou não, em inflorescências. Concluída a diferenciação da flor acontece a **ântese** (= **floração**), *i.e.*, a abertura da flor ao exterior, geralmente através da deflexão de sépalos e pétalas. No decurso da ântese sucedem-se a deiscência das anteras, a polinização, a germinação dos grãos de pólen, o desenvolvimento do tubo polínico, a fecundação e 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 constante. Finda a ântese dá-se a **senescência da flor**; o perianto e os estames escurecem, perdem turgidez e morrem; geralmente ambas as estruturas acabam por tombar no solo. Está concluído o ciclo da flor.

O **ciclo reprodutivo** (*reproductive cycle*)^[67] compreende o ciclo floral mais os processos ocorridos ao nível da flor desde a fecundação até à dispersão da semente, e a germinação da semente. A fecundação é sucedida pela diferenciação da semente e do fruto. A diferenciação destas estruturas principia com um aumento do volume dos primórdios seminais fecundados e do ovário. Em condições óptimas, a *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*), a espécie de referência dos estudos de genética vegetal, produz flores 4-5 semanas após a germinação, e sementes maduras 3-4 semanas depois (Rivero *et al.* 2014). Em contrapartida, as variedades tardias de laranja são colhidas com mais de um ano na árvore, e a maturação dos frutos de alguns *Quercus* demora quase dois anos. Na maturação, o fruto para

[67] O conceito de ciclo de vida é substancialmente mais lato ("[Ciclos de vida das plantas de esporulação livre](#)").

de crescer e adquire o fenótipo (cor, forma, composição, etc.) que lhe é característico. A maior parte das sementes (sementes ortodoxas) perde água, adquire resistência à secura e entra em quiescência (suspensão do desenvolvimento). Consoante as espécies, os frutos libertam as sementes (frutos deiscentes) ou dispersam-se em conjunto com estas (frutos indeiscentes). Reunidas as condições internas (*e.g.*, quebra de dormência) e externas (condições ambientais adequadas), a semente germina e dá origem a uma nova planta. As plantas anuais (*e.g.*, cereais) e bienais (*e.g.*, cebola) vivenciam um único ciclo floral e um único ciclo reprodutivo; as plantas perenes vários (*e.g.*, árvores de fruto).

As estruturas envolvidas no ciclo reprodutivo das angiospérmicas são abordadas neste e no próximo capítulo ("[Fruto e semente](#)"). 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 Ciclos de vida](#)" – lhes é dedicada. O estudo das estruturas reprodutivas gimnospérmicas fica relegado para o ponto "[Ciclos de vida das plantas-terrestres](#)".

CONCEITO, ESTRUTURA E SEXUALIDADE DA FLOR

O que é uma flor?

A **flor** é ramo curto de crescimento determinado (braquiblasto), com entrenós muito curtos e folhas profundamente modificadas (metamorfoseadas), onde se consuma a reprodução sexuada nas angiospérmicas. Uma definição similar, um pouco mais complexa, considera a flor um eixo condensado de crescimento determinado, com órgãos produtores de esporos (micro e/ou megasporângios), rodeados ou não por órgãos laminares estéreis (perianto) (Rudall & Bateman 2011). Para generalizar estas definições ao registo fóssil é preciso adicionar um outro critério: a presença de carpelos, *i.e.*, de megasporófilos fechados. A hipótese de que a flor é um ramo modificado, e que todos os seus órgãos (excepto os primórdios seminais e o recetáculo) são folhas modificadas, foi postulada pelo polímata alemão Johann Wolfgang von Goethe [1749-1832], em 1790 (Classen-Bockhoff 2001).

A interação com os agentes polinização foi determinante na evolução e na forma da flor ("[Vetores e sistemas de polinização](#)"). Neste sentido, a flor pode ser entendida como uma adaptação à polinização. Neste e no próximo capítulo mostro que três outras causas deixaram marcas profundas na estrutura da flores atuais: as (i) vantagens evolutivas da alogamia, evidentes na evolução de múltiplas formas de hercogamia (*e.g.*, separação espacial de estigmas e anteras); a (ii) pressão de seleção exercida

por herbívoros e parasitas traduzidas, por exemplo, em várias soluções de proteção dos primórdios seminiais (*e.g.*, hipanto, ovário ínfero e fruto); e a (iii) evolução de mecanismos especializados de dispersão das sementes, dos quais a enorme diversidade dos frutos das angiospérmicas é a melhor prova.

Estrutura da flor

A **flor completa** tem quatro componentes (Figura 129):

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

O recetáculo situa-se na parte proximal da flor e o gineceu, no seu extremo distal, sempre por cima dos estames. As flores completas têm os dois sexos funcionais são, portanto, **hermafroditas** (= **bissexuais**). O conceito de flor completa, à semelhança do conceito de folha completa, não envolve inferências evolutivas. A descrição das flores incompletas tendo por referência a flor completa é um mero artifício pedagógico.

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

- **Flor nua** – sem perianto;
- **Flor estéril** – não funcional, pela ausência de antófilos (estames e carpelos) ou pelo facto destes não serem funcionais;
- **Flor apétala** – sem pétalas;
- **Flor unissexual** – apenas um dos sexos funcional e



Figura 127. Flores incompletas. Flores unissexuais nuas masculinas (A) e femininas (B) de alfarrobeira. [Fotos do autor].

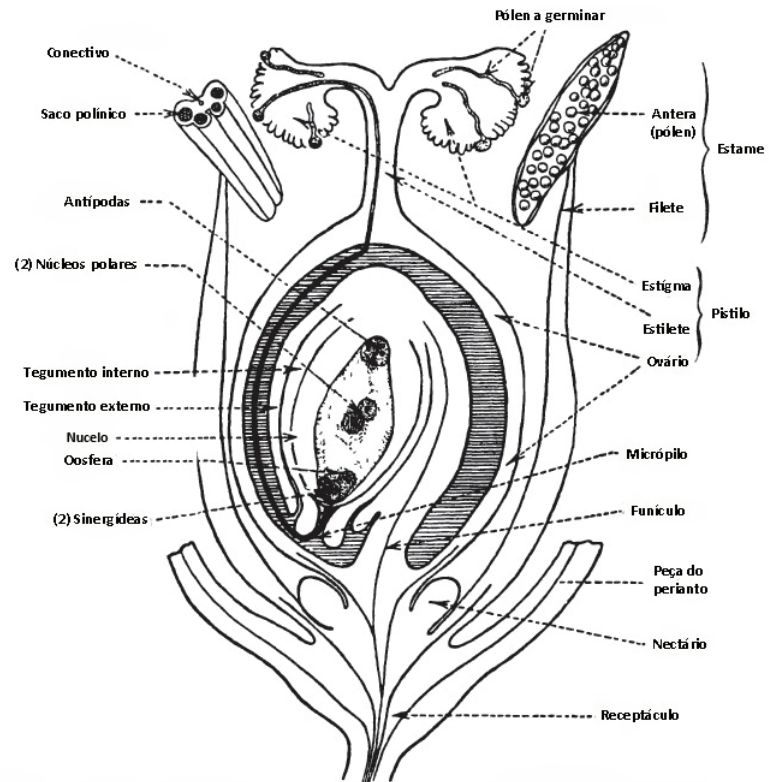


Figura 129. Constituição da flor. *N.b.*, representado um único verticilo periantal. [Adaptado de Sachs 1874].

peças do sexo não funcional ausentes ou morfologicamente muito modificadas; as flores unissexuais podem ser **pistiladas** (flores ♀) ou **estaminadas** (flor ♂) (Figura 127);

- **Flor séssil** – não possui pedúnculo (ou pedicelo), *i.e.*, insere-se diretamente num nó.

Expressão sexual

A expressão sexual (= sistemas sexuais) é discutida em profundidade no ponto "[Sistemas de reprodução](#)". Neste momento, ainda inicial, da exploração da flor apresento



Figura 128. Dioécia no kiwi. Flores femininas de kiwi. Os estames (estaminódios) produzem pólen estéril. [Cortesia de Jorge Costa].

os três sistemas sexuais mais simples: (i) **homoícia**, (ii) **monoícia** e (iii) **dioícia** (Quadro 41). As plantas de flores hermafroditas dizem-se **homoícas**. As **plantas monoícas** possuem flores exclusivamente unissexuadas, estando ambos os sexos presentes num mesmo indivíduo; *e.g.*, *Fagaceae* e *Betulaceae*. As **plantas dioícas** têm também flores unissexuadas, porém as flores ♂ e as ♀ ocorrem em indivíduos diferentes; *e.g.*, *Salix* (*Salicaceae*) «salgueiros», *Populus* (*Salicaceae*) «choupos», *Morus alba* (*Moraceae*) «amoreira-branca», *Ilex* (*Aquifoliaceae*) «azevinhos» e kiwi (Figura 128). As flores ♀ do kiwi produzem estames com pólen estéril (estaminódios, *v.i.*) com a função de recompensa alimentar para os polinizadores. Nas **flores funcionalmente unissexuais** – funcionalmente ♂ ou ♀ – observam-se estames e carpelos aparentemente funcionais, *i.e.*, de morfologia “normal”, porém, por mecanismos vários, apenas um dos sexos é funcional. Pela mesma ordem de razões podem-se utilizar as designações **planta funcionalmente monoíca** e **planta funcionalmente dioíca**.

FILOTAXIA E SIMETRIA

Filotaxia floral

Quanto à **filotaxia** as flores podem ser (i) acíclicas, (ii) hemicíclicas ou (iii) cíclicas. Nas **flores acíclicas**, as peças florais dispõem-se de forma alterna (uma por nó) e helicoidal; *e.g.*, *Nymphaea alba* (*Nymphaeaceae*) «nenúfar-branco» e *Magnolia* (*Magnoliaceae*) «magnólias» (Figura 130-A). Nas **flores hemicíclicas** (= filotaxia intermédia), parte das peças florais organiza-se em verticilos (duas ou mais peças por nó), as restantes são alternas helicoidais; *e.g.*, *Clematis* (*Ranunculaceae*) «clematides». Esta condição ocorre com alguma frequência porque as primeiras sépalas do cálice ou todo o cálice tendem a seguir a filotaxia das folhas caulinares. Por conseguinte, se os nomofilos forem alternos, o cálice é muitas vezes acíclico enquanto a corola é verticilada. Nas **flores cíclicas** (= de filotaxia verticilada), a condição mais frequente nas angiospérmicas, as peças florais aparecem organizadas em verticilos (duas ou mais por nó).

As flores hemicíclicas e cíclicas derivam de flores acíclicas (condição ancestral). As plantas de flores acíclicas (Figura 130-A) estão, por isso, concentradas nos grupos mais próximos da base da grande árvore filogenética das plantas-com-flor [Vol. II]. Ainda assim, as angiospérmicas basais, as magnoliídeas e as eudicotiledóneas basais, três grandes grupos muito antigos de angiospérmicas, apresentam uma filotaxia variável, desde flores acíclicas a flores cíclicas. As monocotiledóneas são sempre cíclicas (Endress 2010). As eudicotiledóneas são, genericamente, hemicíclicas ou cíclicas. Alguns grupos evoluídos de an-



Figura 130. Filotaxia acíclica primária em *Magnolia x soulangiana* (*Magnoliaceae*) (A) e secundária camaleira (B). N.b. gineceu apocárpico em (A). [Fotos do autor].

giospérmicas com flores acíclicas descendem de ancestrais de flores cíclicas: são **secundariamente acíclicas**; *e.g.*, *Theaceae* e *Paeoniaceae* (Figura 130-B).

O desenvolvimento de verticilos estáveis nas flores constituiu uma enorme aquisição evolutiva porque possibilitou *a posteriori* a concrecência de peças (*e.g.*, corola simpétala), a aderência de órgãos (*e.g.*, gineceu e androceu nas orquídeas e nas apocináceas) e a alterações na simetria da flor, com todas as vantagens que daí advieram (*e.g.*, interação com insetos polinizadores e proteção do ovário).

Simetria floral

A **simetria floral** é um dos caracteres de maior importância taxonómica nas plantas-com-flor. Uma tipologia da simetria da flor está explicitada no Quadro 27 e na Figura 131. Os tipos de simetria são aplicados à flor no seu todo, ao perianto (em particular à corola) ou, por vezes, ao androceu. 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 restantes peças da flor (Citerne *et al.* 2010). As quatro categorias de simetria da flor não são totalmente discretas na natureza falando-se, então, em

Quadro 27. Simetria da flor (Citerne et al. 2010)

Tipo	Descrição/exemplos (Figura 131)
Flor actinomórfica (= 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.
Flor zigomórfica (= flor monossimétrica)	Flor de simetria bilateral, <i>i.e.</i> , com um único plano de simetria; <i>e.g.</i> , grande parte das <i>Lamiaceae</i> e flores liguladas das compostas.
Flor bissimétrica	Flor com dois planos de simetria; <i>e.g.</i> , <i>Brassicaceae</i> pelo facto de ter estames didinâmicos e <i>Papaver rhoeas</i> (<i>Papaveraceae</i>) «papoila-comum» porque as pétalas externas são maiores do que as internas. São também bissimétricas as flores das oleáceas e begóniáceas.
Flor assimétrica	Flor sem planos de simetria; <i>e.g.</i> , <i>Canna</i> (<i>Cannaceae</i>) «canas», <i>Lonicera</i> (<i>Caprifoliaceae</i>) «madressilvas» e <i>Strelitzia reginae</i> (<i>Strelitziaceae</i>).

* Frequentemente o conceito de flor actinomórfica é alargado às flores bissimétricas.

** Em alternativa, flor actinomorfa. Também se usa a combinação “flor zigomorfa” em vez de “flor zigomórfica”.



Figura 131. Simetria da flor. A) Flor actinomórfica de *Calystegia soldanella* (*Convolvulaceae*). B) Flor bissimétrica *Papaver rhoeas* (*Papaveraceae*) «papoila-comum». C) Flor zigomórfica de *Gmelina arborea* (*Lamiaceae*). D) Flor assimétrica de *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica* (*Caprifoliaceae*) «madressilva». [C] Guiné-Bissau, fotos do autor].

flores quase actinomórficas ou ligeiramente zigomórficas, por exemplo.

A simetria da flor está relacionada com o sistema de polinização e o tipo vetor polínico ("[Vetores e sistemas de polinização](#)"). As flores actinomórficas entomófilas são pouco seletivas quanto aos insetos polinizadores, que acedem ao pólen vindos de qualquer direcção. A zigomorfa evoluiu, de forma independente, milhares de vezes a partir de flores actinomórficas – 38 famílias de angiospérmicas têm zigomórfica (Westerkamp & Classen-Bockhoff 2007). O sucesso da zigomorfa tem duas causas explicadas noutras partes deste livro: incremento da (i) polinização-cruzada e das (ii) taxas de especiação e diversificação (*vd.* Sargent 2004, Vol. II). *Taxa* muito diversos como as orquídeas, faboideas, lamiales ou compostas têm flores zigomórficas, facto consistente com a hipótese de que a zigomorfa aumenta as taxas de especiação. Os himenópteros são os polinizadores mais frequentes das flores zigomórficas. As flores assimétricas rareiam na natureza, facto que estará relacionado com a preferência dos insetos polinizadores por formas simétricas.

RECETÁCULO

O **recetáculo**^[68] (= eixo floral ou tálamo) é um braquiblasto, ou seja um caule muito curto, mais largo do que o pedicelo, de entrenós muito curtos, no qual se in-

[68] Recordo que o termo recetáculo é ainda utilizado para designar alguns tipos particulares de eixos de inflorescência, geralmente em forma de disco, taça ou copo, como acontece nas fam. *Euphorbiaceae*, *Moraceae* e *Asteraceae*.

serem as peças que constituem a flor. Do recetáculo divergem traços (feixes vasculares) a abastecer cada uma das peças da flor. As sépalas têm, geralmente, tantos feixes como as folhas. As pétalas e os estames apenas um. Os carpelos 1, 3 ou 5 feixes (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 e dar origem a diferentes estruturas. Por exemplo, o entrenó que separa a corola do androceu está alargado em muitas *Caryophyllaceae* constituindo um **antóforo** (Figura 225). Se este alongamento ocorre entre o androceu e o gineceu forma-se um **ginóforo**, como acontece na alcaparra. 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 análoga aos esporões corolinos e calicinais, oferecem recompensas em néctar a insetos polinizadores.

PERIANTO

Definição. Tipos e concrecência

Num sentido lato, constitui o perianto o conjunto dos antófilos estéreis. Quando presente, o perianto corresponde ao verticilo ou aos verticilos anteriores e mais externos da flor (Figura 133, Figura 132). 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 roseiras (*Rosa*, *Rosaceae*) com pétalas dobradas (as roseiras selvagens têm sempre 5 pétalas).

As flores **aclamídeas** (= flores nuas) não têm perianto. As flores com perianto dizem-se **clamídeas**. Reconhecem-se dois tipos de flores clamídeas cíclicas: (i) **haploclamídeas** e (ii) **diploclamídeas**, respetivamente com um ou dois verticilos periantais. As plantas diploclamídeas, por sua vez, repartem-se por dois tipos: (i) flores **homoclamídeas** têm peças periantais iguais, (ii) flores **heteroclamídeas** (= diclamídeas, de **perianto duplo**) possuem cálice e corola. Num sentido estrito, o termo perianto só deve ser aplicado a plantas heteroclamídeas. As flores de **perianto simples**^[69], *i.e.*, de perianto indiferenciado (com as peças todas iguais) têm **perigónio**, tal é o caso da maioria das flores acíclicas, e das flores haploclamídeas e homoclamídeas.

O perianto simples pode ser primário, ou resultar da perda evolutiva de sépalas ou pétalas (perianto simples secundário). A distinção destas três 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; a partir de tépalas, portanto. Raramente evoluíram de estaminódios em grupos que previamente haviam perdido as pétalas (*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.*, cameleira (Figura 130-B). O mesmo pode acontecer entre as sépalas e as pétalas. Algumas famílias de plantas apresentam mais de um verticilo corolino; *e.g.*, *Berberidaceae*.

A concrecência das peças dos verticilos periantais, *i.e.*, a união de tépalas, de sépalas ou de pétalas, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto, é um carácter de imenso interesse taxonómico. Admite-se que a concrecência das peças periantais reduz as perdas de néctar por evaporação, dificulta o acesso de parasitas e predadores ao néctar e ao ovário e seleciona polinizadores. A seleção de polinizadores tem, como veremos, assinaláveis vantagens ("**Autogamia facilitada**"). A evolução da simpetalia teve *a posteriori* duas outras consequências tremendas na evolução das plantas-com-flor: abriu caminho à zigomorfia e incrementou a probabilidade de se estabelecerem sistemas de co-evolução planta-polinizador (Citerne *et al.*

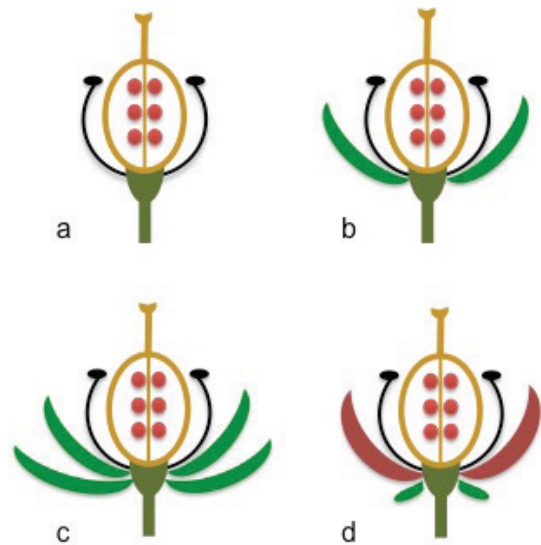


Figura 133. Representação diagramática dos tipos de perianto. A) Flor aclamídea. B) Flor haploclamídea. C) Flor homoclamídea. D) Flor diploclamídea. N.b. Sépalas e tépalas representadas a verde; pétalas a púrpura. [Original].

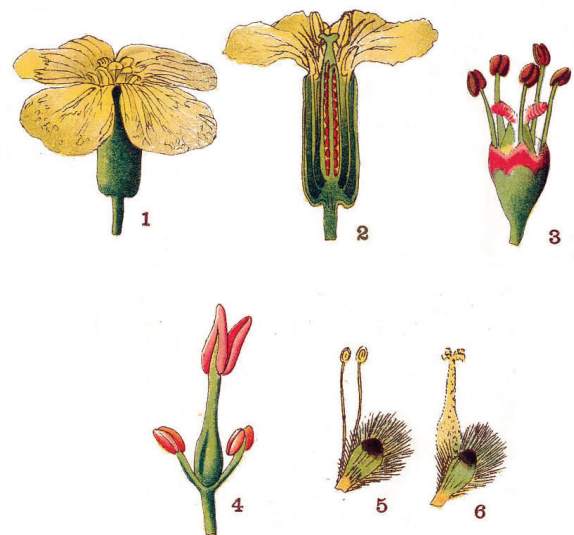


Figura 132. Tipos de perianto. 1. e 2. Flor heteroclamídea de *Erysimum cheirii* (*Brassicaceae*) «goivo». 3. Flor haploclamídea de *Ulmus minor* (*Ulmaceae*) «ulmeiro». 3. Flor hermafrodita nua de *Fraxinus angustifolia* (*Oleaceae*) «freixo-de-folhas-estreitas». 4 Flor ♂ nua de *Salix* (*Salicaceae*) «salgueiro» na axila de uma bráctea. 5. Flor ♀ nua de *Salix* na axila de uma bráctea [Coutinho 1898].

2010). Um conjunto tão significativo de vantagens explica por que razão a concrecência das peças do perianto surgiu de forma independente e se generalizou em tantos grupos de angiospérmicas

Merismo. Orientação das peças periantais

O **merismo** refere-se ao número de peças por verticilo periantal. As flores dímeras, trímeras, tetrâmeras, pentâmeras ou de merismo indeterminado são os tipos mais

[69] As designações “perianto simples” e “perianto duplo” são inconsistentes na bibliografia. Neste texto são usadas para diferenciar flores com peças periantais, respetivamente, de um ou de dois tipos.

frequentes. As flores acíclicas têm um merismo indeterminado. Nas magnoliídeas e nas eudicotiledóneas basais ocorrem com frequência plantas dímeras (*e.g.*, *Lauraceae* e *Buxaceae*), e nas monocotiledóneas flores trímeras (Figura 135, Figura 147-D). As flores das eudicotiledóneas são, genericamente, tetrâmeras (*e.g.*, *Brassicaceae*) ou pentâmeras (*e.g.*, condição dominante). O desenvolvimento da pentameria é uma momento chave da história evolutivas das angiospérmicas [Vol. II] (Doyle 2012).

A maioria das eudicotiledóneas pentâmeras exibe duas sépalas inferiores, duas laterais e uma superior. 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*]), ou da concrecência da pétala inferior com as duas pétalas laterais (*e.g.*, *Lamiaceae*). As *Faboideae* (*Fabaceae*) escapam a este padrão: têm duas pétalas inferiores (unidas numa quilha), duas laterais (asas) e uma superior (estandarte)^[70]. 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. A orientação das peças do perianto nas monocotiledóneas é mais variável do que nas eudicotiledóneas (Ronse De Craene 2010).

Perigónio

Designa-se por **perigónio** o conjunto das **tépalas**, *i.e.*, dos **antofilos estéreis** das flores de perianto simples primário. As tépalas podem ser sepaloides ou petaloides. A restante terminologia relativa ao perigónio é análoga à aplicada às flores com perianto descrita em seguida. Existem perigónios dialitépalos e sintépalos, 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; *e.g.*, flores das *Amaranthaceae* e flores tubulosas e liguladas de *Anthemis* (*Asteraceae*).

Perianto duplo

Cálice

O **cálice** é o conjunto das **sépalas**, as peças florais do verticilo mais externo de um perianto duplo. O cálice desempenha duas importantes funções: (i) proteger os verticilos mais interiores da flor no botão floral e (ii) produzir fotoassimilados para serem consumidos pelas da peças

[70] E, implicitamente, uma sépala inferior, duas laterais, e duas sepalas superiores.



Figura 135. Merismo. Flores dímeras de loureiro em botão. [Foto do autor].

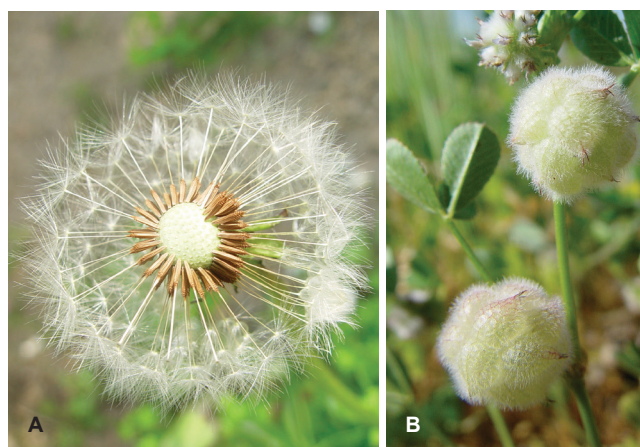


Figura 134. Morfologia do cálice. A) Cálice reduzido a um papilho de pelos num fruto de *Taraxacum* sp. (*Asteraceae*). B) Cálice acrescente de *Trifolium tomentosum* (*Fabaceae*). C) *Physalis peruviana* (*Solanaceae*); *n.b.*, fruto (uma baga) envolvido por um cálice sinsépalo acrescente. [Fotos do autor].

flor. As sépalas geralmente têm uma consistência herbácea, cor esverdeada e desempenham a função fotossintética. Com frequência encontram-se tricomas, glândulas e estomas a revestir a superfície exterior das sépalas. No **cálice petaloide** as sépalas assemelham-se às pétalas. Por vezes, o cálice apresenta-se reduzido a uma coroa de escamas, sedas (pelos rígidos e fortes) ou de pelos, simples (não ramificados) ou plumosos (se ramificados). O cálice de pelos das *Asteraceae*, *Dipsacaceae* e *Valerianaceae* leva o nome de **papilho**, uma adaptação à dispersão pelo vento (Figura 134-A).

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

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

Outros caracteres taxonómicos muito valorizados no estudo do cálice são a (i) consistência, a (ii) forma e a (iii) duração. Quanto à consistência o cálice pode ser herbáceo, escarioso, membranoso, etc. Quanto à forma: campanulado, tubuloso, bilabiado, etc. E quanto à duração: caduco ou persistente (visível ainda no fruto). Nas *Physalis* (*Solanaceae*) (Figura 134-C), na família tropical *Dipterocarpaceae* e em alguns *Trifolium* (*Fabaceae*), entre outras angiospérmicas, o cálice é **acrescente** porque continua a crescer após a fecundação. Nos trevos da secção *Vesicaria* (*e.g.*, *T. fragiferum* «trevo-morango» e *T. tomentosum*) o cálice incha e toma a forma de um balão de modo a facilitar a dispersão das sementes pelo vento (Figura 134-C).

Corola

O conjunto das **pétalas** designa-se por **corola**. Na flor completa, a corola situa-se entre os verticilos do cálice e do androceu. As pétalas geralmente alternam com as sépalas. Nas plantas polinizadas por insetos, as pétalas são, normalmente, maiores, mais delicadas e coloridas do que as sépalas porque têm a função de atrair animais polinizadores. A cor destas peças periantais depende da concentração e tipo de pigmentos – *e.g.*, antocianinas, carotenoides, betalaínas e flavonoides – que se acumulam nos vacúolos células da epiderme ou do mesofilo. Normalmente, a superfície das pétalas não tem estomas e está coberta de papilas. A superfície pode ainda apresentar-se ornada com **guias nectaríferas e/ou de pólen** – *e.g.*, linhas e manchas de cor ultravioletas e linhas de tricomas – a indicar a localização de recompensas aos insetos polinizadores. Na corola diferencia-se um sem número de **estruturas corolinas**, por regra envolvidas na atração (*e.g.*, coroa) ou seleção de polinizadores (*e.g.*, palato), ou no fornecimento de recompensas nectaríferas (*e.g.*, gibas e esporões) (Quadro 28, Figura 136). Nas plantas polinizadas pelo vento (anemófilas) as pétalas são, geralmente, diminutas ou estão ausentes.

Quanto à concrecência reconhecem-se dois tipos de corola:

- **Dialipétala** – de pétalas livres (não soldadas entre si) (Figura 131-B);
- **Simpétala** (= gamopétala) – com todas as pétalas concrecentes formando um **tubo**, mais ou menos longo, a partir da base (Figura 131-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

Quadro 28. Estruturas corolinas.

Tipo	Descrição (Figura 136)
Coroa	Apêndice circular, inteiro a fimbriado (dividido em muitos segmentos finos), resultante da concrecência total ou parcial de expansões da corola (<i>e.g.</i> , <i>Passiflora</i> , <i>Passifloraceae</i>) ou do perigónio (<i>e.g.</i> , <i>Narcissus</i> , <i>Amaryllidaceae</i>), ou da convivência (encosto) de expansões de pétalas (<i>e.g.</i> convivência de escamas das pétalas em algumas espécies de <i>Silene</i> , <i>Caryophyllaceae</i>) ou tépalas livres.
Palato	Saliência na corola que fecha a fauce (= entrada do tubo da corola) ao exterior, comum nas corolas personadas; <i>e.g.</i> <i>Linaria</i> e <i>Antirrhinum</i> (<i>Plantaginaceae</i>).
Gibas	Pequenas bolsas localizadas na base do tubo da corola ou do cálice, geralmente providas de uma recompensa nectarífera; <i>e.g.</i> , <i>Antirrhinum</i> (<i>Plantaginaceae</i>).
Esporões	Estrutura cónica, cilíndrica ou em forma de saco, fechada no ápice distal, mais longa do que as gibas, situada na base de uma pétala (<i>e.g.</i> , <i>Aquilegia</i> , <i>Ranunculaceae</i>) ou resultante da concrecência de mais de uma pétala (<i>e.g.</i> , <i>Linaria</i> , <i>Plantaginaceae</i>), geralmente contendo uma recompensa em néctar. O esporão pode ter origem no cálice (esporões calínicos) ou no recetáculo (esporões recetaculares).

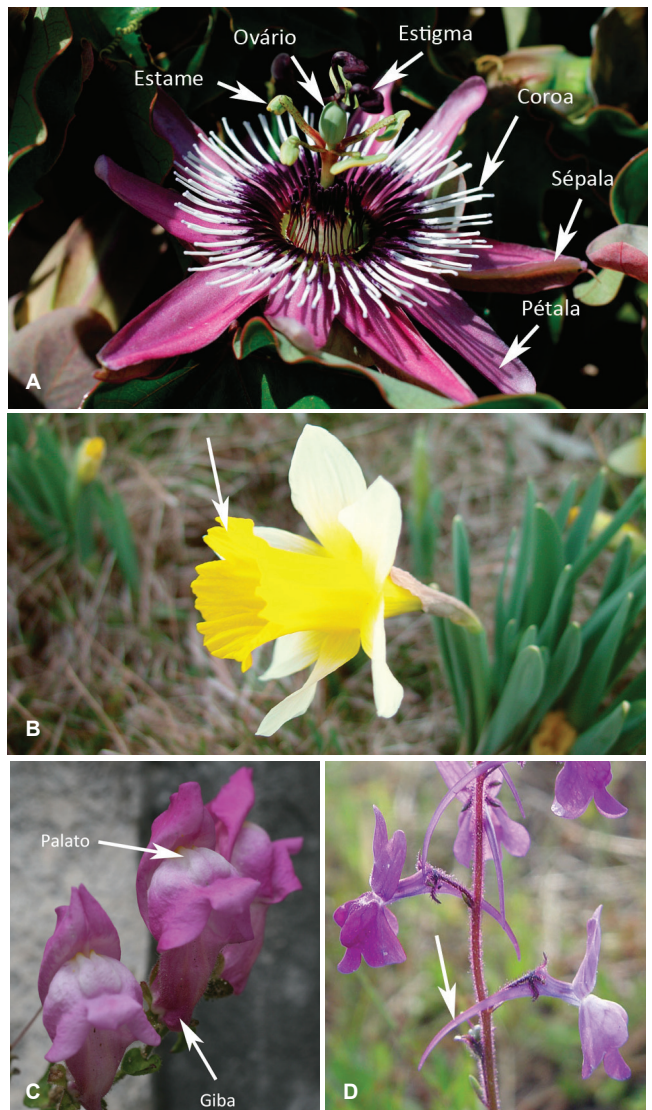


Figura 136. Estruturas diferenciadas na corola. A) Coroa em *Passiflora edulis* (*Passifloraceae*) «maracujazeiro» localizada entre a corola e o androceu. B) Coroa em *Narcissus pseudonarcissus* subsp. *nobilis*, *Amaryllidaceae*. C) Flor com giba e palato de *Antirrhinum linkianum* (*Plantaginaceae*). D) Esporão corolino em *Linaria elegans* (*Plantaginaceae*). N.b. corola actinomórfica em A), perigónio actinomórfico em D) e corola zigomórfica em B) e C). [Fotos do autor].

Quadro 29. Tipos especiais de corola.

Tipo	Descrição/exemplos (Figura 137)
Corola dialipétala	
Crucífera	Corola actinomórfica, de 4 pétalas com unha mais ou menos longa e limbos dispostos em cruz. Característica da fam. <i>Brassicaceae</i> .
Papilionácea	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 subfam. <i>Faboideae</i> (<i>Fabaceae</i>) (Figura 156).
Rosácea	Corola actinomórfica, de 5 pétalas com unha curta e limbo largo. Característica da família das rosáceas.
Corola simpétala	
Afunilada	Corola actinomórfica em forma de funil, com as pétalas concrescidas em todo o comprimento. E.g., <i>Convolvulus</i> (<i>Convolvulaceae</i>) «corriolas».
Assalveada (= corola hipocrateri-forme)	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> (<i>Solanaceae</i>).
Campanulada	Corola actinomórfica, de tubo mais ou menos longo, rapidamente alargado na base na forma de um sino. E.g., <i>Campanula</i> (<i>Campanulaceae</i>) «campânulas».

Bilabiada	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 fam. <i>Lamiaceae</i> (com exceções).
Ligulada	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 <i>Asteraceae</i> .
Personada	Corola zigomórfica, bilabiada, de fauce fechada por uma saliência do lábio inferior (palato), frequentemente provida de gibas ou de esporões. E.g., <i>Antirrhinum</i> (<i>Plantaginaceae</i>) «bocas-de-lobo».
Rodada	Corola actinomórfica, de tubo curto, e região distal de concrescência variável, mais ou menos longa e patente (perpendicular ao tubo). E.g., <i>Solanum tuberosum</i> (<i>Solanaceae</i>) «batateira».
Tubulosa	Corola actinomórfica de tubo comprido, mais ou menos cilíndrico, e segmentos pequenos. E.g., frequente, entre outras famílias, nas <i>Asteraceae</i> .
Unilabiada	Corola zigomórfica, de fauce aberta e tubo mais ou menos longo, com um único lábio. Nas <i>Orchidaceae</i> e em certas <i>Fabaceae</i> tropicais (e.g., <i>Clitoria</i>) o ovário sofre uma rotação de 180°, correspondendo o lábio à pétala superior (designada por labelo entre as orquídeas); as flores que evidenciam uma torção do ovário dizem-se resupinadas .
Urceolada (= corola gomilosa)	Corola actinomórfica, bruscamente alargada num tubo bojudo, estreitado na fauce, e com segmentos muito curtos. E.g., <i>Arbutus unedo</i> (<i>Ericaceae</i>) «medronheiro».

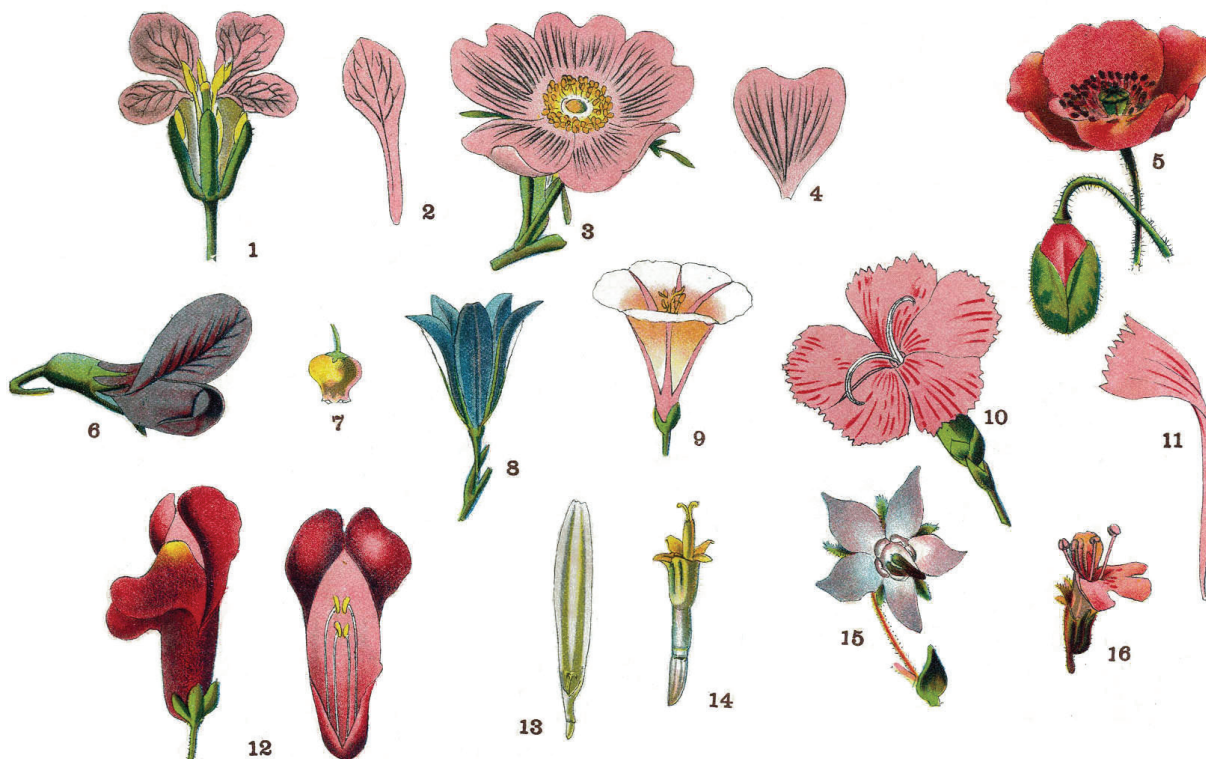


Figura 137. Tipos de corola. 1 – Corola crucífera. 2 – Pétala de corola crucífera (*n.b.*, unha comprida). 3 – Corola rosácea. 4 – Pétala bilobada de uma corola rosácea. 5 – Corola papaverácea (não discutida no texto, *n.b.*, cálice duas sépalas caducas aquando da abertura da flor). 6 – Corola papilionácea. 7 – Corola urceolada. 8 – Corola campanulada. 9 – Corola afinilada. 10 – Corola cravinosa (não discutida no texto). 11 – Pétala de corola cravinosa. 12 – Corola personada (*n.b.*, fauce fechada por um palato, retirado na segunda figura). 13 – Corola ligulada. 14 – Corola tubulosa (*n.b.*, estigmas a emergirem acima de um tubo formado pela concrescência das anteras [estames sinantéricos]). 15 – Corola rodada. 16 – Corola bilabiada (*n.b.*, giba na base da corola e lábio inferior com três lóbulos correspondentes a três pétalas). [Coutinho 1898].

faz a inserção da pétala no recetáculo. Atinge uma dimensão assinalável nas *Brassicaceae* e nas *Caesalpinioideae* (*Fabaceae*) (Figura 137-2). 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 2 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. Nas corolas simpétalas, a porção livre de uma pétala é designada por **segmento** e a entrada do tubo por **fauce**.

A forma da corola é muito variável. Alguns tipos merecem designações particulares (Quadro 29, Figura 137). A corola é ainda classificada quanto à coloração, odor e duração (caduca ou persistente).

Ptixia, estivação e disposição das peças do perianto

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**^[71] refere-se à forma como os primórdios se dobram, individualmente, nas gemas. Ao nível da flor, a noção de ptixia normalmente só se aplica às pétalas ou tépalas. Os tipos mais frequentes de ptixia estão descritos no Quadro 30 e esquematizados na Figura 138.

A **estivação** (= prefloração) 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 se dividem as leguminosas. Reconhecem-se três tipos fundamentais: aberta, imbricativa e valvar (Quadro 31, Figura 139). A estivação imbricativa é muito diversa. Num perianto duplo, o cálice e a corola não partilham, obrigatoriamente, o mesmo tipo de estivação.

HIPANTO

O **hipanto** (= tubo floral) 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 nas flores perigínicas de ovário ínfero (Figura 148). Nas flores com hipanto – **flores perigínicas** – as peças do perianto e os estames

Quadro 30. Tipos de ptixia da folha e peças periantais

Tipo	Descrição (Figura 138)
Conduplicada	Folhas ou peças periantais dobradas pela nervura média com as duas abas encostadas; tipo mais frequente nas plantas-com-flor; e.g., folhas de <i>Quercus</i> (<i>Fagaceae</i>) «carvalhos» e de <i>Prunus avium</i> (<i>Rosaceae</i>) «cerejeira».
Convoluta (= 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 <i>Tulipa</i> (<i>Liliaceae</i>) «tulipas, tipo dominante nas folhas de <i>Poaceae</i> .
Circinada	Folhas ou peças periantais enroladas longitudinalmente em espiral em direcção ao ápex; e.g., folhas dos pteridófitos.
Enrugada	As folhas ou as peças periantais amarfanhadas por pregas irregulares; e.g., corola de <i>Papaver</i> (<i>Papaveraceae</i>) «papoilas» e das <i>Lythraceae</i> .
Involuta (= involutiva)	Abas das folhas ou peças periantais enroladas para a página superior; e.g., <i>Populus</i> (<i>Salicaceae</i>) «choupos» e <i>Viola</i> (<i>Violaceae</i>) «violetas».
Revoluta (= revolutiva)	Abas das folhas ou peças periantais enroladas para a página inferior; e.g., folhas de <i>Rosmarinus officinalis</i> (<i>Lamiaceae</i>) «alecrim».
Plicada	Abas das folhas ou peças periantais dobradas ao longo de várias pregas longitudinais, de modo que o seu corte transversal seja em zigzag; e.g., folhas das <i>Arecaceae</i> «palmeiras» e de muitas plantas com folhas de nervação palmada.

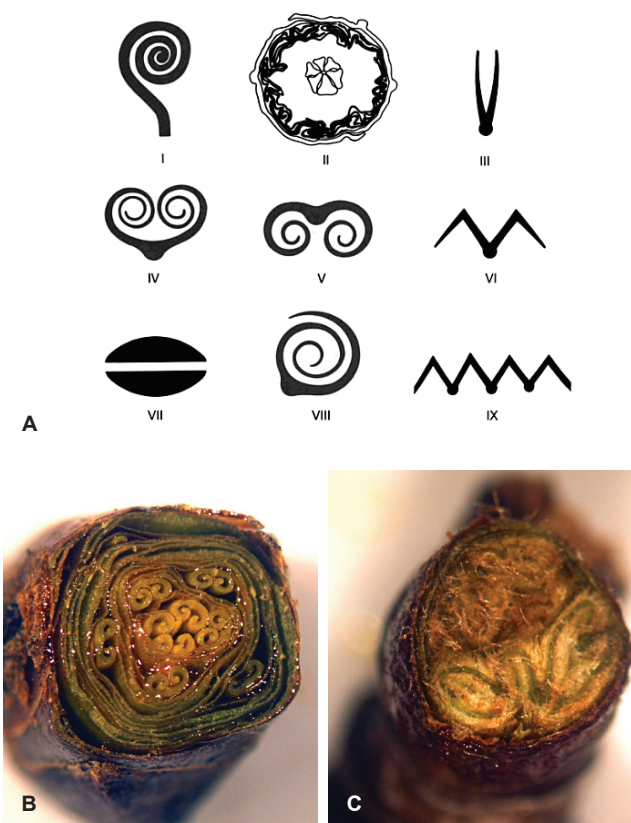


Figura 138. Ptixia. A) Tipos de ptixia: i) circinada, ii) enrugada, iii) conduplicada, iv) involuta, v) revoluta, vi) reduplicada, vii) aplanada, viii) convoluta, ix) plicada. B) Ptixia revoluta das folhas em gomos foliares de *Populus nigra* (*Salicaceae*). C) Ptixia plicada em gomos de *Platanus orientalis* (*Platanaceae*). [A] Weberling (1992); B e C) fotos do autor.

[71] Muitos autores não distinguem ptixia de estivação.

Quadro 31. Tipos de estivação

Tipo	Descrição (Figura 139)
Tipos maiores	
Aberta	As folhas ou as peças periantais não se alcançam.
Imbricativa	As folhas ou as peças periantais de margens mais ou menos sobrepostas.
Valvar	As folhas ou as peças periantais tocam-se pelas margens, sem se sobreporem; e.g., corola de <i>Vitis</i> (Vitaceae) «videira».
Subtipos relevantes de estivação imbricativa	
Contorcida (= 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 de <i>Oxalis pes-caprae</i> (Oxalidaceae) «erva-pata», de <i>Apocynaceae</i> , <i>Linaceae</i> e <i>Convolvulaceae</i> .
Quincuncial	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; e.g., corolas de <i>Digitalis</i> (Scrophulariaceae) «dedaleiras» e <i>Dianthus</i> (Caryophyllaceae) «cravinas».
Coclear	Perianto pentâmero com uma peça totalmente externa, outra totalmente interna, e as três restantes com uma margem interna e outra externa; e.g., corola das <i>Fabaceae</i> . Reconhecem-se dois tipos de estivação coclear: (i) carenal (= coclear ascendente) – prefloração da subfam. <i>Caesalpinioideae</i> (<i>Fabaceae</i>) em que a quilha (= carena) cobre as asas, e as asas se sobrepõem ao estandarte; (ii) vexilar (= coclear descendente) – própria da subfam. <i>Faboideae</i> (<i>Fabaceae</i>) onde a peça de maior dimensão – o estandarte – cobre as restantes peças, e a quilha está por dentro das asas.

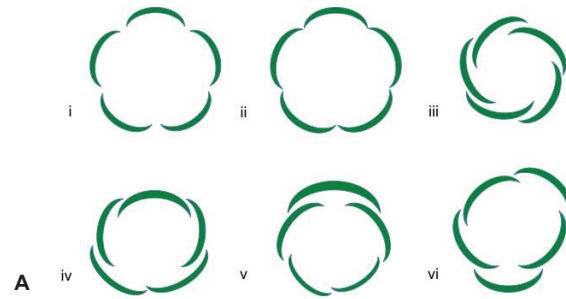


Figura 139. Estivação. A) Tipos de estivação: i) aberta, ii) valvar, iii) contorcida, iv) carenal, v) vexilar, vi) quincuncial. B) Estivação contorcida em *Cascabela thevetia* (Apocynaceae). C) Estivação quincuncial em macieira. D) Estivação carenal em *Cercis siliquastrum* (Fabaceae, Caesalpinioideae); n.b. que em botão as asas cobrem o estandarte e a quilha se sobrepõem às asas. E) Estivação vexilar em *Lathyrus latifolius* (Fabaceae, Faboideae); n.b. ao fundo, nos botões, estandarte cobre toda a corola. [A) original; B a E) fotos do autor].

inserem-se, geralmente, no bordo deste. O hipanto pode assemelhar-se pela cor com o cálice ou a corola dificultando a sua identificação (e.g., *Grossulariaceae* e *Onagraceae*). A presença de hipanto é frequente nas plantas-com-flor. Em muitas espécies aloja nectários na sua superfície interior funcionando como uma “cisterna” de néctar (e.g., *Prunus*, *Rosaceae*) (Figura 140). O hipanto serve também para afastar potenciais predadores dos primórdios seminiais e separar os estames dos estigmas, promovendo a polinização cruzada.

O hipanto evoluiu de forma independente em muitos 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 do hipanto s.str. e do 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



Figura 140. Hipanto de *Prunus laurocerasus* (Rosaceae). N.b., os *Prunus* têm ovário súpero; o hipanto acumula néctar segregado em nectários embutidos na parede interna; a cor laranja alaranjada colabora na atração de polinizadores. [Foto do autor].

conceito de hipanto é conveniente, pelo menos, não o confundir com recetáculo.

ANDROCEU

Estrutura e função dos estames

O **estame** é o órgão masculino da flor. Juntos constituem o **androceu**. Na flor completa, o androceu situa-se entre a corola e o gineceu. Os estames produzem pólen, secundariamente podem atrair polinizadores (Figura 142), segregar néctar (Figura 144-7) ou servirem de recompensa alimentar a polinizadores pouco especializados (e.g., coleópteros).

Os estames são constituídos por:

- **Filete** – parte estéril dos estames, normalmente filamentosa, que sustem a antera;
- **Antera** – 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 229-A). 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 (e.g., *Violaceae*). Por norma compõem cada teca dois **sacos polínicos**, separados por um septo, perfazendo 4 sacos polínicos por antera. 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 à estruturas reprodutivas ♂ das gimnospérmicas porque as suas relações evolutivas não estão clarificadas ("[Ciclo de vida das gimnospérmicas](#)").

Os **estaminódios** 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 kiwi foi anteriormente mencionado (Figura 128). Nas *Lecythidaceae*, uma família tropical de grande importância ecológica e económica na América do Sul, um grande número de estaminódios estão fundidos numa espécie de capuz a proteger, os estames férteis, o estilete e o estigma (Figura 141).

As anteras maduras são constituídas por 4 camadas celulares (Figura 143, Figura 277). Exteriormente, a antera é envolvida por uma epiderme especializada, o **exotécio**. Por debaixo da epiderme encontra-se o **endotécio** (= camada mecânica). Próximo da ântese, as paredes celu-



Figura 142. Funções dos estames. Flores de *Callistemon citrinus* (*Myrtaceae*) com estames indefinidos, longos e atrativos, que funcionam como chamariz para os polinizadores. [Foto do autor].



Figura 141. Estaminódios em *Lecythis minor* (*Lecythidaceae*). N.b., capuz de estaminódios monadelfos a cobrir um androceu de estames férteis indefinidos. [Cartagena, Colombia; foto do autor].

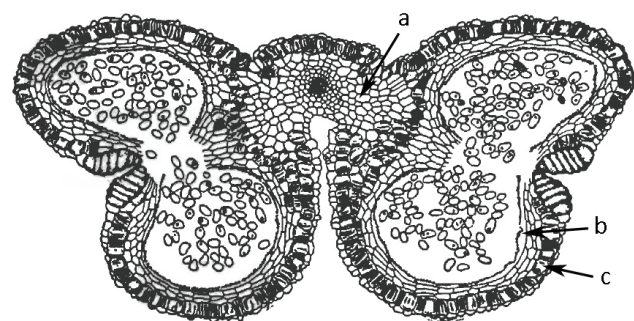


Figura 143. Estrutura da antera madura em corte transversal (representação esquemática). N.b. 2 tecas e 4 sacos polínicos (microsporângios) com grãos de pólen; os dois sacos polínicos de cada antera são confluentes na maturidade; no centro da imagem o conectivo a ligar as duas tecas (a); o **tapetum** em desagregação está representado por uma fiada de pontos a revestir a parede interna de cada saco polínico (b); as células com paredes espessadas do endotécio por dentro da epiderme (camada mais externa) (c). [Extraído de Maheshwari (1950)].

lares do endotécio engrossam rompendo-se em seguida de modo a permitir a deiscência 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 secretora me-

tabolicamente muito activas, alimenta os grãos de pólen e as células que lhe deram origem, e auxilia na formação da esporoderme ("Pólen"). Cada antera madura tem 4 cavidades (**lóculos**) preenchidas com pólen que correspondem a outros tantos sacos polínicos.

Número, forma, inserção 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 142).

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** se semelhantes a pétalas.

A inserção dos filetes no recetáculo pode ser verticilada ou alterna helicoidal. Se verticilada, os estames apresentam-se organizados num ou dois verticilos, raramente mais (*e.g.*, algumas monocotiledóneas) (Ronse De Craene 2010). 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.

Os estames de uma flor, quando comparados entre si, podem ser: (i) iguais – na forma e no tamanho; (ii) desiguais – distintos na forma e no tamanho. Dois casos de estames desiguais têm especial interesse taxonómico: (i) **estames didinâmicos** – 4 estames, 2 compridos e 2 mais curtos, tipo frequente na fam. *Lamiaceae*; **estames tetradinâmicos** – 6 estames, 4 compridos e 2 mais curtos, tipo característico da fam. *Brassicaceae*.

Nas flores cíclicas de perianto duplo, caso o androceu seja constituído por um verticilo de estames em número igual às pétalas, estes podem alternar com as pé-

talas (**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 em número igual às 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, concrecência e adnação

As anteras dizem-se **coniventes** quando firmemente encostadas umas às outras. São coniventes as 5 anteras das solanáceas. Nas plantas com quatro estames didinâmicos, as anteras são geralmente coniventes ou concrecentes (em extensão variável) duas a duas; *e.g.*, muitas *Lamiaceae*, *Bignoniaceae* e *Orobanchaceae*.

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

- **Monadelfos** – estames unidos pelo filete num único grupo; tipo frequente em muitas *Fabaceae*, *Malvaceae* (Figura 10-A, Figura 144-3) e em numerosas famílias tropicais (*e.g.*, *Meliaceae*, *Menispermaceae*, *Canellaceae* e *Salvadoraceae*);
- **Diadelfos** – estames unidos pelo filete em dois grupos; *e.g.*, frequente em *Fabaceae*, como sejam as *Vicia* «ervilhacas»;
- **Poliadelfos** – estames unidos pelo filete em mais de dois grupos; *e.g.*, *Hypericum* (*Hypericaceae*) «hipericões».

Nas espécies de estames **sinantéricos** (*syngenesious stamens*), as anteras estão todas soldadas entre si (concrecentes), formando um tubo oco, permanecendo os filetes livres (Figura 144-4). 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**, *i.e.*, os estames inserem-se diretamente na corola, com os filetes total ou parcialmente adnados às pétalas; *e.g.*, *Asteraceae*, *Oleaceae*

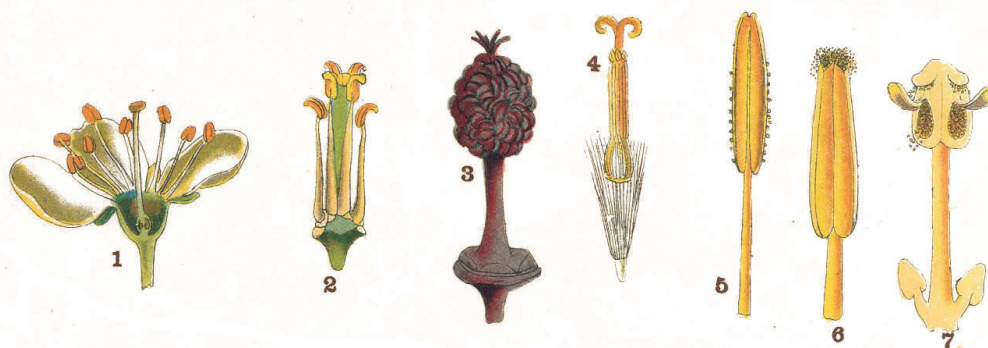


Figura 144. Morfologia do androceu: 1 – estames livres; *n.b.*, presença de hipanto; 2 – estames didinâmicos de uma brassicácea; 3 – estames monadelfos de uma malvácea (vd. Figura 10-A); 4 – Estames sinantéricos de uma composta; *n.b.*, estilete atravessa um tubo dos estames e expõe estigmas ao exterior, e cálice metamorfoseado num papilho; 5 – deiscência longitudinal numa antera basifixa. 6 – deiscência poricida numa antera basifixa; 7 – deiscência valvar no loureiro; *n.b.*, dois nectários na base da antera. [Coutinho (1898)].

e *Rubiaceae*. Nas *Orchidaceae*, e num pequeno número de famílias de dicotiledóneas s.l., os estames e os carpelos surgem adnados numa pequena coluna – o **ginostemo** ((Figura 237-C).

A convivência e concrecência 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 (*vd.* Ren & Tang 2010). Em muitas espécies, a adelfia cria uma camada protetiva por cima ovário, afastando insetos herbívoros. Os estames monadelfos das malváceas selam distalmente o ovário de forma muito similar ao ovário ínfero. A epipetalia é também um mecanismo de segurança reprodutiva conforme explico em "[Autogamia autónoma](#)". O ginostemo tem por função dificultar a autopolinização ("[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. 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 (Figura 144-7);
- **Poricida** – pólen libertado através pequenos orifícios (poros); *e.g.*, *Solanum* (*Solanaceae*) (Figura 144-6).

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 229-A).

A deiscência extrorsa favorece a polinização cruzada; é um tipo de hercogamia ("[Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia](#)").

PÓLEN

O pólen é exclusivo dos espermatófitos. Guarda no seu interior o microgametófito, servindo de veículo de transporte da informação genética masculina. No momento da dispersão do pólen, o microgametófito das angiospérmicas tem 2 ou 3 células ("[Microsporogénese e](#)

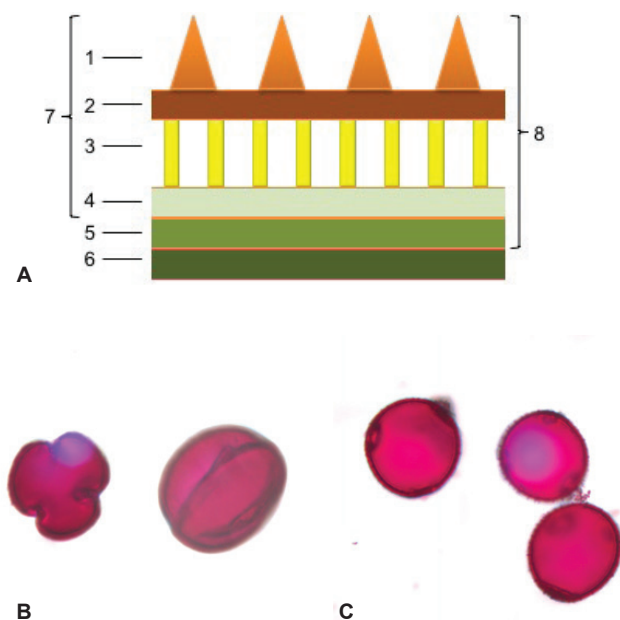


Figura 145. Estrutura da esporoderme. A) Representação esquemática: 1 – elementos esculturais (ornamentações); 2 – tectum; 3 – columela; 4 – camada inferior (ou base); 5 – endexina; 6 – intina; 7 – ectexina; 8 – exina. B) Grão de pólen tricolporado de *Crataegus monogyna* (*Rosaceae*). C) Grãos de pólen tripolados (nem todos os poros são visíveis na foto) de *Jasione montana* (*Campanulaceae*). [A] redesenhado de Punt *et al.* (2007); fotos cortesia de Maria Villa].

[microgametogénese](#)"). O gametófito das gimnospérmicas é disperso com 1 a 5 células, excepto nas *Podocarpaceae* onde este número atinge as 4 dezenas (Fernando *et al.* 2009). A parede do pólen (= **esporoderme**) tem por função proteger 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 (Figura 145-A):

- **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*). 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. Outros termos de uso comum em palinologia estão explicitados na Figura 145-A. Mais informação em Teixeira & Branco (2006)

Na superfície da exina observam-se pequenas aberturas circulares – **poros**–, ou em forma de fenda – **colpos** (Figura 145-B, C). Os grãos de pólen são primariamente classificados em função do tipo de abertura. Assim, o pólen pode ser (i) **colpado**, (ii) **porado**, (iii) **colporado** (com aberturas que combinam um colpo e um pequeno poro) ou (iv) **zonados** (aberturas aneladas ou em bandas). Estes termos podem ser precisados com base no número de aberturas; *e.g.*, pólen monocarpado (com um colpo), tricarpado (com três colpos), monoporado e policolporado. Os pólenes monocarpado e tipos derivados são característicos das angiospérmicas basais, magnoliídeas e monocotiledóneas. A presença pólen tricarpado ou de tipos derivados (*e.g.*, pólen triporado) é um carácter derivado (apomorfia) das eudicotiledóneas. As ornamentações da superfície da exina permitem, em muitos casos, a identificação dos grãos de pólen ao nível do género ou mesmo da espécie. Os **palinologistas** – os especialistas na identificação morfológica de grão de pólen, atuais ou fósseis – usam estas 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.

GINECEU

Estrutura e função dos carpelos. Conceito de pistilo

A parte ♀ da flor, o **gineceu**, 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 megasporófilos. Divergem do receptáculo 1, 3 ou 5 feixes bicollaterais para abastecer os carpelos, mais frequentemente 3: uma **nervura/feixe vascular dorsal** (= médio) e duas **nervuras/feixes ventrais** (= marginais). Os feixes ventrais progridem próximo 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.

Supõe-se que num estágio evolutivo ainda inicial, os carpelos eram abertos, dispondo-se os primórdios seminiais livremente na sua margem (Figura 146)^[72]. Em algum momento, no Jurássico Superior, entre os ancestrais mais próximos das angiospérmicas, os carpelos dobraram pela nervura média e soldaram-se pela margem (com a página inferior virada para o exterior), ficando

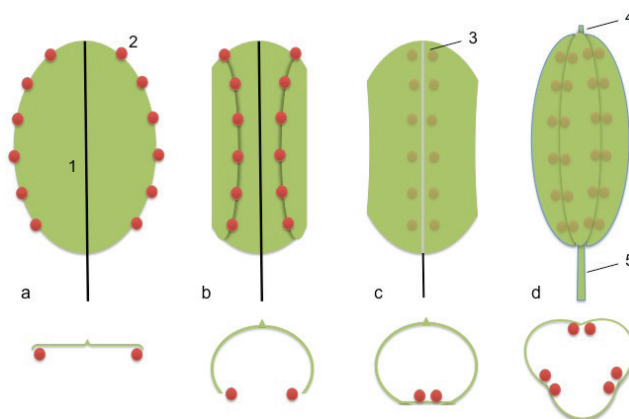


Figura 146. Modelo conceitual da evolução do carpelo (corte transversal na parte inferior da figura): 1 – nervura média, 2 – primórdio seminal, 3 – sutura carpelar, 4 – estigma, 5 – pedicelo. O megasporófilo ancestral era aberto dispondo-se os primórdios seminiais (megasporângios) na sua margem (a). A evolução do carpelo fechado encerrou os primórdios seminiais no seu interior (b e c). Os pistilos pluricarpelares são uma aquisição evolutiva posterior (d, pistilo tricarpelar paracárpico). [Original].

os primórdios seminiais protegidos no interior de uma nova estrutura – o **pistilo**. Nos feixes vasculares, o xilema ficou virado para a cavidade ovarial, e o floema para fora, uma imperfeição evolutiva que deixou os carpelos mais expostos ao ataque de insectos picadores-sugadores. A natureza foliar do carpelo é evidenciada pela sua (i) estrutura dorsiventral, com uma página superior (interna) e inferior (exterior), pela (ii) nervação similar à das folhas penínervas. 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 sutura carpelar. Os pistilos podem ser estéreis – **pistilódios** – e, como os estaminódios, desempenhar, ou não, outras funções (*e.g.*, atração de polinizadores). Geralmente reconhecem-se três partes num pistilo:

- **Ovário** – parte proximal, dilatada, do pistilo que encerra os primórdios seminiais;
- **Estilete** – estrutura geralmente delgada, nem sempre presente, intercalada entre o ovário e o estigma;
- **Estigma** – 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 colabora na sua dispersão. A evolução do estilete melhorou a exposição dos estigmas à chuva polínica. 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 ♂ (Mulca-

[72] Como se verá no Vol. II, a evolução do carpelo poderá não ter sido assim tão simples.

hy 1979). 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](#)"). Através de mecanismos insuficientemente conhecidos o estigma é capaz de reconhecer o pólen coespecífico e compatível ("[Sistemas de autoincompatibilidade](#)"). Geralmente, apenas uma pequena parte do pólen de aterra na superfície da epiderme do estigma germina.

Número e concrescência dos carpelos

Compõem o gineceu um ou mais carpelos. Com um, dois, ou mais de dois carpelos o gineceu é qualificado, respetivamente, como (i) **monocarpelar**, (ii) **bicarpelar** ou (iii) **pluricarpelar**. As folhas carpelares, por sua vez, podem ser livres ou concrescentes. No estudo da concrescência carpelar do gineceu^[73] pluricarpelar aplicam-se os seguintes adjectivos (Figura 147):

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

Estão descritos níveis de concrescência 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 concrescentes e os ovários livres; as cariofiláceas têm os estiletes e os estigmas livres; e nas liliáceas e na maioria das angiospérmicas os carpelos são concrescentes até ao estigma.

No gineceu apocárpico, o número de pistilos é igual ao de carpelos. O gineceu sincárpico, qualquer que seja o número de carpelos, tem apenas um pistilo; o mesmo sucede no gineceu monocarpelar. 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 as excepções são muitas. As liliáceas têm sempre três carpelos, e as vitáceas e as compostas dois. No tomateiro, as cultivares tipo *cherry* têm dois carpelos, aumentando este número para três ou mais nas cultivares de frutos grandes. Na laranja, o número de carpelos (basta contar o número de gomos) varia de fruto para fruto numa mesma árvore.

A evolução da sincarpia a partir da apocarpia aumentou a competição entre os tubos polínicos no acesso aos primórdios seminiais, e a eficiência da seleção de gâmetas ♂ geneticamente superiores. Por outro lado, a sincarpia permite que os tubos de pólen passem de uns carpelos para os outros e fecundem primórdios que de outra forma abortariam. Em resumo, a sincarpia aumenta a quantidade de qualidade da descendência, com menos desperdícios

[73] Na bibliografia os termos apocárpico, sincárpico e paracárpico são indiferentemente usados para qualificar o gineceu, o pistilo ou o ovário. A bem da consistência conceptual da morfologia botânica era conveniente restringir a sua aplicação ao gineceu.

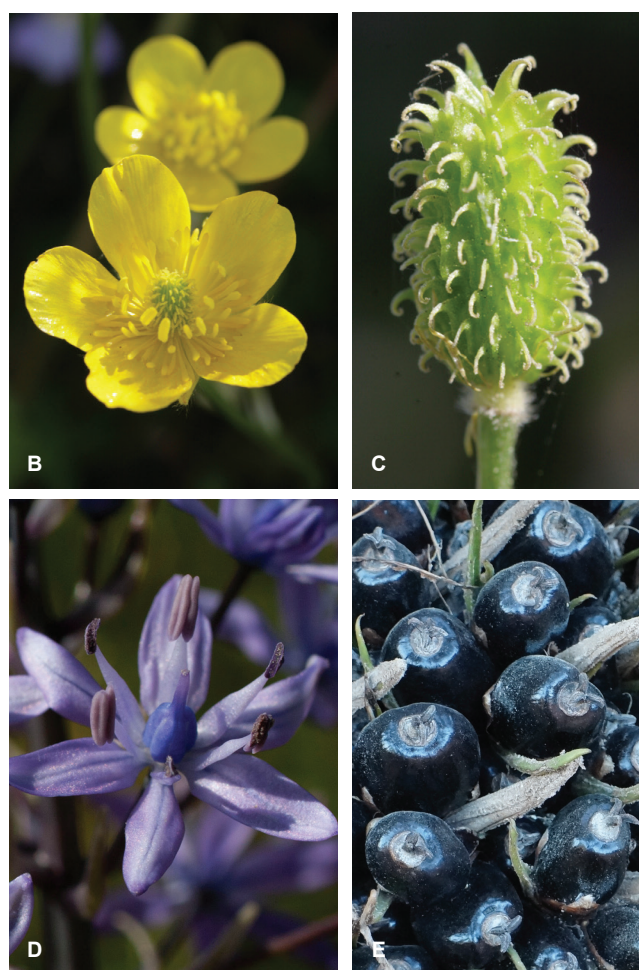
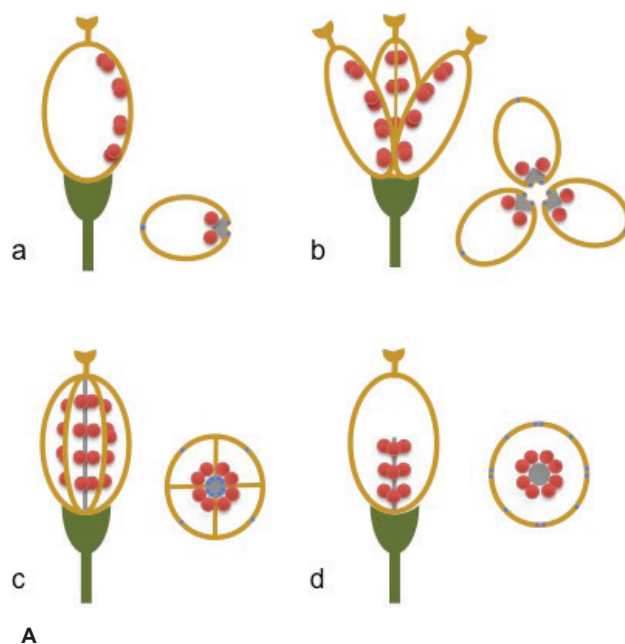


Figura 147. Concrescência dos carpelos. A) Representação esquemática: a – gineceu monocarpelar de placentação marginal; b – gineceu bicarpelar apocárpico; c – gineceu tetracarpelar sincárpico de placentação axilar; d – gineceu tricarpelar apocárpico de placentação central livre. B) Gineceu apocárpico de *Ranunculus ollisiponensis* (Ranunculaceae). C) Fruto múltiplo de aquénios da mesma espécie. D) Gineceu tricarpelar de *Scilla ramburei* (Asparagaceae) de carpelos totalmente concrescentes. E) Baga de *Elaeis guineensis* (Arecaceae) «palmeira-dendém» derivada de um gineceu tricarpelar, sincárpico; n.b., três estiletes livres, persistentes no fruto. [Original e fotos do autor].

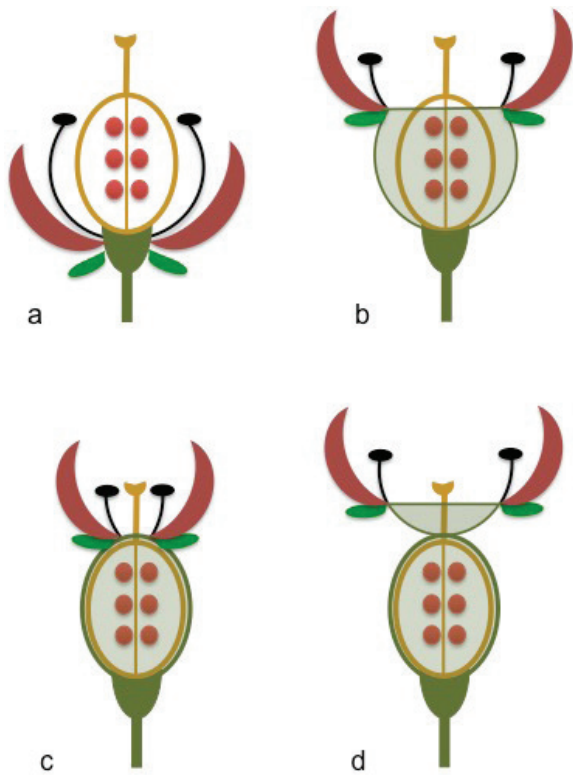


Figura 148. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário (representação esquemática): a – flor hipogínica de ovário súpero; b – flor perigínica de ovário súpero; c – flor epigínica de ovário ínfero; d – flor perigínica de ovário ínfero. *N.b.*, sépalas a verde-alface, pétalas a vermelho, receptáculo verde-escuro, tecidos do ovário a amarelo, estames a preto, e hipanto representado em b e d com a forma de uma taça. [Original].

de pólen. 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 estiletes e estigmas bem diferenciados. A sincarpia teve uma importante consequência evolutiva: facilitou, *a posteriori*, a evolução de múltiplos tipos de fruto e de sistemas 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).

Em função da morfologia do interior do ovário, o gineceu sincárpico s.l. tipifica-se do seguinte modo:

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

Os compartimentos ovarianiais são designados por **lóculos** (Figura 147-A). No gineceu sincárpico s.str., os lócu-

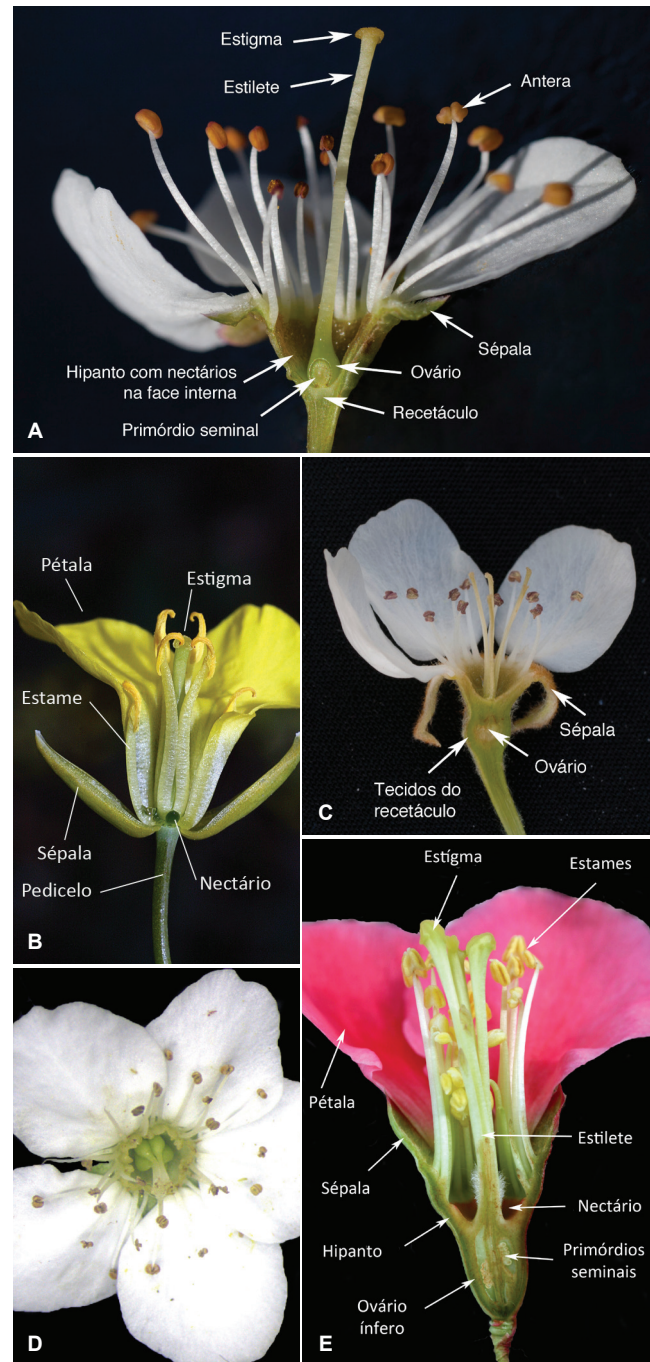


Figura 149. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário. **A)** Corte longitudinal de uma flor perigínica de gineceu súpero de cerejeira; *n.b.*, estames indefinidos, a presença de hipanto e o primórdio seminal evidenciado através do corte longitudinal do ovário. **B)** Corte longitudinal de uma flor hipogínica de gineceu súpero de *Brassica napus* (*Brassicaceae*) «nabo»; *n.b.*, visíveis 2 das 4 pétalas e 2 das 4 sépalas, 6 estames didinâmicos (4 maiores e 2 mais pequenos) (vd. Figura 157-A). **C)** Corte longitudinal de uma flor epigínica de ovário ínfero, ligeiramente perigínica, de macieira. **D)** Flor perigínica de gineceu súpero de *Spiraea x cantoniensis* (*Rosaceae*); *n.b.*, estames indefinidos e gineceu apocárpico. **E)** Corte longitudinal de uma flor perigínica de ovário ínfero de *Chaenomeles x superba* (*Rosaceae*); *n.b.*, estames indefinidos, inserção dos estames na superfície interna do hipanto. [Fotos do autor].

los são separados por um ou mais septos. Na família das brassicáceas o ovário embora seja originalmente paracárpico apresenta dois lóculos. No pistilo das plantas desta família forma-se um **falso septo** com tecidos da placenta, ficando os primórdios seminais retidos nas duas suturas carpelares. As *Linaceae* e as *Lamiaceae*, entre outras famílias, também têm falsos septos.

Ovário

Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao 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. 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 (Figura 148, Figura 149):

- **Ovário súpero** (= **ovário livre**) – ovário inserido acima do hipanto (flores perigínicas) ou das restantes peças da flor (flores hipogínicas); hipanto, quando presente, não aderente ao ovário;
- **Ovário semi-ínfero** – hipanto parcialmente aderente ao ovário;
- **Ovário ínfero** – 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 epigínica.

A interpretação da posição do ovário é particularmente complexa na noqueira. Nesta árvores, o perianto está reduzido a 4 pequenas sépalas – a flor é apétala. Nas flores da Figura 150 são visíveis 3 das 4 sépalas. O pequeno, dente assinalado com uma seta corresponde à extremidade livre de uma bráctea intimamente soldada às paredes do ovário. Embora não sejam visíveis na foto, nas flores ♀ da noqueira identificam-se ainda os esboços de 2 bractéolas. O gineceu da noqueira 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 não é igual para todas as angiospérmicas.

O ovário ínfero aumenta o número de camadas de tecidos que isolam os primórdios seminiais do exterior, e afasta as peças do perianto e os estames do ovário. Assume-se que tenha um efeito favorável na proteção dos primórdios seminiais e das sementes contra parasitas e predadores.

Existem três tipos de **inserção das peças do perianto relativamente ao ovário** (Figura 148, Figura 149):

- **Flor hipogínica** – ovário súpero, flores sem hipanto;
- **Flor perigínica**^[74] – ovário súpero ou ínfero, flores com hipanto;
- **Flor epigínica** – ovário ínfero, sem hipanto.

Na flor perigínica de ovário ínfero, as peças do perianto e os estames estão inseridos no bordo do hipanto,



Figura 150. Ovário ínfero. Flores femininas de *Juglans regia* (*Juglandaceae*) «noqueira»; n.b., dois estigmas papilosos sésseis (sem estilete); seta indica uma bráctea; vd. descrição no texto. [Foto do autor].

embora pareçam estar implantadas diretamente na extremidade do ovário.

Placentação

Designa-se por **placenta** o tecido que conecta os funículos dos primórdios seminiais com a 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 tipos fundamentais de **placentação**, *i.e.*, de disposição das placentas e, implicitamente, dos primórdios seminiais no interior do ovário (Figura 151):

- **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 do ovário;
- **Basal** – primórdios inseridos na base do ovário.

Imaginemos um gineceu sincárpico s.str. com muitos primórdios seminiais (plurioovulado). Se a placentação é 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 tem placentação axilar, central livre ou um tipo intermédio entre as placentações central livre e parietal, conforme as variedades.

[74] Conceito inconsistente na bibliografia. Alguns autores reservam o termo perigínico para as plantas com hipanto e ovário súpero, outros ainda para as flores de ovário semi-ínfero.

Estilete

Na prática taxonômica, os estiletos, quando presentes, são avaliados em função de três critérios: (i) concrecência e número, (ii) comprimento, e (iii) inserção. Em muitos grupos de plantas identificam-se vários estiletos livres (e.g., *Passifloraceae* e *Hypericaceae*) ou parcialmente concrecentes (e.g., muitas *Malvaceae*); noutras plantas os estiletos são concrecentes em todo o comprimento e culminam num único estigma (Figura 147-D,E). O comprimento dos estiletos desempenha um importante papel na biologia da polinização em alguns géneros (e.g., *Ficus* [*Moraceae*] e *Primula* [*Primulaceae*]) ("Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia"). Quanto à inserção, o estilete pode ser: (i) **terminal** – estilete inserido no topo (extremidade distal) do ovário; condição mais frequente; (ii) **lateral** – lateralmente inserido; ou (iii) **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 ou no CW africano. Nestas plantas, o ovário está profundamente partido em 2 ou 4 partes, assemelhando-se a um gineceu apocárpico. Embora o estilete arranque da extremidade do ovário parece estar inserido diretamente no receptáculo (Figura 152). O interior dos estiletos pode ser fistuloso ou sólido. Os **estiletos fistulosos** abundam entre as monocotiledóneas. A cavidade destes estiletos está, geralmente, preenchida com mucilagens. Os **estiletos sólidos** têm no seu interior um tecido especial – o **tecido de transmissão**.

Estigma

Os estigmas podem ser “secos” ou glandulosos, caso exsudem secreções viscosas ao tacto. O estigma é séssil quando assenta diretamente sobre o ovário, i.e., quando não existem estiletos. 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.

PRIMÓRDIO SEMINAL

Num primórdio seminal identificam-se as seguintes partes (Figura 153-A):

- **Funículo** – cordão delgado e curto, atravessado por um feixe vascular, que conecta o primórdio seminal à placenta;

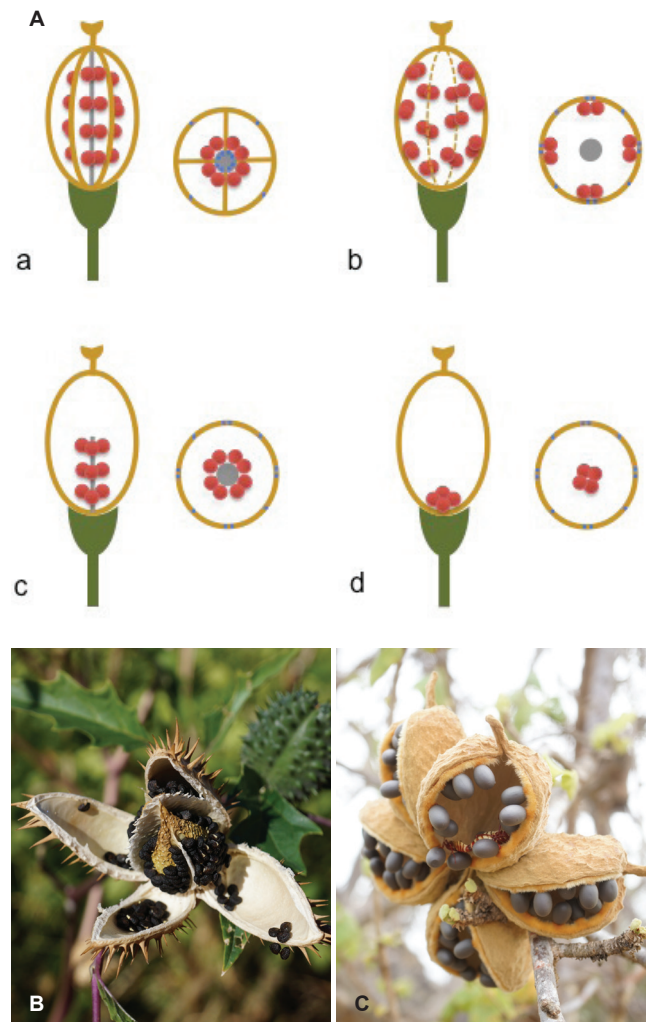


Figura 151. Placentação. A) Tipos de placentação: a - gineceu sincárpico s.str. tetracarpelar de placentação axilar; b - gineceu paracárpico tetracarpelar de placentação parietal; c - gineceu paracárpico tetracarpelar de placentação central livre; d - gineceu paracárpico tetracarpelar de placentação basal. B) Cápsula derivada de um ovário bicarpelar sincárpico de placentação axilar de *Datura stramonium* (*Solanaceae*) «figueira-do-inferno». C) Fruto múltiplo de folículos de placentação marginal em *Sterculia* cf. *setigera* (*Malvaceae*, *Sterculioideae*) (Angola). [Esquema e fotos do autor].



Figura 152. Inserção do estilete. Ovário a evoluir para fruto e estilete ginobásico em *Cynoglossum cheirifolium* (*Boraginaceae*). [Cortesia de Paulo Araújo, Flora-On].

- **Tegumento** (= integumento) – estrutura com a função de proteger o nucelo e o saco embrionário;
- **Nucelo** – tecido maternal diploide situado entre o tegumento e o saco embrionário;
- **Saco embrionário** – gametófito ♀ (= megagametófito).

O primórdio seminal pode ter um (**primórdios unitegumentados ou unitégmicos**) ou dois (**primórdios bitegumentados ou bitégmicos**) tegumentos. As angiospérmicas são originalmente bitegumentadas (Friis *et al.* 2011): o primórdio unitegumentado é um estágio de carácter derivado. O tegumento externo apelida-se **primina** e o interno **secundina**. Estes termos geralmente 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** – por onde 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 a várias camadas de células nucelares separam a epiderme do primórdio seminal do megasporócito e, posteriormente, do saco embrionário. No segundo tipo, o megasporócito e o saco embrionário contactam 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 154): (i) a **oosfera**, (ii) 2 **sinérgidas**, (iii) 1 **célula central** cenocítica^[75] com 2 núcleos (núcleos polares) e (iv) 3 **antípodas**. As sinérgidas e a oosfera situam-se no **pólo** (ou **extremidade**) **micropilar do saco embrionário**, e os antípodas no **pólo calazal**.

Reconhecem-se três tipos maiores de primórdio seminal (Figura 153-B):

- **Ortotrópico** – primórdio ereto com funículo, calaza e micrópilo dispostos ao longo do mesmo eixo; *e.g.*, *Platanaceae*.
- **Anatrópico** (= anátropo) – 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;
- **Campilotrópico** – primórdio arqueado, com o micrópilo próximo da calaza; *e.g.*, feijoeiro-comum e tomateiro.

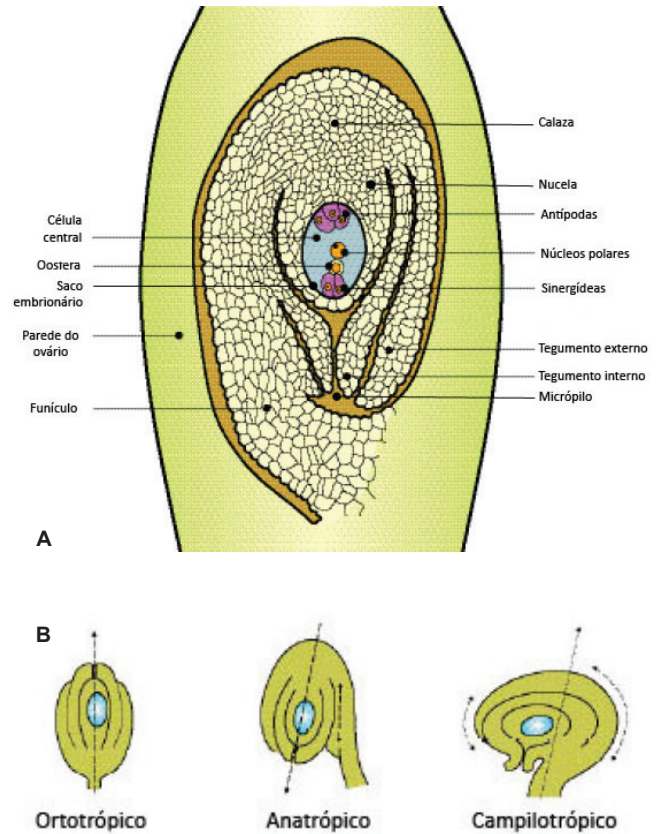


Figura 153. Primórdios seminais das angiospérmicas. **A)** Estrutura de um primórdio seminal tenuinucelado. **B)** Tipos de primórdio seminal. [Adaptado de Vozzo (2002)].

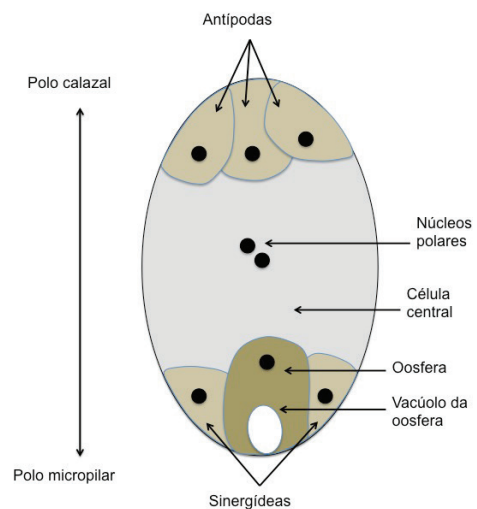


Figura 154. Saco embrionário tipo *Polygonum*. [Redesenhado de Reiser & Fischer (1993)].

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

Na perspectiva do processo de desenvolvimento das plantas, o primórdio seminal é um precursor não fecundado da semente. Em termos evolutivos e morfológicos,

[75] As células cenocíticas são células multinucleadas nas quais a divisão dos núcleos não foi sucedida pela formação de membrana e parede celular.

os primórdios seminiais são interpretados como megasporângios envolvidos por um ou dois tegumentos porque a megasporogênese (diferenciação de esporos ♀) ocorre no seu interior ("[Reprodução sexual nas angiospérmicas](#)"). Os carpelos sustentam os megasporângios portanto são megasporófilos.

NECTÁRIOS FLORAIS E OSMÓFOROS

O **néctar** é uma solução açucarada, rica em compostos aromáticos, secretada por **nectários florais** para o exterior ou interior da flor, que atua como uma recompensa para os polinizadores. Os nectários têm uma localização muito variada na flor: no receptáculo (*e.g.*, disco glanduloso de *Rutaceae*, *Sapindaceae* e *Ericaceae*, e tubérculo glanduloso de *Brassicaceae*), epicálise (*e.g.*, *Gossypium* [*Malvaceae*] «algodoeiros»), face interior do hipanto (*e.g.*, *Prunus* e outras *Rosaceae*), sépalas (muitas *Malvaceae* e *Malpighiaceae*), pétalas (*e.g.*, alguns *Ranunculus* [*Ranunculaceae*]), esporões com origem no receptáculo, no cálice ou na corola, estaminódios (*e.g.*, muitas *Lauraceae*) e gineceu. Cabem neste último caso os nectários circunscritos à sutura carpelar comuns em muitas monocotiledóneas, conhecidos por **nectários septais**.

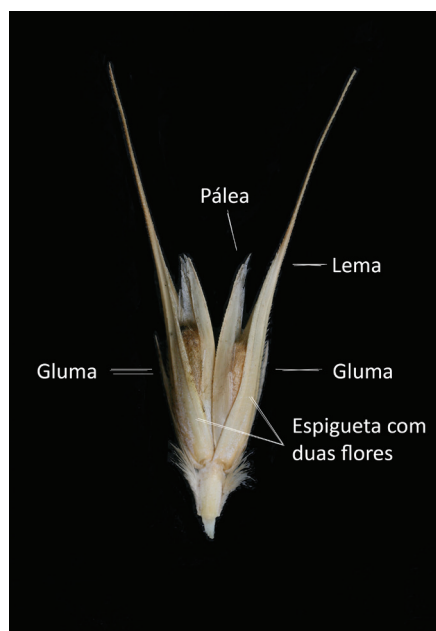
Para atrair insetos polinizadores muitas flores libertam odores de glândulas apropriadas – os **osmóforos** – sediados nos mais diversos órgãos florais, com mais frequência no perianto; *e.g.*, asas ou estandarte em muitas leguminosas e coroa dos *Narcissus*.

A FLOR DAS GRAMÍNEAS E DAS LEGUMINOSAS

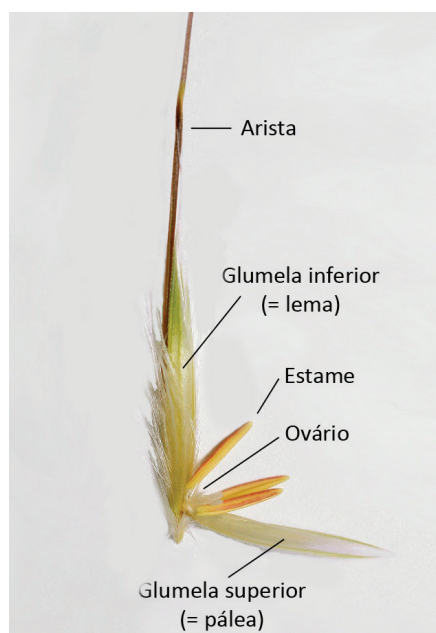
De modo a sedimentar os conhecimentos adquiridos sobre a flor desenvolvo em seguida a estrutura da flor das gramíneas e das leguminosas.

Gramíneas

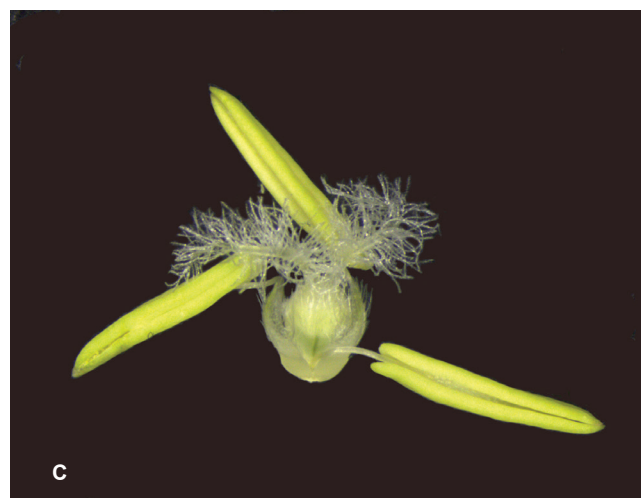
As *Poaceae* têm flores nuas – o perianto está reduzido a 2 (com frequência 3 nas *Bambusoideae* e em alguns grupos de *Ehrhartoideae*) escamas muito pequenas (**lodículas**), situadas entre a glumela superior e o verticilo dos estames (Kellogg 2015). Na ântese, as lodículas incham e forçam a separação 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) concrescentes (gineceu sin-



A



B



C

Figura 155. Flor das gramíneas. A) Espiguetas de centeio; *n.b.*, espiguetas com 2 flores, glumas mais curtas do que as lemas, semente a emergir por entre as duas glumelas, e o calo (tufo de pelos na base da espiguetas). B) Flor de *Avena sativa* pouco antes da ântese; *n.b.*, arista geniculada. C) Androceu e gineceu de *A. sativa*; *n.b.*, 2 estigmas plumosos, anteras sagitadas, 2 lodículas inseridas por baixo do ovário entre as quais emerge 1 estame. [Fotos do autor].

cárpico), com 1 primórdio seminal e 2 estigmas sésseis, plumosos e secos (Figura 155-C).

As flores das gramíneas estão organizadas em espiguetas, pequenos cachos de flores alternas disticadas delimitados inferiormente por duas glumas ("Inflorescências das gramíneas"). Cada flor está revestida exteriormente por duas **glumelas** (Figura 155-A,B). As glumelas são peças bracteolares, escariosas, de inserção alterna disticada no eixo da flor, dispostas no mesmo plano das glumas. Na maior parte das gramíneas (excepto 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. A ontologia das glumelas é muito debatida. A lema inferior é uma bráctea: da sua axila diverge um curto eixo onde se situam, de baixo para cima, a lema, lodículas, estames e ovário. A forma em quilha das duas extremidades da pálea e a sua posição adaxial indiciam que se trata de uma bractéola (um profilo posicionado no pedicelo). Uma hipótese alternativa atribui à pálea, e até à lema, uma origem calicinal, sendo as lodículas pétalas modificadas (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). A vibração induzida nas aristas das glumelas pelo vento auxilia o enterramento das sementes em algumas espécies. Nas espécies com aristas geniculadas (com um pequeno "cotovelo") – *e.g.*, *Avena* «aveias» no mediterrânico ou *Aristida* nos trópicos áridos – as espiguetas, ou as glumelas com as sementes inclusas, retidas em pequenas irregularidades do solo, são empurradas solo adentro por movimentos rotacionais quando as aristas são humedecidas pela água da chuva. A arista poderá ainda precaver a herbivoria (*e.g.*, as aristas dificultam o corte, o arranque e a deglutição das plantas), dificultar predação dos grãos por aves granívoras, auxiliar a dispersão (*e.g.*, sementes suspensas no pelo dos mamíferos – dispersão ectozoocórica) e, já no solo, facilitar a queda das glumelas e a germinação da semente. 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 155-A).

Leguminosas faboideas

As leguminosas são tradicionalmente divididas em três subfamílias: *Caesalpinioideae*, *Mimosoideae* e *Faboideae*. As faboideas são a subfamília mais diversa. Todas das leguminosas indígenas da Europa, exceptuando a alfarrobeira e a *Cercis siliquastrum* «olaia», são faboideas. À semelhança das demais leguminosas, têm flores hermafroditas (com excepções), pentândras (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 faboideas

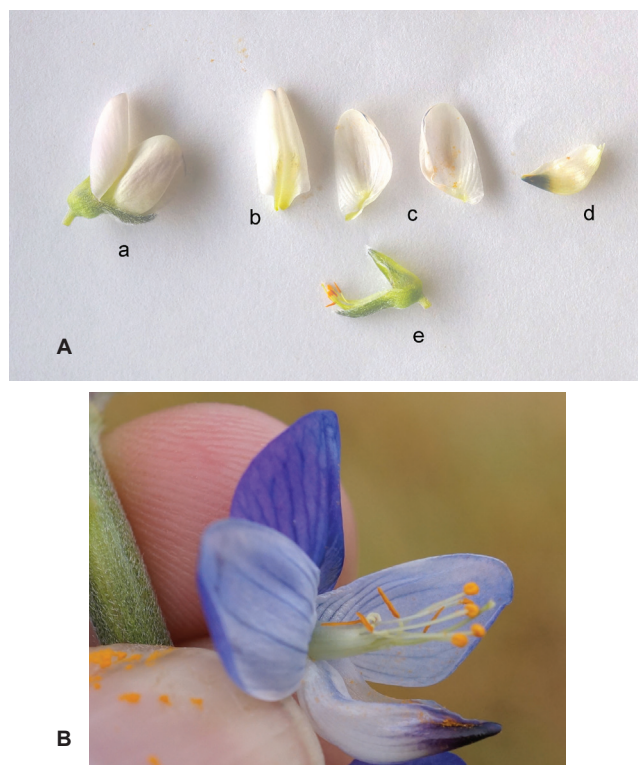


Figura 156. Flor papilionada das fabáceas. A) *Cytisus multiflorus* «giesta-branca». a) Flor; *n.b.*, cálice zigomórfico, estandarte e asas, e estivação vexilar; b) estandarte; c) asas; d) quilha, formada pela concrecência distal de duas pétalas; e) cálice e androceu (por dentro do tubo dos estames, não visível na imagem, encontra-se um pistilo de um único carpelo). B) Flor de *Lupinus angustifolius* aberta manualmente (comparar com figura A). [Fotos do autor].

(Figura 156). 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 por 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 pluriovulados. O estilete é longo e fistuloso.

FÓRMULAS FLORAIS

A flor pode ser resumida com vários níveis de detalhe através 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 relativas ao tipo, número, posição espacial e dimensão relativa dos órgãos e peças da flor (Figura 125). Os diagramas florais realçam, ainda, alguns aspectos da estrutura da flor; *e.g.*, estrutura do ovário, tipo de primórdios seminais, e forma, concrecência, adnação e simetria das peças da flor. Os diagramas florais não são desenvolvidos 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 ad-

Quadro 32. Fórmulas florais: símbolos (Ronse De Craene 2010).

Simetria da flor		
*	Flor actinomórfica	↔ Flor com dois planos de simetria (bissimétrica)
↑	Flor zigomórfica	
Órgãos florais		
P	Perigónio	[...] Fusão de peças de diferentes órgãos
K	Cálice	(...) Fusão de peças pertencentes ao mesmo órgão
C	Corola	+ Usado para evidenciar o número de verticilos
A	Androceu	/ "ou"
G	Gineceu (G súpero, -G semi-ínfero, Ğ ínfero)	, "e"
A°	Estaminódios	: Quando se verificam diferenças morfológicas assinaláveis entre peças do mesmo órgão
G°	Carpelos estéreis (pistilódios)	∞ Número indefinido de peças do órgão - Utilizado para evidenciar uma variação do número de peças



Figura 157. Fórmulas florais. A) *Brassica napus* (*Brassicaceae*). **B)** *Solanum nigrum* (*Solanaceae*), n.b. anteras coniventes com estigma a mergir entre elas. **C)** *Salvia verbenaca* (*Lamiaceae*), n.b. lábio superior da corola (com duas pétalas) e lábio inferior da corola (com 3 pétalas, uma grande central, ladeada por duas mais pequenas). [Fotos do autor].

nação 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 32** descrevem-se, com pequenas alterações, os símbolos propostos por Ronson de Craene (2010) de uso mais frequente.

Alguns exemplos:

- *Orchidaceae* «família das orquídeas»: ↑ P3+2:1 [A1+2° Ğ(3)] – perigónio de dois verticilos “P3+2” de três tépalas, uma das tépalas do verticilo interno distinta das restantes “:1”; androceu e gineceu concrescentes “[...]”; androceu de três estames “A1+2°”, dois deles estéreis “2°”; gineceu ínfero “Ğ” sincárpico e tricarpeolar “(3)”;
- *Triticum* «trigos» (*Poaceae*): ↔ P2 A3 G(1,2°) – flores bissimétricas^[76] (“↔”, com dois planos de simetria porque ocorrem duas lodículas); perigónio reduzido a 2 lodículas “P2”; androceu com 3 estames; gineceu súpero, sincárpico, com 1 carpelo fértil e 2 estéreis “(G1, 2°)”;
- *Brassica napus* «nabo» (*Brassicaceae*) (Figura 157-A): ↔ K4 C4 A2+4 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 “A2+4”; gineceu súpero, sincárpico de 2 carpelos;

- *Solanum nigrum* «erva-moira» (*Solanaceae*) (Figura 157-B): * K(5) [C(5) A5] G(2) – flores actinomórficas; cálice sinsépalo de 5 sépalas; 5 pétalas soldadas num tubo; 5 estames epipétalos “[...]”; gineceu bicarpeolar, sincárpico e súpero;
- *Salvia verbenaca* «sálvia» (*Lamiaceae*) (Figura 157-C): ↑ K(3:2) [C(3:2) A2] G(2) – flores zigomórficas; cálice pentâmero sinsépalo, com 2 grupos de sépalas, o inferior com 3 sépalas e o superior com 2 “(3:2)”;
- *Lupinus angustifolius* (*Fabaceae*) (Figura 156-B): ↑ K(2:3) C2:3 A(10) G1;
- *Helianthus annuus* «girassol» (*Asteraceae*) (Figura 117-B): flores de dois tipos: ↑ K(0) [C(3) A(5)] Ğ(2) (flores liguladas, localizadas na margem do capítulo) e * K(0) [C(5) A(5)] Ğ(2) (flores tubulosas).

[76] Interpretado à letra, o conceito de flor nua não é aplicável às gramíneas. Na prática, a maior parte dos autores consideram que as gramíneas têm flores nuas porque as lodículas são quase invisíveis a olho nú e desempenham uma função muito distinta do perianto ancestral.

8. FRUTO E SEMENTE

FRUTO

Definição e função 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 receptáculo (**pseudofrutos**) ou nos caules da inflorescência (**infrutescências**) (Figura 158). O conceito de infrutescência^[77] é usado neste texto num sentido lato: qualquer inflorescência com as flores convertidas 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 e germinação das sementes, no estabelecimento das plântulas e na promoção da variação genética. Para tal desempenha uma ou mais das seguintes funções (aprofundadas no ponto "[Dispersão](#)"):

- Proteção da semente contra predadores e parasitas;
- Promoção da dispersão da semente;
- Facilitação do enterramento das sementes;
- Melhoria das condições nutritivas do solo onde germina a semente através da libertação, por mineralização microbiana, dos nutrientes contidos nos seus tecidos.

Os tipos maiores 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 muitas outras, inclui géneros com frutos secos, deiscentes ou indeiscentes, barocóricos ou dispersos pelo vento, e géneros com frutos carnudos. Estas observações

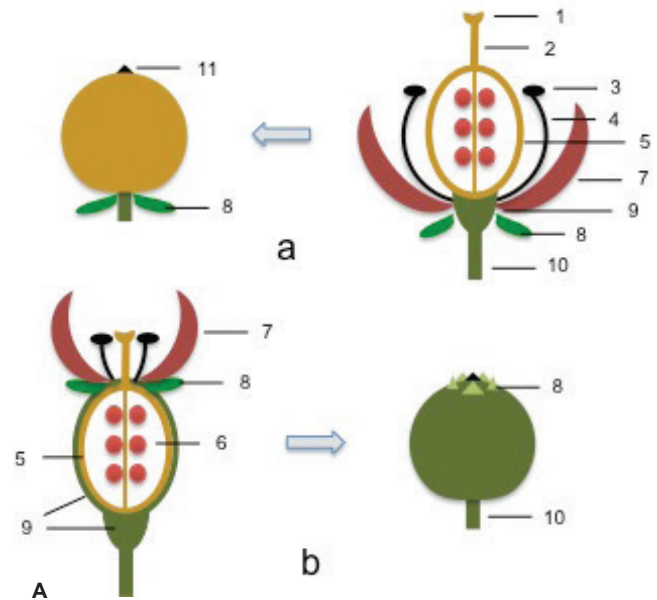


Figura 158. Fruto s.str. vrs. pseudofruto. A) Representação esquemática. **a)** Flor hipogínica de ovário súpero e fruto com sépalas persistentes; **b)** Flor epigínica de ovário ínfero e pseudofruto com sépalas persistentes; *n.b.*, posição das sépalas num fruto (a) e num pseudofruto (b): 1 - estigma; 2 - estilete; 3 - antera; 4 - filete; 5 - ovário (tecidos carpelares); 6 - primórdios seminiais; 7 - pétalas; 8 - sépalas; 9 - receptáculo (*n.b.*, que nas flores de ovário ínfero o receptáculo envolve os tecidos ovariais); 11 - estigma persistente no fruto. **C)** Fruto de *Solanum muricatum* (*Solanaceae*) uma cultura andina pouco conhecida na Europa. **B)** Pseudofruto de *Mespilus germanica* (*Rosaceae*), um fruto muito antigo caído em desuso. [A] redesenhado de van Wyk & van Wyk (2006); B e C) fotos do autor.]

[77] Alguns autores designam a infrutescência por fruto múltiplo.

Quadro 33. Critérios de classificação dos frutos s.l.

Tipo	Descrição e exemplos
Quanto à origem	
Frutos s. str.	Procedentes de uma só flor de ovário súpero. Subdivididos em dois grandes subtipos em função da concrecência do ovário: (i) Frutos simples – gineceu unipistilado, qualquer que seja o número de carpelos; <i>e.g.</i> , cereja e pêsego. (ii) Frutos múltiplos (= frutos agregados) – gineceu multipistilado, <i>i.e.</i> , apocárpico; cada pistilo dá origem a um frutículo; o fruto múltiplo é constituído pelo conjunto dos frutículos; <i>e.g.</i> , drupéolas na amora (<i>Rubus</i>) e aquenioides no morango.
Pseudofrutos (= frutos complexos ou falsos frutos)	Provenientes de uma só flor de gineceu ínfero; incorporam tecidos do hipanto, <i>e.g.</i> , maçã, pêra e marmelo.
Infrutescências	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 e figo.
Quanto à consistência	
Frutos s.l. secos	Pericarpo delgado e mesocarpo com um baixo teor em água; <i>e.g.</i> , cápsula da papoila.
Frutos s.l. carnudos	Pericarpo normalmente espesso, e mesocarpo rico em água e de consistência carnuda. Nos pseudofrutos carnudos os tecidos carnudos têm geralmente origem no hipanto e não nos tecidos carpelares. O endocarpo pode ser brando, coriáceo ou apresentar-se endurecido, <i>i.e.</i> , lenhoso. Exemplos: endocarpo brando – bago de uva; endocarpo coriáceo – maçã; endocarpo lenhoso – cereja.
Quanto à deiscência	
Frutos s.l. deiscentes	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.
Frutos s.l. indeiscentes	As sementes dispersam-se inclusas no fruto; unidade de dispersão (diásporo) é o fruto; <i>e.g.</i> , fruto do girassol. O esquizocarpo é um tipo particular de fruto indeiscente que se fragmenta na maturação em mericarpos; diásporo constituído por um fragmento de fruto com uma ou mais sementes inclusas; <i>e.g.</i> , fruto da malva.
Quanto ao número de carpelos	
Unicarpelar	Com origem num ovário com um carpelo; <i>e.g.</i> , cereja.
Bicarpelar	Com origem num ovário de 2 carpelos; <i>e.g.</i> , fruto da couve
Pluricarpelar	Com origem num ovário com 3 ou mais carpelos; <i>e.g.</i> , maçã

Quadro 34. Tipos de frutos s.l.

Tipo	Descrição e exemplos
Frutos múltiplos	
Múltiplo de aquénios	Frutículos tipo aquénio (aquenioides); <i>e.g.</i> , <i>Ranunculus</i> (<i>Ranunculaceae</i>) e <i>Clematis</i> (<i>Ranunculaceae</i>). No morango, pequenos aquenioides estão dispersos na superfície de um hipanto vermelho e carnudo. O cinorrodo 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 <i>Rosa</i> (<i>Rosaceae</i>) «roseiras».
Múltiplo de drupas	Frutículos tipo drupa (drupéolas); <i>e.g.</i> , amoras de <i>Rubus</i> (<i>Rosaceae</i>) «silvas».
Outros frutos múltiplos	Plurissâmara ; <i>e.g.</i> , <i>Ailanthus altissima</i> [<i>Simaroubaceae</i>] «ailanto». Fruto múltiplo de folículos ; <i>e.g.</i> , <i>Spiraea</i> [<i>Rosaceae</i>] «grinaldas-de-noiva». Bifolículo , presente num grande número de <i>Apocynaceae</i> .
Frutos simples esquizocárpicos	
Clusa	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 <i>Lamiaceae</i> e das <i>Boraginaceae</i> .
Regma	Fruto seco, pluricarpelar, com estiletos muito longos, rígidos e persistentes no fruto; divide-se em 5 mericarpos aristados higroscópicos; característico das <i>Geraniaceae</i> .
Dissâmara (= samarídeo)	Fruto seco, bicarpelar, na maturação dividido em 2 mericarpos alados; característico do género <i>Acer</i> (<i>Sapindaceae</i>) «aceres ou bordos».
Lomento	Fruto seco, mono ou bicarpelar e polispérmico; dividido na maturação num número variável de mericarpos. Dois subtipos bastante frequentes: (i) vagem lomentácea – característica de alguns géneros de <i>Fabaceae</i> , <i>e.g.</i> , <i>Ornithopus</i> «serradelas»; (ii) silíqua lomentácea – tipo particular de silíqua característico de algumas <i>Brassicaceae</i> ; <i>e.g.</i> , <i>Raphanus raphanistrum</i> (<i>Brassicaceae</i>) «saramago».

Frutos simples secos	
Cariopse	Fruto indeiscente, monospermico, com semente intimamente aderente ao fruto; característico das <i>Poaceae</i> .
Aquénio	Fruto indeiscente, uni a pluricarpelar, monospermico, com uma semente mais ou menos livre (não aderente ao fruto, excepto no ponto de encontro do funículo com a parede interna do fruto). Fruto muito frequente na Natureza; e.g., <i>Urtica</i> (<i>Urticaceae</i>) «urtigas», <i>Fumaria</i> (<i>Papaveraceae</i>) e algumas <i>Fabaceae</i> como os <i>Trifolium</i> «trevos». Alguns tipos de aquénio merecem uma designação particular: sâmara - aquénio alado, e.g., <i>Ulmus</i> (<i>Ulmaceae</i>) «ulmeiros»; noz – aquénio de grande dimensão de pericarpo endurecido, e.g., <i>Corylus avellana</i> (<i>Betulaceae</i>) «aveleira»; utrículo – aquénio envolvido por duas brácteas concrecentes, característico das <i>Cyperaceae</i> .
Cápsula	Fruto deiscente, pluricarpelar, polispermico, uni ou plurilocular; consoante o tipo de deiscência a cápsula pode ser: poricida (por poros), e.g., <i>Papaver</i> [<i>Papaveraceae</i>] «papoilas»; loculicida (pela nervura média do carpelo), e.g., <i>Lilium</i> [<i>Liliaceae</i>]; septicida (pelas suturas carpelares), e.g., <i>Aristolochia</i> [<i>Aristolochiaceae</i>]; septifraga (pela nervura média e pelas suturas carpelares), e.g., <i>Datura stramonium</i> [<i>Solanaceae</i>] «figueira-do-inferno»; ou transversal (pixídio) , comum nas <i>Amaranthaceae</i> .
Vagem	Fruto geralmente deiscente pela sutura carpelar e pela nervura média do carpelo (duas linhas de deiscência), monocarpelar, polispermico, com as sementes dispostas numa única série (fiada) na proximidade da sutura carpelar; característica da grande maioria das <i>Fabaceae</i> ; algumas fabóideas (e.g., <i>Medicago</i> «luzernas») e a maioria das <i>Caesalpinioideae</i> (e.g., alfarrobeira) produzem vagens indeiscentes.
Silíqua	Fruto deiscente pelas suturas carpelares (duas linhas de deiscência), bicarpelar, polispermico, sementes dispostas em duas séries na vizinhança de cada uma das suturas carpelares. Característico da maioria das <i>Brassicaceae</i> .
Folículo	Fruto deiscente pela sutura carpelar (uma linha de deiscência), monocarpelar, polispermico; e.g., <i>Grevillea</i> (<i>Proteaceae</i>) e <i>Hakea</i> (<i>Proteaceae</i>).
Frutos simples carnudos	
Baga	Fruto indeiscente, polispermico, de epicarpo delgado, mesocarpo carnudo e endocarpo membranáceo; e.g., <i>Solanum lycopersicum</i> «tomateiro» e <i>Capsicum annuum</i> «pimenteiros» na família das solanáceas, e <i>Vitis vinifera</i> (<i>Vitaceae</i>) «videira-europeia».
Hesperídio	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> , <i>Rutaceae</i>).
Drupa	Fruto indeiscente, mono a pluricarpelar, endocarpo lenhoso (caroço), com uma (raramente mais) semente incluída num único caroço; e.g., <i>Olea europaea</i> (<i>Oleaceae</i>) «oliveira»; característico da subfam. <i>Prunoideae</i> (<i>Rosaceae</i>).
Nuculânio (= pirenário)	Fruto drupáceo derivado de um ovário bi ou pluricarpelar com 2 ou mais caroços (núculas) individualizados; e.g., <i>Frangula</i> (<i>Rhamnaceae</i>) «sanguinho-de-água». Alguns <i>Crataegus</i> (<i>Rosaceae</i>) «pilriteiros» produzem um pomo com dois ou mais caroços, com pouca propriedade também designado por nuculânio .
Pseudofrutos	
Glande	Pseudofruto seco, indeiscente, monospermico, de pericarpo coriáceo e envolvido por uma cúpula; característico das <i>Fagaceae</i> .
Balaústia	Pseudofruto de pericarpo coriáceo, interior dividido em cavidades por lamelas delgadas e repleto de sementes de episperma carnudo (= sarcotesta); e.g., <i>Punica granatum</i> (<i>Lythraceae</i>) «romãzeira».
Pomo	Pseudofruto carnudo, polispermico, pluricarpelar (geralmente 5 carpelos), endocarpo não lenhoso. Muito frequente na subfam. <i>Maloideae</i> (<i>Rosaceae</i>); e.g., macieira, pereira e marmeleiro.
Pseudoaquénio	Pseudofruto análogo a um aquénio proveniente de um gineceu ínfero. A cipsela é um pseudoaquénio rematado por um papilho , i.e. por uma coroa de escamas, sedas (pelos rígidos e fortes) ou de pelos, simples (não ramificados) ou plumosos (se ramificados); característico da família <i>Asteraceae</i> ; também frequente em <i>Dipsacaceae</i> e <i>Valerianaceae</i> .
Pseudobaga	Semelhante a uma baga mas com origem num ovário ínfero; e.g., <i>Musa</i> (<i>Musaceae</i>) «bananeiras». O pepónio é uma pseudobaga frequentemente de grande tamanho, derivada de um gineceu pluricarpelar, polispermico, de epicarpo rijo, mesocarpo carnudo, endocarpo muito tênue e placentas muito desenvolvidas; característico das <i>Cucurbitaceae</i> .
Pseudocápsula	Semelhante a uma cápsula mas com origem num ovário ínfero; e.g., <i>Eucalyptus</i> (<i>Myrtaceae</i>) «eucaliptos».
Pseudodrupa (trima)	Semelhante a uma drupa mas com origem num ovário ínfero; e.g., <i>Juglans regia</i> (<i>Juglandaceae</i>) «nogueira».
Cremocarpo	Pseudofruto esquizocárpico, seco, indeiscente e bicarpelar; separa-se na maturação em dois mericarpos. Característico das <i>Apiaceae</i> (= <i>Umbelliferae</i>).
Infrutescências	
Sorose	Derivado de uma inflorescência tipo espádice. São carnudos e participam na infrutescência o eixo da inflorescência, pedicelos, ovários e brácteas; e.g., <i>Ananas comosus</i> (<i>Bromeliaceae</i>) «ananás» e <i>Morus</i> (<i>Moraceae</i>) «amoreiras».
Sícono	Resulta de uma inflorescência de pedúnculo piriforme, carnudo na maturação, que envolve por completo as flores, tendo uma abertura para o exterior pelo qual penetram os insectos polinizadores (<i>Hymenoptera</i> , <i>Agaonidae</i>); as flores ♀ dão origem a frutos verdadeiros carnudos. Característico dos <i>Ficus</i> (<i>Moraceae</i>) «figueiras».
Ouriço	Infrutescência com brácteas espinhosas que envolvem 2-3 pseudo-aquénios (castanhas). Característico das fagáceas dos géneros <i>Castanea</i> «castanheiros» e <i>Fagus</i> «faias».

Chave dicotômica 4. Tipos de frutos s.l.**Grupos**

1. Estrutura complexa, derivada de uma inflorescência e em cuja constituição estão envolvidos tecidos com origem caulinar e/ou antófilos estéreis	[Infrutescência] Grupo 6
- 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	[Fruto s.l.] 2
2. Gineceu pluricarpelar apocárpico	[Fruto múltiplo] Grupo 1
- Gineceu monocarpelar ou pluricarpelar sincárpico	3
3. Ovário ínfero	[Pseudofruto] Grupo 5
- Ovário súpero	[Fruto s.str.] 4
4. Fruto fragmentando-se na maturação, dispersando-se 1 ou mais sementes inclusas numa porção de ovário	[Fruto simples esquizocárpico] Grupo 2
- Fruto não se fragmentando na maturação; fruto com sementes inclusas ou sementes <i>per se</i> como unidades de dispersão	5
5. Fruto carnudo	[Fruto carnudo] Grupo 4
- Fruto seco	[Fruto seco] Grupo 3
Grupo 1. Frutos múltiplos	
1. Frutículos alados	Plurisâmara
- Frutículos não alados	2
2. Frutículos carnudos de endocarpo lenhoso (com caroço)	Múltiplo de drupas
- Frutículos não carnudos	3
3. Frutículos com uma semente	4
- Frutículos com duas ou mais sementes	5
4. Com uma úrnula carnuda envolvendo os frutículos	Cinorrodo
- Sem úrnula	Múltiplo de aquénios s.str.
5. Dois frutículos	Bifolículo
- Mais de dois frutículos	Múltiplo de folículos
Grupo 2. Frutos simples esquizocárpicos	
1. Dois mericarpos com asa membranosa	Dissâmara
- Mericarpos não alados	2
2. Gineceu monocarpelar	Vagem lomentácea
- Gineceu di ou pluricarpelar	3
3. Gineceu bicarpelar	4
- Gineceu pluricarpelar, com estiletos persistentes organizados numa coluna rígida	Regma
4. Semelhante a uma silíqua, fragmentado dois ou mais mericarpos	Silíqua lomentácea
- Derivado de um ovário profundamente 2-partido que se divide em 4 mericarpos monosperímicos na maturação	Clusa
Grupo 3. Frutos simples secos	
1. Sementes inclusas no fruto na maturação (fruto como unidade de dispersão)	[Fruto indeiscente] 2
- Sementes libertas do fruto na maturação (semente como unidade de dispersão)	[Fruto deiscente] 6
2. Semente intimamente soldada às paredes do ovário	Cariopse
- Semente livre, conectada à parede do ovário por um funículo	[aquénio s.l.] 3

3. Frutos alados	Sâmara
- Frutos não alados	4
4. Fruto de grande dimensão de pericarpo lenhoso e endurecido	Noz
- Frutos de pequena dimensão	5
5. Frutos envolvidos por duas brácteas concrecentes	Utrículo
- Frutos não envolvidos por brácteas	Aquénio s.str.
6. Gineceu monocarpelar	7
- Gineceu pluricarpelar	8
7. Deiscente por uma fenda longitudinal	Folículo
- Deiscente por duas fendas longitudinais	Vagem
8. Gineceu bicarpelar com dois lóculos separados por um falso septo	Silíqua
- Gineceu pluricarpelar	Cápsula
Grupo 4. Frutos simples carnudos	
1. Endocarpo lenhoso, fruto monosperímico	2
- Endocarpo membranáceo	3
2. Um caroço	Drupa
- Dois ou mais caroços	Nuculânio
3. Interior do endocarpo revestido de pelos glandulosos	Hesperídio
- Interior do endocarpo não glanduloso	Baga
Grupo 5. Pseudofrutos	
1. Pseudofruto seco	2
- Pseudofruto carnudo	7
2. Pseudofruto monosperímico	3
- Pseudofruto polisperímico	5
3. Pseudofruto envolvido por uma cúpula	Glande
- Pseudofruto não envolvido por uma cúpula	4
4. Pseudofruto alado	Pseudosâmara
- Pseudofruto não alado, rematado por um papilho (cálice reduzido a um conjunto de pelos)	Cipsela
5. Pseudofruto esquizocárpico com dois mericarpos	Cremocarpo
- Pseudofruto não esquizocárpico e polisperímico	6
6. Sementes de pericarpo carnudo	Balaústia
- Sementes de pericarpo não carnudo	Pseudocápsula
7. Pseudofruto monosperímico de endocarpo lenhoso (com um caroço)	Pseudodrupa
- Gineceu polisperímico	8
8. Placenta muito desenvolvida	Pepónio
- Placenta pouco desenvolvida	9
9. Endocarpo membranáceo	Pomo
- Endocarpo não membranáceo	Pseudobaga s.str.
Grupo 6. Infrutescências	
1. Infrutescências secas com 2-3 pseudoaquénios envolvidos por brácteas espinhosas	Ouriço
- Infrutescências carnudas	2
2. Flores encerradas numa estrutura carnuda de origem caulinar	Sícono
- Flores livres ao longo do eixo (ráquis) da inflorescência	Sorose



Figura 159. Frutos, frutificações e sementes. 1. Ramo de amendoeira. 2. Cálice sinsépalo de *Hyoscyamus* sp. (*Solanaceae*) «meimendro». **Frutos s.str. e pseudofrutos:** 3. Vagem de feijoeiro-vulgar; 4. Drupa de pessegueiro; 5. Endocarpo com semente inclusa (caroço) de pessegueiro; 6. Endocarpo e semente de pessegueiro; 7. Drupa de amendoeira; 8. Caroço de amendoeira; 9. Cipsela de *Asteraceae*; 10. Sâmar de *Fraxinus angustifolia* (*Oleaceae*) «freixo»; 11. Tegumento a destacar-se da semente de feijoeiro-vulgar; 12. Semente revestida de pelos compridos em *Salix* sp. (*Salicaceae*) «salgueiros»; 13. Semente alada de pinheiro-bravo; 14. Cipsela sem papilho de *Asteraceae*; 15. Cariopse de trigo-mole; 16. Sâmar de *Ulmus* sp. (*Ulmaceae*) «ulmeiro»; 17. Fruto múltiplo de folículos de *Delphinium* sp. (*Ranunculaceae*) «espora»; 18. Vagem de *Cytisus scoparius* (*Fabaceae*) «gesta-das-vassouras»; 19. Cápsula de *Viola* (*Violaceae*) «violeta»; 20. Cápsula de *Papaver rhoeas* (*Papaveraceae*) «papoila-comum»; 21. Cápsula de *Anagallis* sp. (*Myrsinaceae*) «morrião»; 22. Drupas de *Prunus cerasus* (*Rosaceae*) «gingeira»; 23. Baga de *Atropa belladonna* (*Solanaceae*) «beladona»; 24. Baga de videira; 25. Fruto múltiplo de aquênios de *Ranunculus* sp. (*Ranunculaceae*) «ranúnculo»; 26. Fruto múltiplo de folículos *Consolida ajacis* (*Ranunculaceae*) «esporas-de-jardim»; 27. Dissâmara de *Acer pseudoplatanus* (*Sapindaceae*) «plátano-bastardo»; 28. Fruto múltiplo de drupas de *Rubus* sp. (*Rosaceae*) «amora»; 29. Fruto múltiplo de aquênios de *Fragaria x ananassa* (*Rosaceae*) «morangueiro». **Infrutescências:** 30. Sorose de *Morus nigra* (*Moraceae*) «amoreira-negra»; 31. Sorose de ananás; 32. Sícono de figueira. **Frutificações:** 33. Pinha de piheiro-bravo; 34. Escama fértil com duas sementes de pinheiro-bravo. [Coutinho 1898].

sugerem que a evolução dos frutos é muito flexível, que não está sujeita a grandes estrangimentos filogenéticos [Vol. II].

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 tecidulares, mais fáceis de reconhecer nos frutos carnudos:

- **Epicarpo** (*exocarp*) – corresponde à epiderme exterior (da página inferior) da(s) folha(s) carpelar(es) que compõem o pistilo;
- **Mesocarpo** (*mesocarp*) – tecido formado a partir do parênquima e dos feixes vasculares das folhas carpelares;
- **Endocarpo** (*endocarp*) – corresponde à epiderme interior (da página superior) das folha(s) carpelar(es).

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, 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. O pericarpo dos frutos secos é caracterizado pela presença de esclerênquima e de parênquima não suculento. As fibras de esclerênquima do mesocarpo do coco atingem 1mm 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 a função de proteger a semente, em particular quando o fruto é deglutido por um animal dispersor. Em linguagem corrente apelida-se de pedúnculo o “pé” dos frutos mesmo que este, em termos botânicos, seja um pedicelo.

Critérios de classificação dos frutos s.l.

Os critérios mais importantes na sistemática dos frutos s.l. são a origem, a consistência, a deiscência, o número de carpelos e o número de sementes. Com base nestes critérios definem-se os termos referenciados no Quadro 33. Na classificação dos frutos s.l. é ainda tomada em consideração 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 de forma em resposta a um estímulo ambiental. As floras sul-africanas 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, expelem as sementes após fogo. O eucalipto tem um comportamento similar (dos Santos *et al.* 2015).

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 34, Chave dicotómica 4 e na Figura 159 referem-se os subtipos mais relevantes em ecossistemas naturais ou comuns nas plantas de interesse económico.

Na documentação taxonómica é corrente não diferenciar aquénio de pseudo-aquénio, cápsula de pseudocápsula, baya de pseudobaya e drupa de pseudodrupa. Para evitar inconsistências terminológicas na concretização da natureza do fruto usam-se os adjectivos aqueniforme, capsular, baciforme e drupáceo.

O fruto das roseiras é frequentemente interpretado como um pseudofruto. 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.

Partes edíveis nos frutos s.l.

As partes edíveis dos frutos s.l. adequados à alimentação humana variam de espécie para espécie. Em diferentes combinações, podem envolver as estruturas referidas no Quadro 35 (Figura 160). Em número, consomem-se mais tipos de frutos carnudos do que de frutos secos. No entanto, a maior parte das calorias das dietas actuais provêm das cariopses de gramíneas um fruto seco intimamente soldado com a semente, à qual cabe a maior parte da biomassa. À Figura 160 poder-se-iam adicionar bráctea, 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, o pistacheiro, o cas-

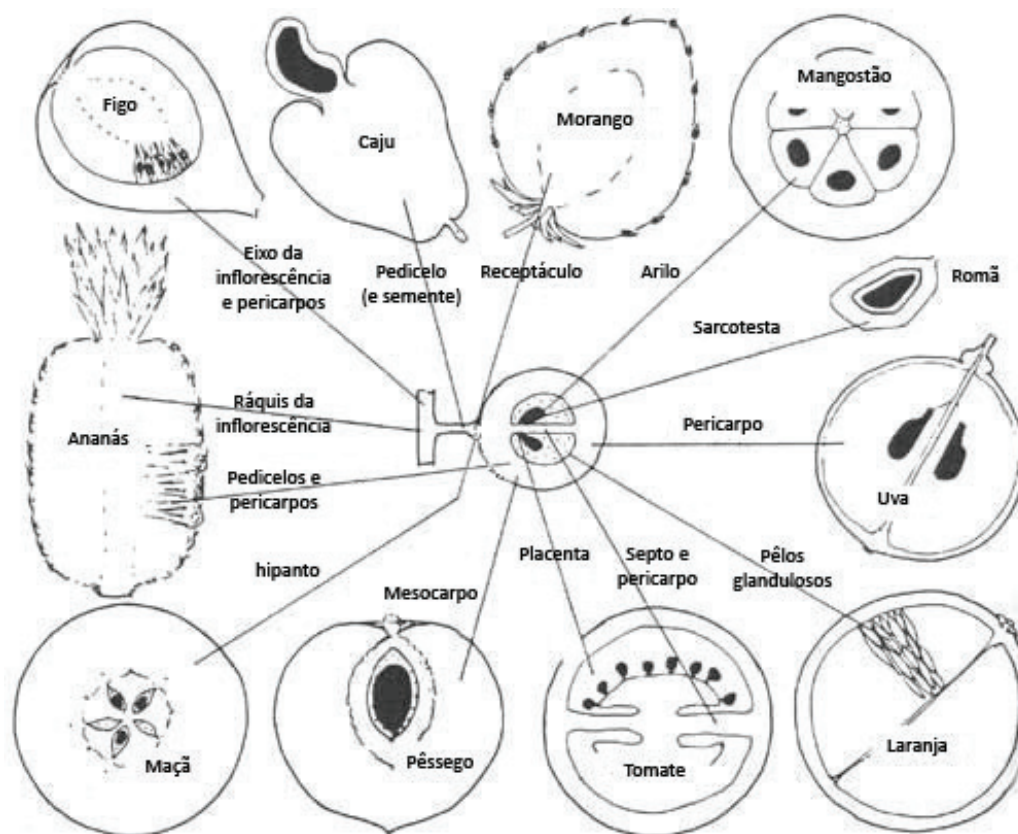


Figura 160. Partes edíveis nos frutos s.l. cultivados. [Adaptado, com modificações, de Monselise (1986)].

Quadro 35. 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. pêssego e demais prunoideas). No tomate, além do pericarpo, são muito importantes as placentas e os septos.
Tecidos de um hipanto	Nas pomoideas (<i>Maloideae</i> , <i>Rosaceae</i>) os tecidos carpelares são pouco relevantes no volume do fruto porque grande parte da polpa dos pomos tem origem nos tecidos do hipanto.
Tecidos do receptáculo	No morango, o receptáculo 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 glandulosos	Cada carpelo (gomo) do hesperídio característico dos citrinos está preenchido com pelos glandulosos ricos em água.
Pedúnculo do fruto	No <i>Anacardium occidentale</i> (<i>Anacardiaceae</i>) «cajueiro» o fruto é seco, o pedúnculo, em contrapartida, é carnudo e doce; a castanha-de-caju é uma semente que se consome torrada.
Eixo primário da inflorescência (= ráquis)	No figo (<i>Ficus carica</i> , <i>Moraceae</i>) 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 que 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. Na <i>Garcinia mangostana</i> (<i>Clusiaceae</i>) «mangostão» e nos maracujás comestíveis (<i>Passiflora</i> sp.pl., <i>Passifloraceae</i>), o pericarpo é adstringente mas os arilos das sementes, pelo contrário, 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 ervilha.

tanheiro, e a castanha-de-cajú. As sementes destas plantas têm baixos teores em água, são ricas em lípidos e em energia, sendo consumidas em fresco ou após um processamento simples (*e.g.*, torrefação). Correspondem às *nuts* dos autores anglo-saxónicos.

SEMENTE

Constituição da semente. Tecidos de reserva.

A semente é um primórdio seminal maduro, por regra, fecundado. A semente madura é um mosaico de tecidos de diferente proveniência e ploidia, constituída por (Figura 166):

- **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 resultante da conjugação da oosfera com um núcleo espermático; os cotilédones, com ou sem função de reserva, são parte integrante do embrião.

Nas sementes ocorrem dois tipos de tecidos de tecidos de reserva:

- **Endosperma** – tecido de reserva triploide, geralmente constituído por células vivas (mortas nas gramíneas), com origem na fecundação da célula central por um núcleo espermático;
- **Perisperma** – tecido diploide de origem maternal (células do nucelo), ausente das gimnospérmicas e pouco frequente nas angiospérmicas.

Os conceitos botânico e agronómico de semente são distintos. Em agricultura, todas as estruturas procedentes do desenvolvimento da flor usadas para realizar sementeiras são entendidas como semente. Por exemplo, os grãos de cereais (e de todas as gramíneas) são frutos para o botânico e semente para os agrónomos.

Episperma

O episperma^[78] evita a destruição da semente por dessecção ou predação, e ao participar nos mecanismos de dormência e quebra da dormência da semente ("[Dormência e germinação da semente](#)") funciona como um sensor de condições ambientais adequadas à germinação. As plantas parasitas da família *Loranthaceae* produzem sementes

[78] Em linguagem corrente, o episperma é designado por **casca da semente** ou, simplesmente, por tegumento da semente. O termo testa é também usado para designar o episperma das sementes derivadas de primórdios com um único tegumento.

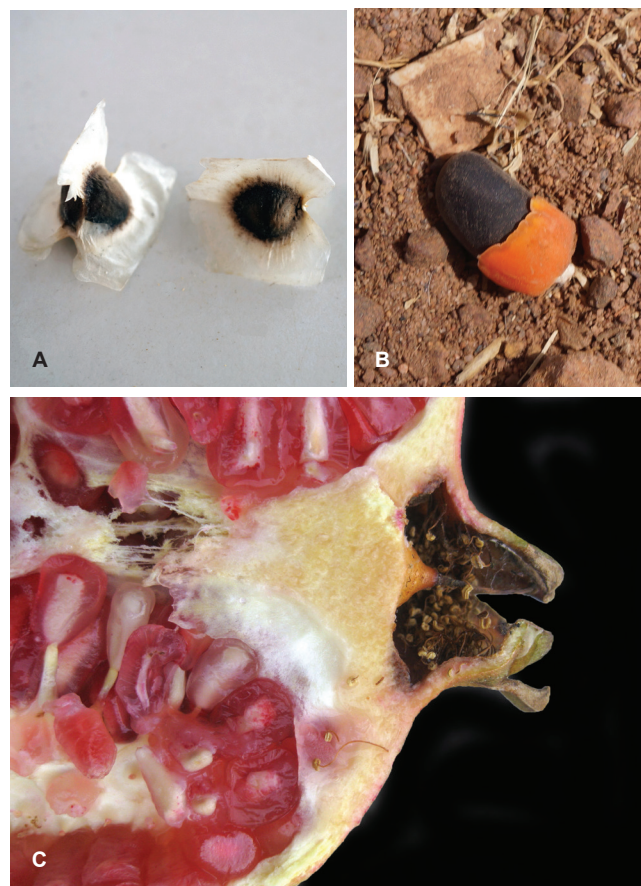


Figura 161. Estrutura do episperma. A) Semente alada de *Moringa oleifera* (Moringaceae) «moringa» (Cabo-Verde). B) Arilo de *Afzelia africana* (Fabaceae, Caesalpinioideae) (Guiné-Bissau). C) Sarcotesta em sementes de romã; *n.b.*, restos das sépalas e estames. [Fotos do autor].

muito pequenas sem episperma, uma característica rara na natureza. O episperma comporta uma ou duas camadas individualizadas consoante o primórdio seminal que dá origem à semente tenha um ou dois tegumentos. Nas sementes derivadas de primórdios com dois tegumentos, a camada interna do episperma designa-se por **tégmen** e a externa por **testa**. Ambas 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 166-E). 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.*, muitas leguminosas arbóreas tropicais. Se pelo contrário é carnuda e mole toma o nome de **sarcotesta** (Figura 161-C); *e.g.*, sementes de ginkgo e da romãzeira.

Na testa e menos no tégmen, é frequente uma **camada mecânica** (*mechanical layer*) que consiste numa ou mais camadas de células em paliçada, reforçadas pela síntese de uma espessa parede secundária (Rudall 2007); *e.g.*, sementes duras das fabáceas ("[Quebra de dormência](#)"). Em muitas famílias, a testa está impregnada de substâncias hidrofóbicas (*e.g.*, suberina) que a tornam impermeável à água. A testa pode também incluir células que libertam

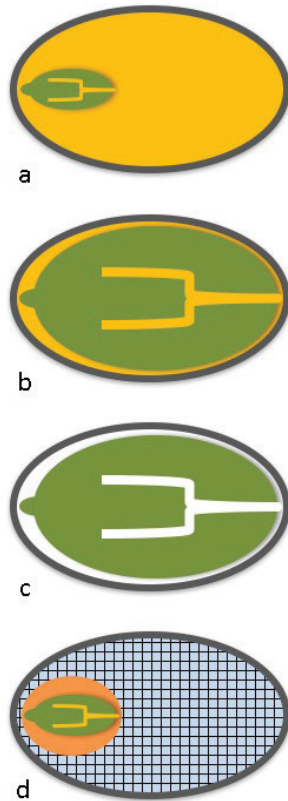


Figura 163. Reservas nutritivas da semente (representação esquemática): a - semente endospermica; b-c - sementes cotiledonares, com resíduos de endosperma em (a); d - semente perispermica. Legenda: preto - episperma, laranja - endosperma, verde - cotilédones, quadriculado - perisperma. [Original inspirado de várias fontes].

mucilagens em contacto com a água (*e.g.*, linho) que têm 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 do tegumento, presente em muitas espécies de dispersão anemocórica, designa-se por **asa**; *e.g.*, sementes de *Moringa oleifera* (*Moringaceae*) «moringa» (Figura 161-A). Os pêlos das sementes dos salgueiros (*Salix*, *Salicaceae*) e choupos (*Populus*, *Salicaceae*) têm a mesma função. Na superfície das sementes podem desenvolver-se vários tipos de excrescências nutritivas que actuam como recompensa para os vetores de dispersão endozoocórica, sendo a mais relevante o arilo. O **arilo** (*aril*) é uma excrescência de dimensão (pode cobrir por completo a semente) e localização variável na superfície do episperma, frequentemente de consistência carnuda (Font Quer 1985) (Figura 161-B). Dois tipos de arilo merecem uma designação especial:

- **Carúncula** – excrescência de pequena dimensão si-

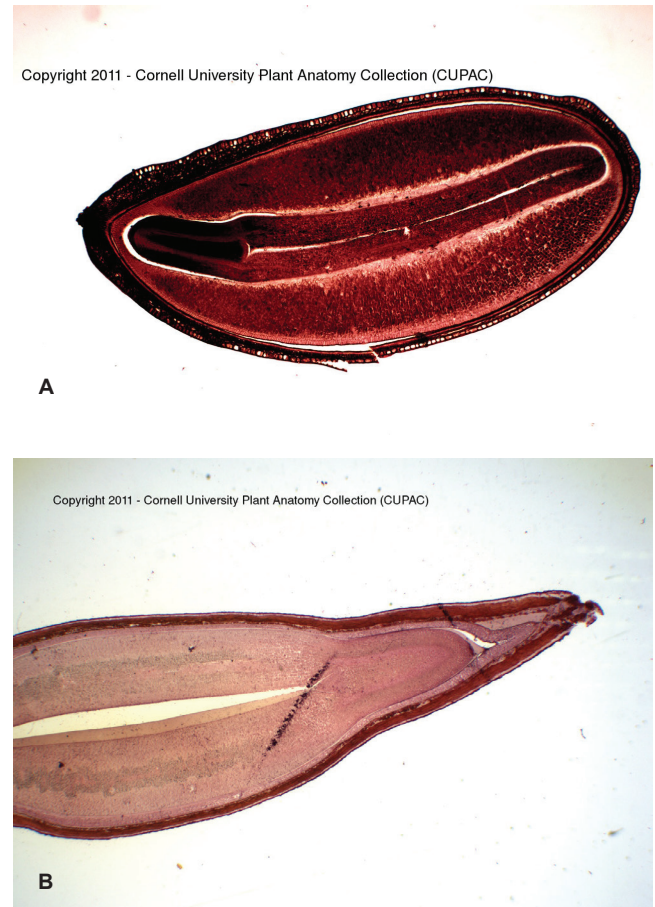


Figura 162. Reservas nutritivas da semente A) semente endospermica de *Celastrus* sp. (*Celastraceae*). B) Semente de cotiledonar de macieira (*Malus domestica*, *Rosaceae*), com uma camada residual de endosperma. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection].

tuada na proximidade do micrópilo; *e.g.*, sementes de *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) «eufórbias»;

- **Estrofiolo** – excrescência, muitas vezes em forma de asa, que se forma a partir da rafe na proximidade do hilo; *e.g.*, sementes de *Chelidonium majus* (*Papaveraceae*) «celidónia» e muitas leguminosas como o feijão-comum.

A inserção do funículo no primórdio seminal deixa uma pequena cicatriz na sua superfície designada por **hilo** (Figura 167). 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 através de um pequeno orifício na superfície do episperma. A forma e a posição relativa do hilo frente ao micrópilo na semente está correlacionada com o tipo de primórdio seminal. Os primórdios ortotrópicos originam sementes ovais ou arredondadas com o hilo e o micrópilo em pólos opostos, respetivamente, nas extremidades proximal e distal da semente. As sementes derivadas de primórdios campilotrópicos ou anatópicos têm uma forma reniformes e o micrópilo localiza-se na vizinhança do hilo (*e.g.*, feijão). Geralmente, num dos lados destas sementes, observa-se um rebordo que termina no hilo, conhecido

por **rafe**, que resulta da fusão lateral do funículo com o primórdio seminal (Figura 167).

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 163):

- **Cotilédones** – órgãos de reserva das **sementes cotiledonares** (Figura 162, Figura 167);
- **Endosperma** – tecido de reserva das sementes albuminosas (= **sementes endospérmicas**) (Figura 166), as sementes sem endosperma dizem-se **exalbuminosas**;
- **Perisperma** – característico das **sementes perispérmicas** (Figura 164); pouco frequente na natureza.

As monocotiledóneas são geralmente albuminosas (*e.g.*, todos os cereais). Entre outras características invulgares, as famílias monocotiledóneas da ordem *Zingiberales* têm também sementes perispérmicas (*e.g.*, *Canna indica*, *Cannaceae*). As plantas não monocotiledóneas geralmente acumulam reservas nos cotilédones, estando o endosperma ausente (*e.g.*, maioria das leguminosas) ou reduzido a uma delgada camada tecidular a envolver o embrião (*e.g.*, macieira, Figura 162-B). O rícino é uma eudicotiledónea de sementes endospérmicas, assim como o feno-grego (*Trigonella foenum-graecum*, *Fabaceae*).

As *Piperaceae*, uma família de magnoliídeas onde se inclui a pimenta (*Piper nigrum*), e as eudicotiledóneas da ordem dos *Caryophyllales* [*e.g.*, beterraba e as *Cactaceae* (catos)] acumulam perisperma nas sementes (Bewley *et al.* 2013). 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.*, *Piper nigrum* (*Piperaceae*) «pimenteira». Raramente, o hipocótilo pode servir como o órgão de reserva.

No endosperma das gramíneas coexistem três tipos de células. A **células amiláceas** (*starch cells*) constituem maior parte da massa do endosperma. São células não vivas, preenchidas com amido, por vezes com inclusões proteicas. A **camada de aleurona** (*aleurone layer*) desenvolve-se entre as células amiláceas e o tegumento (Figura 166-A). As **células de aleurona** (*aleurone cells*) são ricas em aleurona, uma proteína; entre outras funções, durante a germinação, libertam enzimas hidrolíticas 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).

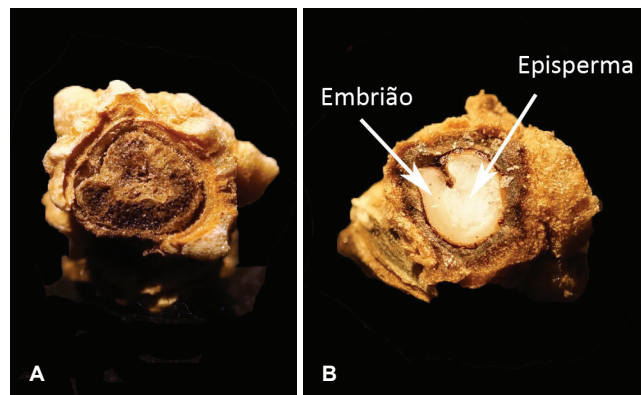


Figura 164. Semente perispérmica de *Beta vulgaris* (*Amaranthaceae*) «beterraba». **A)** Infrutescência. **B)** Semente escarificada (tegumento parcialmente eliminado), n.b. embrião a envolver uma massa mais clara de episperma. [Fotos do autor].



Figura 165. Textura do endosperma. Venda ambulante de coco-verde para água-de-coco e de coco-amarelo para consumo do endosperma sólido. Um dos cocos-verdes foi desbastado com uma catana evidenciando uma camada de endosperma sólido (Cartagena de Índias, Colômbia). [Foto do autor].

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 (fam. *Areaceae*); (ii) gelatinosa – com a consistência da gelatina; ou (iii) líquida – *e.g.*, água de coco de *Cocos nucifera* «coqueiro». No coqueiro a proporção entre o endosperma líquido e o endosperma sólido depende da idade do fruto. Nos frutos maduros, de cor amarela, 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 6-7 meses de idade (Figura 165).

As reservas das sementes, qualquer que seja a sua origem, podem ser constituídas por lípidos (*e.g.*, *Cocos nucifera* «coqueiro» e *Brassica rapa* «colza»), hidratos de carbono (sobretudo amido, *e.g.*, cariopse das gramíneas) e/ou proteínas (importantes nas leguminosas). Então, quanto à composição o endosperma pode, por exemplo, ser **amiláceo**, **oleaginoso**, ou **proteico**. As sementes de cereais (excepto milho-graúdo) contêm, em média, 60-70 % de amido na MS, e as de leguminosas menos de 50%.

O teor em lípidos atinge os 50% da MS das sementes do milho-graúdo e de amendoim. Quase todas as sementes contêm proteínas sob a forma de pequenos grânulos proteicos (grânulos de aleurona).

Embrião

As principais estruturas do embrião são a: (i) radícula, (ii) o(s) cotilédono(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 folheares. Na semente a radícula está situada na proximidade do micrópilo e a plúmula na zona

da calaza. Normalmente, as monocotiledóneas têm um cotilédono e as dicotiledóneas s.l. dois, embora existam bastantes exceções entre as dicotiledóneas s.l. (e.g., as *Nymphaeaceae* têm apenas um cotilédono). A dimensão dos cotilédones só é significativa nas sementes cotiledonares.

Estrutura da semente de gramíneas e leguminosas

Gramíneas

A **cariopse** – o fruto das gramíneas – compreende uma única semente, concrescente com o fruto. Em corte transversal identificam-se as seguintes estruturas: (i) um

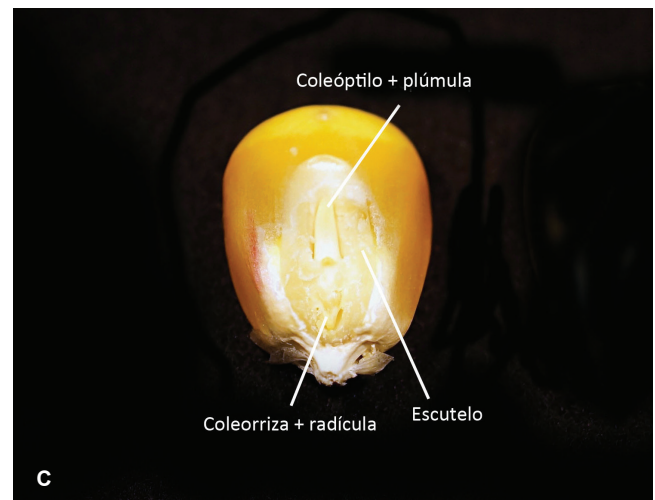
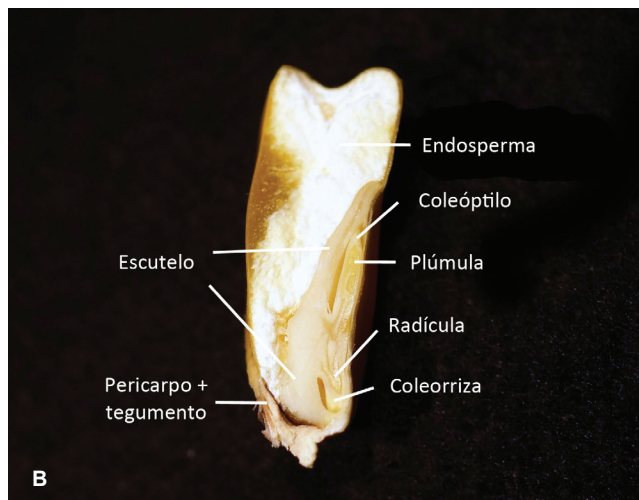
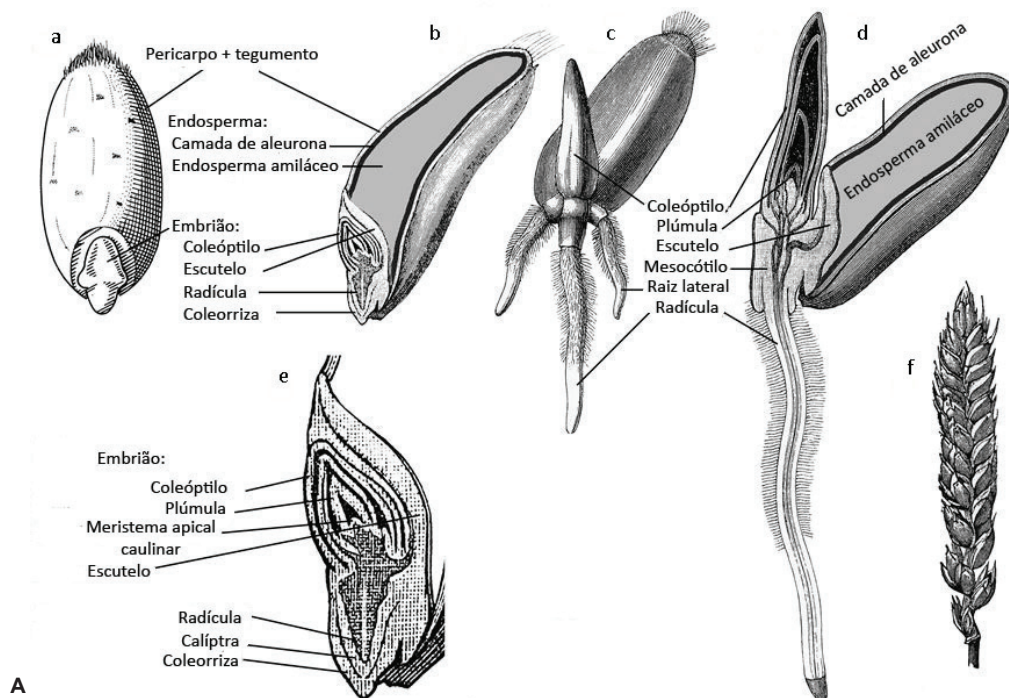


Figura 166. Estrutura da semente das gramíneas. A) Estrutura de uma semente de *Triticum aestivum* «trigo-mole»: a-b - semente; c-d - semente recém-germinada; e - estrutura do embrião; d - espiga de trigo. Corte longitudinal (B) e remoção do pericarpo + tegumento na zona do embrião (C) de *Zea mays* (Poaceae). [A] adaptado de www.seedbiology.de; B e C) fotos do autor].

preicarpo intimamente soldado ao tegumento da semente; (ii) a camada de aleurona; (ii) uma massa volumosa de células amiláceas, muito volumosa, constituído por; (iii) embrião, bem diferenciado, de grande complexidade, situado numa posição lateral (*v.i.*); (iv) um tegumento intimamente soldado ao pericarpo. Consoante as espécies, a semente apresenta-se (**sementes vestidas**, *e.g.*, aveias e cevada) ou não (**sementes nuas**, *e.g.*, trigo-mole e centeio) revestida pelas glumelas.

A proporção entre as várias estruturas da semente varia de espécie para espécie. No *Sorghum bicolor* «sorgo ou massambala», 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% (PROTA4U 2015).

Tendo como referência a semente da *Z. mays*, no embrião das gramíneas, por sua vez, identificam-se as seguintes estruturas (Figura 166):

- **Escutelo** – camada espessa, 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 folheares;
- **Coleóptilo** – folha especializada, 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;
- **Coleorriza** – estrutura de origem radicular em forma de bolsa que cinge e protege a radícula.

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 embrionar (cotilédone) e o coleóptilo à segunda. Menos apoio tem a hipótese de que o escutelo é a parte basal do cotilédone, e o coleóptilo o limbo.

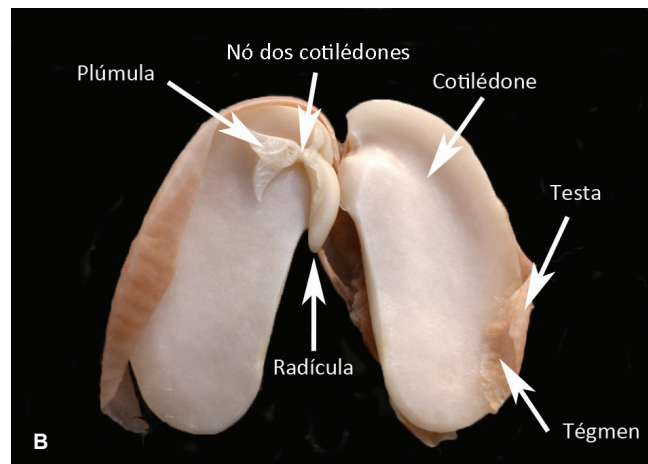


Figura 167. Estrutura da semente das leguminosas. Feijoeiro-comum. *N.b.* o feijão tem origem no primórdio seminal campilotrópico razão pela qual o micrópilo situa-se na vizinhança do hilo. [Fotos do autor.]

Leguminosas

A semente de feijoeiro-comum serve referência à estrutura da semente da maioria das leguminosas. Esta espécie tem uma morfologia mais simples que a da *Z. mays*. Segue a estrutura característica das sementes cotiledonares: dois cotilédones com a maior parte da massa da semente; um embrião onde se identificam radícula, hipocótilo, epicótilo e plúmula; e um tegumento (Figura 167). O tegumento tem duas camadas com origem nos dois tegumentos do primórdio seminal, sendo a camada mais externa a que imprime maior resistência ao perisperma. O hilo e o micrópilo são bem visíveis. Na proximidade do hilo, identifica-se uma saliência na rafe – um estrofiolo – que serve de porta de entrada para a água durante a germinação (Baskin *et al.* 2000).

II. Architettura, fenologia e fisionomia



Imagem da página anterior

Cedrus libani (*Pinaceae*) «cedro-do-líbano», árvore mítica das montanhas do Líbano.

Lu, Porto

Cortesia de Paulo Araújo

1. ARQUITETURA DO SISTEMA RADICULAR

IMPORTÂNCIA DO ESTUDO DO SISTEMA RADICULAR

A configuração espacial (arquitetura) do sistema radicular condiciona o acesso das plantas aos recursos contidos no solo. Se uma qualquer planta é capaz de capturar mais água e nutrientes do que os seus vizinhos, tem condições para produzir mais biomassa, mais superfície fotossintética com folhas mais eficientes, e maximizar o crescimento, a sobrevivência e a produção de descendentes. A importância do estudo do sistema radicular e da canópia das plantas é equivalente.

Para compreender a distribuição espacial e o funcionamento das raízes em condições de campo é preciso extrair cilindros de solo com sondas e separar, classificar, medir e pesar cuidadosamente as raízes, abrir valas e analisar o perfil do solo, dispersar as partículas do solo com água ou ar sob pressão, por exemplo (Figura 168). Os métodos não invasivos, adequados a estudos diacrónicos da raízes, são caros e enfrentam várias dificuldades técnicas. A canópia das plantas, pelo contrário, está exposta à observação e é muito mais rica em caracteres macroscópicos do que a raiz. Sabe-se, por isso, muito mais da arquitetura da canópia do que da arquitetura das raízes ("[Arquitetura da canópia](#)"). A raiz é a metade escondida e desconhecida das plantas.

A arquitetura das raízes tem uma particular influência na eficiência da absorção dos nutrientes de menor mobilidade no solo, como o fósforo. Características genéticas que aumentem o volume de solo explorado pelas raízes, com reduzidos custos metabólicos, *i.e.*, que aumentem a eficiência do sistema radicular, são particularmente vantajosas em solos pobres em nutrientes de baixa mobilidade. A absorção do fósforo é favorecida pela presença de aerênquima, de raízes pequeno diâmetro, de raízes superficiais muito ramificadas (porque as formas biodisponíveis deste nutriente estão concentradas nas camadas superficiais do solo), e pela produção abundante de pelos radiculares de grande comprimento (Hodge *et al.* 2009).

As raízes proteoides são outra alternativa. Em contrapartida, ramificações espaçadas e raízes laterais de grande comprimento são ótimas para a aquisição de azoto reduzido (Lynch 2013). A direção do sistema radicular condiciona o acesso da planta à água. Foi demonstrado que nos porta-enxertos de videira mais resistentes à secura, como a 'Rupestris du Lot' (um clone de *Vitis rupestris*) ou os clones de *V. berlandieri*, as raízes mais exteriores desenvolvem um ângulo agudo em relação à vertical, *i.e.*, o chamado **ângulo geotrópico** é inferior a 45° (Guillon 1905). Nos porta-enxertos mais sensíveis à secura as raízes são menos profundantes (ângulo geotrópico superior a 45°). O *Pennisetum glaucum* (*Poaceae*) «milheto, massango-liso» substitui o milho-graúdo nas regiões áridas do Sahel (África), entre outras razões, porque as suas raízes penetram rapidamente no solo, atingindo 1m de profundidade em apenas 33 dias (Gregory & Squire 1979).

À semelhança da parte aérea, o crescimento das raízes pode ser limitado por temperaturas excessivas, baixas ou altas. Se a canópia da planta é impedida de crescer pela poda ou pela falta de luz, as raízes são deprimidas pela falta de fotoassimilados. As características do solo que mais condicionam as raízes são a compactação, a profundidade, e a disponibilidade de recursos, onde se destacam a água, oxigénio e os nutrientes. Como em breve se verá, o sistema radicular tem um crescimento francamente mais oportunístico do que a parte aérea, dirigido pela distribuição espacial dos recursos no solo. A sua flexibilidade advém de uma estrutura modular que, ao invés dos caules, não é exteriormente evidente.

Estão, então, em causa dois importantes temas em torno da arquitetura do sistema vascular: a variação por causas genéticas e a plasticidade fenotípica. O desenho espacial do sistema radicular varia com a espécie, o ecotipo, a cultivar ou até o genótipo, e, para o mesmo genótipo, em função do historial de condições ambientais vividas pela planta. Nas próximas linhas abordo o primeiro tema recuperando a oposição entre os sistemas aprumado e fasciculado, complementada com dois exemplos bem representados na literatura, a planta do arroz (de sistema fasciculado) e as árvores (de sistema aprumado). As referências à plasticidade fenotípica do sistema radicular adicionam um pouco mais informação ao muito que já foi dito no ponto "[Estrutura modular das plantas. Totipotência celular](#)".

SISTEMA RADICULAR APRUMADO VS. SISTEMA FASCICULADO

Como antes referi, distinguem-se dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: aprumado e fasciculado (Figura 46). Genericamente, no sistema radicular fasciculado as raízes são semelhantes entre

si (homogêneas), finas, delicadas, com abundantes pelos radiculares. A relação entre o volume de raízes com capacidade de absorção e o volume total é elevada. Admite-se que este tipo de sistema radicular é mais eficiente do que a radicação aprumada (e por isso competitivamente vantajoso) na captura de água e nutrientes das camadas superficiais do solo. Tem um efeito melhorador no solo porque produz grandes quantidades de resíduos orgânicos, e o denso raizame que o caracteriza favorece a agregação das partículas do solo (melhora a estrutura do solo). A substituição de raízes (*turnover*) é maior nos sistema fasciculado do que no aprumado.

O sistema aprumado é particularmente eficiente a ancorar ao substrato plantas de grande dimensão e a absorver a água armazenada em camadas profundas do solo. A raiz profundante é inútil em solos encharcados. O sistema radicular aprumado é o mais adequado a solos pedregosos e/ou heterogêneos, com a água e os nutrientes irregularmente distribuídos no perfil. Por isso, a vegetação das regiões semidesérticas pedregosas tende a ser dominada por plantas lenhosas dicotiledóneas; nos solos homogêneos em climas similares preponderam as gramíneas (Breckle 2002).

Os **impermes** são camadas do solo compactas e resistentes à penetração das raízes, de origem natural [*e.g.*, horizonte B argílico (Bw) dos luvisolos, de grande expressão nos territórios mediterrânicos], ou causadas pelo pisoteio de animais (calo de pastoreio, fenómeno muito comum em pastagens), pela circulação de máquinas agrícolas, ou por mobilizações inadequadas do solo (**calo de lavoura**). Certas plantas de raiz aprumada são capazes de perfurar impermes e desta forma usufruir de um *stock* alargado de água e nutrientes. Vejamos uma consequência prática desta propriedade. A introdução de leguminosas pratenes com raiz aprumada (*e.g.*, tremoceiro-branco ou ervilheira) nas rotações mediterrânicas de culturas arvenses aumenta a produtividade dos cereais (Carvalho 2009). Estas leguminosas além deixarem algum azoto residual no solo (são fixadoras eficientes de azoto), abrem poros no horizonte Bw que no ano seguinte são aproveitados por plantas de sistema radicular mais débil (*e.g.*, milho e trigo). Nas rotações das regiões de clima temperado utiliza-se para o mesmo fim, por exemplo, a *Phacelia tanacetifolia* (*Hydrophyllaceae*).

As eudicotiledóneas radicantes nos nós (estolhosas ou rizomatosas) desenvolvem sistemas radiculares fasciculados. As plantas obtidas por estaca, e por outros métodos de propagação vegetativa que impliquem a formação de raízes adventícias, apresentam, geralmente, um sistema radicular de tipo fasciculado. Por conseguinte, as dicotiledóneas propagadas por semente (com raiz profundante) são mais resistentes à secura do que a plantas da mesma espécie propagadas por estaca, um aspecto de relevância agronómica.

Sistema radicular do arroz

No arroz, a planta modelo dos geneticistas de cereais, foram identificados quatro tipos de raízes. A raiz primária (seminal) emerge da semente aquando da germinação. Em seguida formam-se raízes adventícias (pós-embriónicas) primárias, primeiro no nó do coleóptilo, e depois noutros nós da base do caule. Tanto a raiz embrionária como as raízes adventícias primárias apresentam um geotropismo positivo. De qualquer modo, as raízes primárias adventícias, no arroz e em todas as monocotiledóneas, demonstram um geotropismo menos intenso do que a raiz primária das dicotiledóneas. Com o tempo a raiz primária acaba por ser substituída por raízes adventícias. No arroz, a ramificação das raízes adventícias primárias dá origem a mais dois tipos de raízes: raízes laterais de crescimento indeterminado profundantes, e raízes laterais determinadas, curtas e de geotropismo indefinido.

Como na videira, as plantas de arroz com sistemas radiculares com raízes de ângulo geotrópico pequeno (mais profundantes) são mais resistentes à secura. A arquitetura da raiz está a ser intensamente trabalhada pelos geneticistas do arroz nesse sentido (Uga *et al.* 2013). A arquitetura da raiz do arroz pode ser também manipulada através técnicas agronómicas, recorrendo à plasticidade natural do sistema radicular desta planta. O desenvolvimento de um sistema de raízes mais profundantes é um dos princípios subjacentes do SRI (*systeme de riziculture intensive*). Esta técnica de produção de arroz, inventada pelo agrónomo e padre católico francês Henry de Laulanié [1920-1995] em Madagáscar, é um dos temas mais fascinantes da agronomia tropical contemporânea (Laulanié 2011, Uphoff *et al.* 2011). Sem entrar em grandes detalhes, uma das componentes do pacote técnico do SRI consiste em baixar ciclicamente a toalha freática nos canteiros de arroz de modo a obter um sistema radicular mais denso e profundante, capaz de explorar um maior volume de solo e capturar mais nutrientes.

Sistema radicular das árvores dicotiledóneas

Tradicionalmente, admite-se que a estrutura do sistema radicular das árvores reflete, de algum modo, a estrutura da copa, *i.e.*, que as raízes pouco ultrapassam a projeção vertical da copa e que preenchem homoganeamente o solo em profundidade. Não é assim. O sistema das árvores é frequentemente dimórfico. A maioria das raízes é plagiotrópica, e acumula-se nas camadas superficiais do solo estendendo-se muito para lá da projeção da copa (4 a 7 vezes o raio da copa) (Figura 168), tanto mais longe quanto mais seco for o solo. Nos semidesertos as árvores e arbustos crescem distanciados uns dos outros porque a competição por recursos processa-se no solo pela água, e não à superfície pela luz, como nas florestas temperadas ou tropicais húmidas. O raizame plagiotrópico é, obviamente, muito sensível à mobilização do solo.

Por essa razão, as fruteiras tropicais e temperadas crescem mais, e são mais produtivas, nos pomares com cobertura herbácea permanente ou tratados com herbicida, do que nos pomares de solo ciclicamente mobilizado.

Nos solos mais espessos, as raízes plagiótropicas emitem **raízes profundantes** (*sinker roots*) as quais, em conjunto com a raiz principal, mergulham no solo até encontrarem algum impermeável, água ou atmosferas do solo demasiado pobres em oxigênio. Estas raízes têm por função principal capturar a água retida nas camadas mais profundas do solo (Dinis 2014). São elas que sustentam em água as árvores durante os longos e secos verões mediterrânicos. A respiração das raízes a esta profundidade é difícil por isso as raízes mais finas contêm aerênquima (David *et al.* 2013). A emissão de raízes profundantes é maior nos solos pouco compactos. Atingem 1-2 m de profundidade, e descem a 3-3,5 m nos solos com características físicas mais favoráveis (menos compactos e mais arejados) (Thomas 2000). Frequentemente, vão mais fundo do que a raiz principal. A água profunda funciona como um *buffer* para os anos de baixa precipitação.

Para facilitar a ancoragem ao solo, a maioria das árvores desenvolve uma rede complexa de raízes laterais mais ou menos horizontais, rígidas e de grande espessura na proximidade do colo, que a poucos metros da projeção da copa se assemelham a cordas. Estas raízes ramificam-se, sobrepõem-se, enxertam-se umas nas outras, envolvem grandes pedras e penetram fissuras formando uma estrutura sólida de grande resistência à tração. A **enxertia radicular** é um fenômeno frequente entre indivíduos vizinhos da mesma espécie.

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DO SISTEMA RADICULAR

Condições extremas de solo inibem o crescimento das raízes. Dentro de determinados limites, a raiz possui a extraordinária capacidade de ajustar o seu crescimento às condições ambientais proporcionadas pelo meio onde se desenvolvem. Este ajustamento é conseguido através da modulação de várias características, como sejam a taxa de crescimento, o diâmetro, a direção e a formação (ramificação) de raízes laterais. Estas características definem a configuração espacial da raiz, *i.e.*, a sua arquitetura. Em suma, a arquitetura das raízes demonstra um significativo grau de plasticidade em resposta à distribuição heterogênea de recurso no solo e à variação das condições do solo ao longo do tempo.

Tanto a raiz como caule alongam-se pela extremidade. O ápice radicular é empurrado solo adentro pela ação da zona de alongamento; o crescimento secundário aumenta de diâmetro da raiz e força o afastamento das partículas do solo. As raízes têm tendência a invadir macroporos, em particular **bioporos** formados pela decomposição de



B

Figura 168. As raízes das árvores. A) Estudo das raízes em condições de campo: dispersão do solo com ar sob pressão. B) Reconstrução gráfica do sistema radicular de um pinheiro-bravo com 12 anos; *n.b.*, concentração das raízes paralelas à superfície do solo e de raízes profundantes. [A) Dinis (2014); B) Tobin *et al.* (2008)].

outras raízes ou abertos por minhocas, e zonas do solo de baixa **impedância mecânica**. Pelo contrário, o sistema radicular é menos extenso e as raízes têm tendência a ser mais espessas em solos compactados (= elevada densidade aparente); o efeito na ramificação não é claro (Rich & Watt 2013). A redução da compactação e a criação de um ambiente propício para o crescimento das raízes é uma das razões por que se mobiliza o solo antes das sementeiras e plantações.

A falta de água no solo tem um efeito direto no crescimento das raízes, e indireto através de um aumento da impedância mecânica do solo. O encharcamento do solo também deprime o sistema radicular porque as raízes precisam de respirar. Os helófitos ("**Tipos fisionômicos**") estão adaptados a ultrapassar esta limitação. O efeito depressivo do encharcamento no sistema radicular é maior nos períodos de atividade vegetativa, e aumenta com a temperatura, porque o consumo de O₂ é também maior.

O crescimento das raízes é inibido com teores mais baixos de água do solo do que a canópis. A escassez moderada de água induz a formação de raízes mais finas e menos ramificadas: as raízes partem em busca de água. Embora a biomassa total de raízes possa ser comprometida, nestas condições de solo, as plantas investem na construção de raízes em detrimento da parte aérea. A consequente redução da relação entre as biomassas aérea

e radicular diminui as perdas por evaporação e aumenta a probabilidade das raízes encontrarem água no solo.

As plantas de regiões pouco chuvosas têm, frequentemente, um sistema radicular profundante especializado na procura de água. Para a mesma espécie, o volume solo explorado pelas raízes é maior nas regiões pouco pluviosas ou nos anos moderadamente secos. Nas regiões de clima mediterrânico quando os invernos são secos e frios (a chuva faz subir as temperaturas mínimas), os cereais investem num sistema radicular mais profundante que os deixa melhor preparados para a eventualidade de primaveras secas. Os invernos húmidos seguidos de primaveras secas têm um efeito desastroso na produtividade dos cereais porque o sistema radicular é incapaz de explorar a água armazenada em profundidade. A ecofisiologia da raiz dos cereais explica o conhecido adágio popular: “Em Janeiro sobe ao outeiro, se vires verdejar põe-te a chorar, se vires terrear põe-te a cantar”.

As plantas desviam fotoassimilados para a parte aérea, e contraem e ramificam intensamente o sistema radicular, nos solos férteis, arejados, não demasiado secos ou húmidos. Os solos inférteis e/ou tóxicos deprimem tanto o sistema radicular como a canópia. À semelhança do que acontece com a água no solo, a escassez moderada de nutrientes, sobretudo de N e P (Varenes 2003), estimula o alongamento e reduz a ramificação das raízes: desta vez as raízes partem em busca de nutrientes. A eventual deteção de bolsas ricas em nutrientes estimula a ramificação e a concentração das raízes nessas regiões do solo. Este efeito é tanto mais marcado quanto menor a fertilidade química do solo. A arquitetura do sistema radicular é espacialmente mais heterogénea do que a arquitetura da canópia, por duas razões: é raiz mais plástica, e os recursos obtidos no solo têm uma distribuição espacial francamente mais heterogénea do que a luz ou o CO₂, os dois recursos mais importantes capturados pela canópia.

O *turnover* das raízes finas não atingidas pelo crescimento secundário é muito elevado. Por outro lado, as plantas desadensam ou eliminam partes do seu sistema radicular perante uma escassez severa de água e de nutrientes. Calcula-se que a renovação do sistema radicular poderá corresponder a ~30% da produtividade primária líquida anual dos sistemas terrestres (Jackson *et al.* 1997). As raízes mortas são degradadas pelos micróbios deixando macroporos no solo. A morte das raízes tem, então, uma dupla ação melhoradora do solo: através da acumulação de matéria orgânica e da abertura de macroporos por onde circulam água, ar e novas raízes. A renovação do sistema radicular é, ainda assim, insuficiente para evitar que as raízes desenvolvam emaranhados densos em volumes confinados de solo. Por essa razão é importante ciclicamente podar parte do sistema radicular das plantas envasadas antes do início da estação de crescimento.

O corte deliberado ou acidental altera a forma do sistema radicular. A poda em viveiro das raízes das árvores

antes ou no início da estação de crescimento anterior à arranca, estimula a formação de ramificações na proximidade do corte, e aumenta a percentagem de pegamento das transplantações. O corte das raízes plagiotrópicas das árvores com máquinas de mobilização do solo deprime o crescimento da canópia mas estimula o aprofundamento do sistema radicular, sobretudo numa fase precoce do ciclo de vida, aumentando a resistência a futuros eventos de seca. A restrição das raízes, por exemplo em vaso, e a poda de raízes antecipam e encorajam a produção de flor e fruto nas plantas lenhosas. Dois truques usados para estimular a floração em árvores de fruto não produtivas.

Embora insuficientemente estudada, a alteração da forma e da dimensão do sistema radicular das plantas em competição, ou submetidas a interações mediadas por alelopatia, é um fenómeno generalizado em ecossistemas naturais e em agroecossistemas. Atentemos no exemplo que se segue. O declínio e a mortalidade de árvores e arbustos altos em relvados ou pastagens é um fenómeno frequente. Resulta da competição por recursos, eventualmente potenciada por fenómenos de alelopatia^[79] e pela regeneração difícil das plantas lenhosas por semente em tapetes densos de gramíneas. O sistema radicular fasciculado das gramíneas é particularmente eficiente a excluir as raízes de árvores e arbustos, sobretudo em solos delgados e de textura fina (Knoop & Walker 1985). A nível radicular, esta interação expressa-se numa redução da presença de raízes das plantas lenhosas nas camadas mais superficiais do solo, as mais ativas do ponto vista biológico, e ricas em água e nutrientes. Em contrapartida, a densidade de raízes profundas das plantas lenhosas tende a aumentar com a presença de um coberto herbáceo ou a mobilização do solo (Dawson *et al.* 2001). Se os solos são fundos e as chuvas copiosas, as árvores e os arbustos toleram as gramíneas e, por terem raízes profundantes, até se podem revelar mais resistentes a eventos extremos de *secura*. Nos solos delgados, não há escapatória possível para as raízes expostas à competição das gramíneas. Nos solos de textura fina, a água tende a ficar retida nas camadas superficiais do perfil e com ela os nutrientes. As gramíneas transpiram a água que tem à sua disposição sonogando-a às plantas lenhosas; a diminuição do arrastamento (lixiviação) dos nutrientes para as camadas mais profunda do solo prejudica igualmente as árvores (Simmons *et al.* 2006). Esta conjuntura agrava-se ainda mais em favor das gramíneas nos climas secos a áridos. Pelo contrário, tudo o que deprima as gramíneas é potencialmente benéfico para as plantas lenhosas. Por exemplo, a abertura de caldeiras em relvados ou a aplicação de herbicidas à vegetação herbácea infestante. Em determinadas condições (*e.g.*, proteção da regeneração natural da herbivoria), densidades elevadas de herbívoros podem ter um efeito favorável na vegetação lenhosa, como se constata em algumas savanas africanas (Breckle 2002).

[79] Num sentido estrito, a **alelopatia** consiste na capacidade das plantas produzirem substâncias que deprimem o crescimento de indivíduos vizinhos..

2. ARQUITETURA DA CANÓPIA

GEMAS

Estrutura e tipologia

As células meristemáticas são demasiado frágeis para contactar diretamente com o exterior. Os meristemas caulinares estão, por isso, resguardados por várias camadas de folhas mais ou menos modificadas, contra impactos, abrasão, secura, parasitas e radiações mutagénicas ultravioletas. Este invólucro protetivo inclui desde folhas recém-diferenciadas em início de desenvolvimento (esboços folheares) a folhas de proteção especializadas (catafilos). E é muito flexível, tanto acomoda meristemas inativos, como protege células meristemáticas em divisão celular que numa estação de crescimento produzem vários metros de caule com dezenas de folhas.

Apelida-se de **gema** (*bud*) a estrutura constituída por um esboço de caule, catafilos (nem sempre presentes), esboços folheares e/ou florais, mais o meristema que lhes deu origem, eventualmente coadjuvado por outros meristemas. Os **pontos meristemáticos** (*meristematic points*) (Figura 171) são meristemas não encapsulados por esboços foliares por si diferenciados. Uma gema pode encontrar-se **ativa**, a produzir caule e folhas, ou **inativa** (em repouso), permanecendo quiescente ou dormente. No Português europeu reconhecem-se, tradicionalmente, dois tipos de gemas inativas: os gomos e os olhos. De acordo com Vasconcellos (1969), os **gomos** são gemas externamente revestidas por catafilos (Figura 169); os **olhos** não, têm esboços foliares ou folhas modificadas não escamiformes (Figura 170). Neste texto optei por designar os olhos por **gomos nus** (*naked bud*)^{[80][81]}.

[80] A distinção de gemas, gomos e olhos não é consensual. Em arboricultura – ramo da agronomia dedicado ao cultivo de plantas lenhosas – a palavra “olho” é comumente aplicada aos gomos folheares. O termo gomo não se usa no Brasil, somente gema. Em inglês utiliza-se apenas o substantivo *bud*, mais ou menos adjetivado.

[81] Gema é um conceito mais lato do que gomo. Na prática não é necessário ser muito preciso no seu uso.

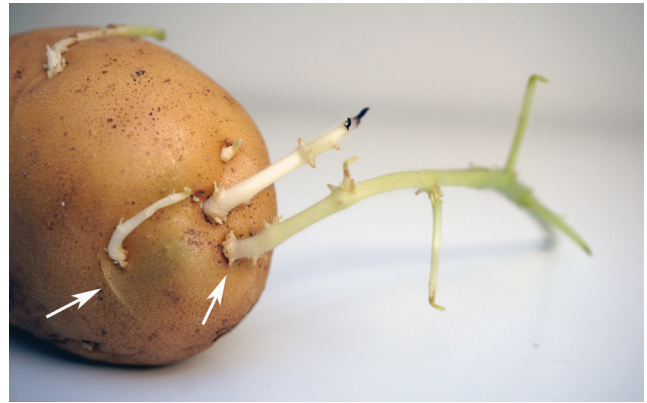


Figura 170. Abrolhamento dos gomos nus de tubérculos de batateira (*Solanum tuberosum*, *Solanaceae*). *N.b.*: cicatriz resultante da abscisão de uma folha escamiforme axilante de um gomo nú; diferenciação de raízes na base dos caules resultantes do abrolhamento de um gomo nú. [Foto do autor].



Figura 169. Importância taxonómica dos gomos. A forma das escamas dos gomos e a presença de resinas são caracteres úteis na identificação de alguns *Pinus* (*Pinaceae*): **A)** *P. pinaster* «pinheiro-bravo» e **B)** *P. pinea* «pinheiro-mansão». [Fotos do autor].



Figura 171. Gomos compostos. Representação diagramática de um corte transversal de um gomo hibernante de kiwi pouco antes do abrolhamento. *N.b.*: gemas secundárias na axila dos catafilos 1 a 4, e pontos meristemáticos (representados a negro) na axila das restantes folhas de proteção ou esboços foliares; as gemas secundárias raramente abroham; um número variável de pontos meristemáticos diferencia inflorescências pouco antes do abrolhamento, razão pela qual é necessário fertilizar e regar, se for caso disso, o kiwi nas semanas anteriores ao início da actividade vegetativa; a gema principal está representada no centro da figura. [Walton *et al.* (1997)].

Quadro 36. Tipologia de gemas/gomos

Quanto ao revestimento	
Gomos	Gemas inativas revestidas de catáfilos.
Gomos nus (= olhos)	Gemas inativas sem catáfilos.
Quanto à situação	
Aéreos	De caules aéreos. Superficiais se formados na proximidade da superfície do solo; <i>e.g.</i> , no colo de uma árvore.
Subterrâneos	Localizados abaixo da superfície do solo.
Aquáticas	Submersos na água.
Quanto à natureza	
Folheares (= vegetativas ou de madeira)	Dão origem a caules estéreis (sem flores), curtos (braquistos estéreis) ou longos (macroblastos estéreis).
Florais (= botões)	Dão, exclusivamente, origem a flores. Os gomos florais são geralmente são maiores, mais bojudos e arredondados do que os gomos folheares.
Mistos	Originam caules floríferos, <i>i.e.</i> , macroblastos ou braquistos com um ou mais nomófilos, e com uma ou mais inflorescências. As inflorescências estão previamente diferenciadas no interior do gomo num posição terminal (<i>e.g.</i> , castanheiro-da-índia) ou axilar (<i>e.g.</i> , castanheiro), posições que se repetem depois do abrolhamento.
Quanto à posição	
Terminais (= apicais)	Localizados na extremidade dos eixos caulinares; abrigam, no seu interior, meristemas apicais; ao contrário dos gomos axilares não são axilados por uma folha (Figura 172-A).
Axilares (= laterais)	Diferenciados na axila das folhas. Os gomos subterminais são gomos axilares de posição terminal em consequência do abortamento do meristema apical (<i>e.g.</i> , castanheiro, Figura 172-B)
Adventícios	Formados, <i>a posteriori</i> , numa posição atípica, sem relação com a extremidade dos eixos caulinares ou a axila das folhas; contêm meristemas adventícios.
Quanto à inserção	
Alternos	Posicionados na axila de folhas alternas. Podem ainda ser: espiralados – dispostos em espiral ao longo dos caules; distrai- <i>os</i> (= dísticos) – dispostos no mesmo plano.
Opostos	Diferenciados na axila de folhas opostas. Quando os gomos de dois nós sucessivos se encontram em dois planos ortogonais (perfazendo um ângulo de 90°) dizem-se oposto-cruzados (= decussados).
Verticilados	Formados na axila de folhas verticiladas.
Quanto à disposição	
Solitárias	1 por nó.
Colaterais	2 ou mais gomos por nó, uns ao lado dos outros; <i>e.g.</i> , pessegueiro (Figura 172-D), amendoeira, figueira (Figura 172-E) e videira-europeia (Figura 173).
Sobrepostos	2 ou mais gomos por nó, na direção do eixo caulinar (longitudinalmente justapostos); <i>e.g.</i> , nogueira-europeia e maracujás (<i>Passiflora</i>) (Figura 172-C).
Quanto à evolução	
Prontas	Evoluem na mesma estação de crescimento em que são exteriormente visíveis.
Hibernantes	Ativados no período de crescimento seguinte ao da sua formação, por conseguinte, atravessam latentes ou dormentes um período de repouso vegetativo; <i>e.g.</i> , gomos das árvores climas temperados ou tropicais áridos.
Dormentes	Gomos que permanecem num estado de vida latente durante dois ou mais anos, podendo nunca abrolhar; condição frequente nas plantas lenhosas. A designação gemas epicórmicas refere-se ao conjunto dos gomos terminais, axilares ou adventícios dormentes.
Quanto ao número de meristemas	
Simple	Com um meristema.
Compostas	Encapsulam dois ou mais meristemas; <i>e.g.</i> , gomos compostos hibernantes da videira-europeia (Figura 173).

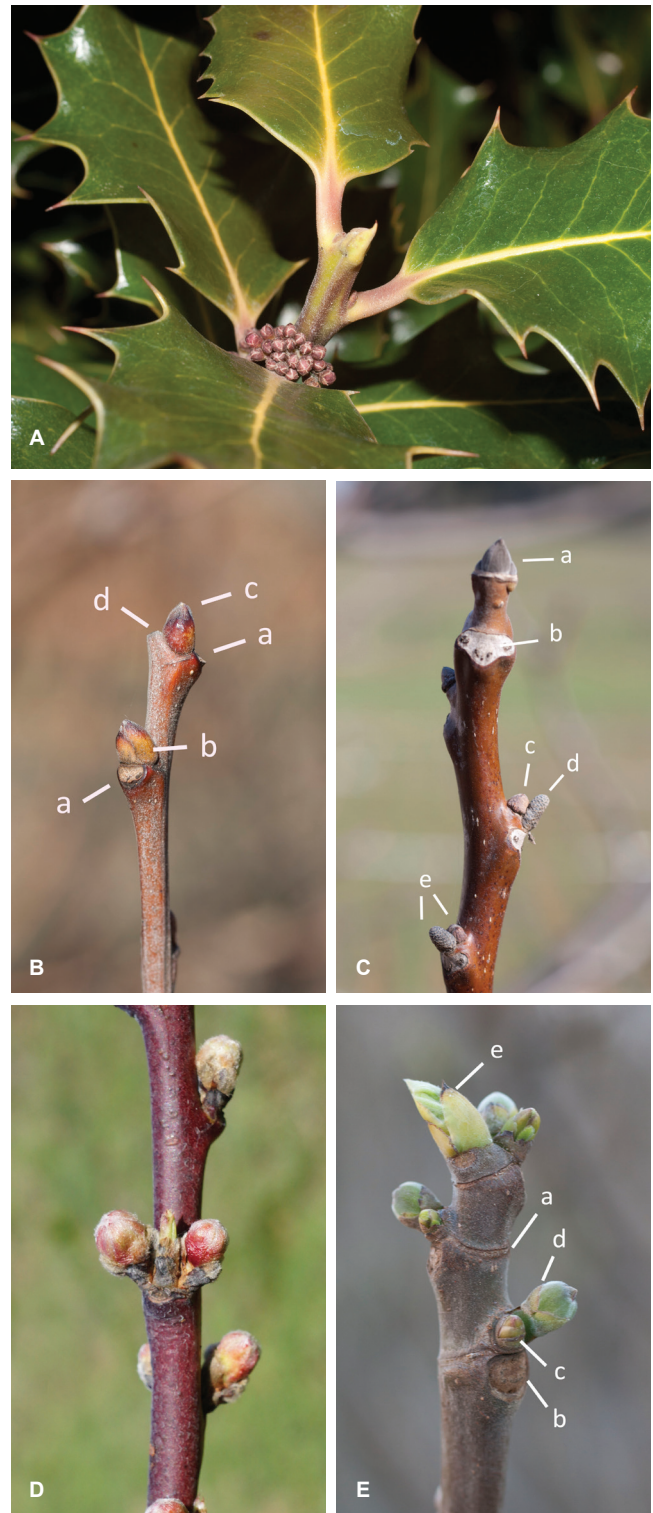


Figura 172. Tipologia de gomos. A) *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae) «azevinho». *N.b.*: o gomo apical não é axilado por uma folha; o abrolhamento dos gomos axilares florais expõe numerosos botões e precede o abrolhamento do gomo apical. **B)** Castanheiro: a - cicatriz foliar, b - gomo axilar, c - gomo axilar em posição terminal (gomo subterminal) por abortamento do meristema apical no final do período de crescimento, d - cicatriz da abscisão do meristema apical. **C)** Nogueira-europeia: a - gomo misto apical, b - cicatriz foliar, c - gomo provavelmente misto, d - gomo floral masculino, e - gomos sobrepostos. **D)** Gomos colaterais em pessegueiro: os dois gomos laterais florais estão, respetivamente, inseridos no primeiro e no segundo perfilho do gomo folhear central. **E)** Figueira: a - anel cicatricial; b - cicatriz foliar a axilar um gomo misto; d - gomo floral que dará origem a um figo lampo (= figo de primavera); e - gomo misto. *N.b.*, os gomos mistos produzirão caule e figos vindimos em setembro. [Fotos do autor].

As gemas e os gomos são classificados de acordo com os oito critérios expostos no Quadro 36. A classificação dos gomos tem uma grande importância prática; o seu conhecimento é indispensável na propagação e na poda de plantas ornamentais ou de árvores fruteiras, por exemplo. A morfologia externa dos gomos tem em alguns grupos um enorme interesse taxonómico; *e.g.*, *Pinus* e *Abies* (*Pinaceae*) (Figura 169), e rubiáceas tropicais.

Vejam os tipos mais em pormenor.

Os gomos das plantas lenhosas de climas frios ou muito secos estão geralmente revestidos por catafilos. Os catafilos são filomas escamiformes, impregnados de suberina, portanto, hidrófobos, sem clorofila, rígidos, geralmente sem meristemas axilares ("Tipos de filomas"). Têm por função proteger o meristema durante o período de repouso vegetativo. Nas espécies lenhosas de regiões tropicais, ou de clima temperado ou mediterrânico mais oceânico, as gemas inativas geralmente estão desprovidas de catafilos – são gomos nus; *e.g.*, oliveira. Em substituição dos catafilos são frequentes pêlos, mucilagens, folhas suculentas, folhas herbáceas mais ou menos modificadas ou, simplesmente, esboços de nomofilos. Muitas plantas herbáceas perenes protegem os meristemas durante a estação desfavorável no interior do solo, submersos na água (nas plantas aquáticas) ou revestindo-os com espessas camadas de folhas mais ou menos modificadas, distintas dos catafilos das plantas lenhosas (*e.g.*, gramíneas perenes e juncos).

Na bibliografia de arquitetura de plantas, os gomos que produzem inflorescências precedidas por vários entrenós curtos com nomofilos são considerados como mistos. Não é esta a tradição em arboricultura. Por conseguinte, consoante os autores, as flores da macieira e da pereira brotam de gomos mistos ou de gomos florais. Adopto a primeiras das interpretações.

Os gomos compostos guardam no seu interior mais de uma gema^[82]; *e.g.*, macieira, kiwi (Figura 171) e videira (Figura 173-C). Através de cortes histológicos identificam-se no interior destes gomos uma **gema principal (= primária)**, ladeada por uma ou mais **gemas secundárias (de segunda ordem)**^[83], individualmente axiladas por catafilos ou esboços foliares pertencentes à gema primária, por norma correspondentes ao primeiro e segundo perfis. Geralmente, as gemas secundárias só são ativadas quando a gema principal por qualquer razão é destruída. Nos trópicos ocorrem espécies que a partir de um gomo composto emitem vários caules ou caules e flores, independentes uns dos outros; *e.g.*, anona-cherimola.

A interpretação das aglomerações de gomos axilares, colaterais ou sobrepostos, exige algum cuidado. Se estes gomos são independentes uns dos outros dizem-se **supranumerários ou acessórios** (*supernumerary buds*); *e.g.*,

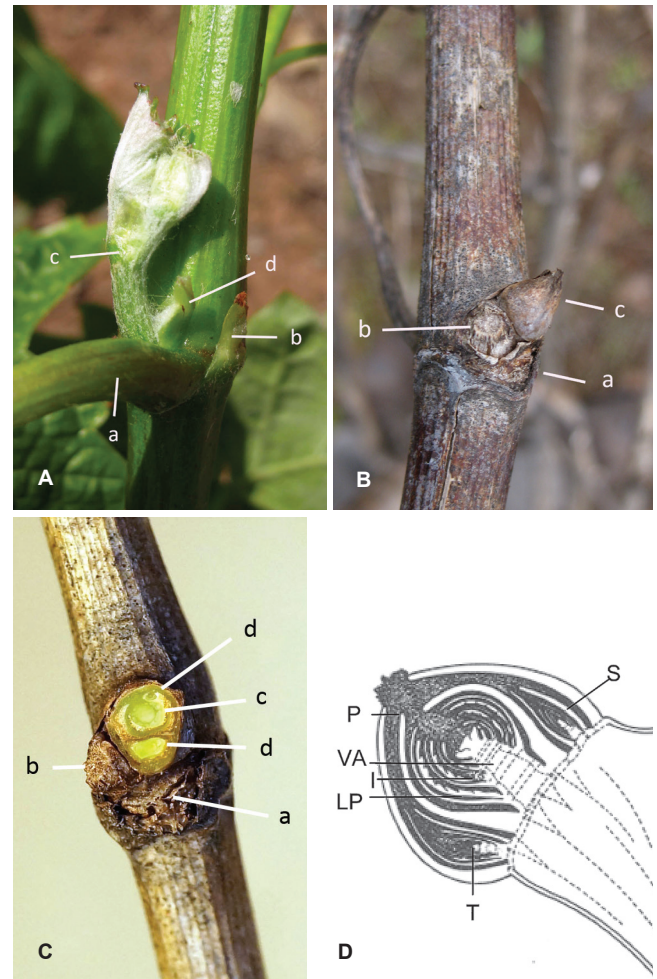


Figura 173. Tipologia dos gomos de videira. **A)** Sarmento não atempado (mês de maio): a - pecíolo da folha axilante, b - estípula, c - neta proveniente de um gomo axilar pronto, d - gomo composto hibernante. **B)** Sarmento atempado (mês de Dezembro): a - cicatriz foliar, b - cicatriz de um gomo axilar pronto abortado, c - gomo composto hibernante. **C)** Corte transversal de um gomo composto hibernante: a - cicatriz foliar, b - cicatriz de um gomo axilar pronto abortado, c - gema primária, d - gemas secundárias. **D)** Estrutura do gomo misto hibernante em corte longitudinal: P - gema primária; S - gema secundária; T - gema secundária; LP - primórdio foliar; I - primórdio da inflorescência; VA - eixo. [A-C) fotos do autor; D) Sartorius adaptado por Vasconcelos *et al.* (2009)].

nogueira e outras juglandáceas (Figura 172-C). Noutros casos diferencia-se um **gomo secundário (gomo axilar de segunda ordem)** geralmente na axila de um ou em cada um dos dois perfis do gomo principal. Por sua vez, na axila dos perfis dos gomos secundários podem diferenciar-se **gomos terciários (gomos axilares de terceira ordem)**. Estes **complexos de gomos axilares** são interpretados como **sistemas condensados de caules** (Barthélémy & Caraglio 2007). Os gomos colaterais secundários do pessegueiro produzem flores (Figura 172-D); na videira-europeia, na pereira e no marmeleiro são foliares. Para os distinguir dos gomos supranumerários é necessário observar a posição dos perfis. Os complexos de gomos axilares são afinal um caso extremo em que as gemas secundárias referidas no parágrafo anterior, emergem para o exterior protegidas por catafilos por si produzidos, sendo então visíveis a olho nú. Os gomos colaterais da pereira e do marmeleiro, e de muitas outras

[82] Gemas porque estão revestidas de primórdios foliares por si produzidos.

[83] Ou gemas de segunda ordem. Na bibliografia encontra-se ainda o termo "gema estipular".

espécies, são muito pequenos e passam facilmente despercebidos, ou simplesmente não emergem das escamas que os axilam, sendo designados, com pouca propriedade, por **gomos estipulares** (Figura 174-C; Grisvard 1994).

Os complexos de gomos axilares são particularmente difíceis de interpretar na videira-europeia. Os nós dos pâmpanos (caules em crescimento, não atempados) da videira-europeia contêm dois gomos: um gomo axilar pronto e, em posição colateral, um gomo composto hibernante (Vasconcelos *et al.* 2009) (Figura 173). Muito raramente desenvolvem-se dois gomos hibernantes. O gomo axilar pronto dá origem às netas; se não abrolhar senesce à queda da folha deixando para trás uma cicatriz (Figura 173-B). O gomo composto hibernante insere-se numa pequena escama caduca que corresponde à primeira folha do gomo axilar pronto, *i.e.*, ao primeiro perfilo. Os gomos compostos hibernantes são folheares ou mistos consoante, na primavera seguinte à sua formação, derem origem a um sarmento sem ou com cachos de flores. Na videira-europeia, a fertilidade, avaliada pelo número médio de cachos por gomo misto, é máxima nos gomos situados a meio dos pâmpanos. Cada gomo composto contém 3 gemas: 1 principal e 2 secundárias. As gemas secundárias diferenciam-se na axila dos dois perfilos da gema primária (Figura 173-C). Em função das castas, cada gema primária produz em média, até à chegada do verão, um esboço de caule com 8 a 10 (12) nós (Magalhães 2008) (Figura 173-D). Nos gomos compostos hibernantes mistos, os cachos pré-formados inserem-se, geralmente, no 4º ou no 4º e 5º nós, por vezes no 6º; nos restantes nós, a cada esboço de folha opõe-se geralmente um esboço de gavinha (Vasconcelos *et al.* 2009). As gemas secundárias são ativadas quando as plantas são sujeitas a podas violentas, ou quando por ação de doença, geadas, ou de outro qualquer acidente, a gema principal do gomo composto, ou o pâmpano por ela originado, são destruídos. Se a gema primária e as gemas secundárias são eliminadas não haverá ramificações do nó porque a videira é incapaz de gerar gomos adventícios. As gemas secundárias, salvo raras exceções varietais, são folheares: a sua ativação implica perdas de produção.

Na base dos sarmentos da videira, dos ramos do ano de castanheiro e de tantas outras espécies de árvores, distinguem-se um ou mais gomos não axilados por nomofilos, inseridos em nós sucedidos por entrenós curtos. São os chamados **gomos basais** (= **gomos da coroa**; *basal buds*, *bud scale bud*)^[84] (Figura 174). A sua posição nos caules e as cicatrizes que os axilam mostram que se dife-

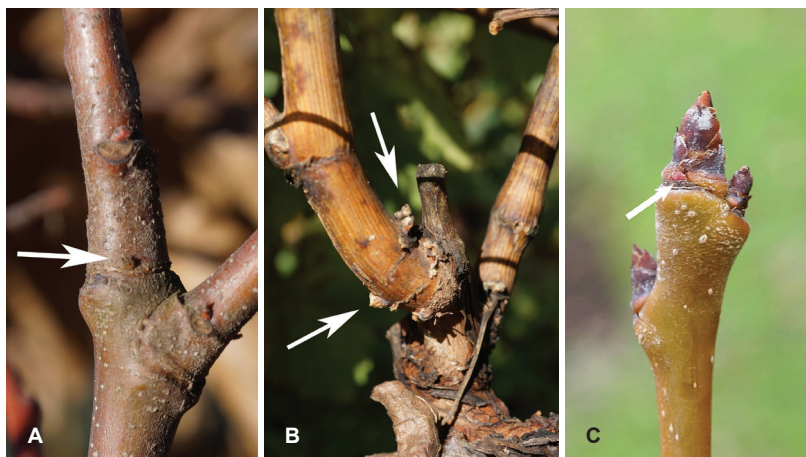


Figura 174. Gomos basais e estipulares. A) Gomo basal em castanheiro sucedido, mais acima, por um gomo axilar. B) Gomos basais na videira: em algumas castas podem ser francamente numerosos, os viticultores sabem que a eliminação das varas (de um ano) ou de ramos com dois anos deve ser feita acima da coroa de modo a evitar a formação de um cone de dessecação que penetra em direção ao interior da unidades de frutificação; a acumulação de madeira necrosada nas unidades de frutificação reflete-se na produtividade das cepas. C) Gomo estipular em pereira inserido na axila da cicatriz de um catafilo. [Fotos do autor].

renciaram na axila de catafilos ou de folhas transição para os nomofilos, caducos no abrolhamento. Alguns destes gomos terão origem nas gemas secundárias antes referidas. Geralmente ficam dormentes ou acabam por abortar. São ativados se os gomos distais forem, por qualquer razão, aniquilados. Mais um sistema, a somar às gemas secundárias antes referidas, com a função de mitigar o impacto de geadas, parasitas e acidentes na estrutura da canópia e na superfície fotossintética.

O conceito de gema/gomo pronto (*prompt bud*) exposto no Quadro 36 também necessita de ser clarificado. As gemas prontas evoluem na estação em que se evidenciam à superfície de um ramo. As antecipadas (ramos silépticos) de pessegueiro ou de oliveira têm origem em gemas prontas formadas na mesma estação em que abrolham. As inflorescências axilares dos caules férteis de castanheiros ou as netas da videira provêm de gemas diferenciadas no ano anterior no interior de gomos hibernantes. Portanto, há dois tipos gemas prontas: pré-formadas e neoformadas.

A maioria dos gomos dormentes é mais tarde ou mais cedo descartado pelas plantas. Os que permanecem vivos no tronco e nas partes mais velhas da canópia acabam por ficar invisíveis, submergidos pela casca. Durante a estação de crescimento alongam-se na base o suficiente para acompanharem o aumento de diâmetro dos ramos deixando uma marca indelével no lenho conhecida por **traço**^[85]. O corte transversal de ramos com gomos dormentes evoluídos a partir de gomos hibernantes mostra que estes estão conectados, por traços, ao anel de xilema mais interior do caule; os traços dos gomos adventícios desembocam no anel correspondente ao ano em que se diferenciaram (Meier *et al.* 2012).

[84] Erradamente são também designados por gomos estipulares. A terminologia destes gomos é tremendamente inconsistente.

[85] Não confundir com os traços dos caules primários.

Nas angiospérmicas há uma tendência para se diferenciarem pontos meristemáticos e gemas adventícias a partir de células cambiais ou parenquimatosas, nas regiões caulinares feridas ou sujeitas a stresse ("[Reparação de feridas. Resposta ao corte](#)"). Nas fruteiras temperadas assim acontece nas feridas resultantes de desramações e na face superior da convexidade dos ramos de árvores vergados pelo peso dos frutos. Estes dois fenómenos são aproveitados para renovar pela poda ramos envelhecidos. As gemas adventícias podem evoluir em "[Ramos epicórmicos](#)" no próprio ano da sua formação, hibernar ou ficar dormentes.

Pré-formação e neo-formação. Prefolheação e vernação

As flores estão pré-formadas em todas as espécies com gomos florais hibernantes, como acontece nas rosáceas arbóreas com interesse económico. Nos gomos mistos hibernantes há excepções; *e.g.*, kiwi ("[Estrutura e tipologia](#)"). O número de folhas diferenciadas retidas no interior dos gomos folheares varia de espécie para espécie, e entre genótipos. Em muitas espécies lenhosas tropicais, as folhas expandem-se pouco depois da sua diferenciação: verifica-se uma **neoformação** de folhas sempre que as gemas estejam ativas. Nas gemas folheares hibernantes das espécies lenhosas de clima extratropical ou tropical com estação seca bem marcada geralmente ocorre uma **pré-formação** mais ou menos extensa de flores e folhas. Uma unidade de extensão ou um caule no seu todo são **determinados** ou **indeterminados** consoante estão ou não totalmente diferenciado no interior do gomo que lhes dá origem. Os braquiblastos estão pré-formados; *e.g.*, esporões. Na noqueira (Hallé *et al.* 1978) e no pessegueiro (Gordon *et al.* 2006), os gomos encerram, respetivamente, os esboços de todas as folhas ou da maioria das folhas dos macroblastos que serão expandidos na Primavera. Na cerejeira é variável (Figura 175). Como referi anteriormente, o número de nós com folhas pré-formados contidos gomos hibernantes da videira varia de 8 a 10, raramente 12 (Magalhães 2008).

Os esboços folheares preformados no interior dos gomos assemelham-se já à morfologia das folhas adultas, e cada esboço axila um pequeno meristema axilar que dará origem aos gomos axilares dos ramos do ano. A prefolheação e a vernação, são, respetivamente, a forma como os esboços folheares se arrumam individualmente ou em grupo nas gemas em repouso ("[Ptixia e vernação](#)").

Dormência e abrolhamento dos gomos

As regiões tropicais húmidas são as mais adequadas a um crescimento contínuo das plantas perenes. Ainda assim, salvo raras excepções, ocorrem pequenas interrupções periódicas no crescimento, desfasadas entre indivíduos coespecíficos, e nem sempre intervaladas por ciclos de 12 meses (Hallé *et al.* 1978). Há flores nas florestas

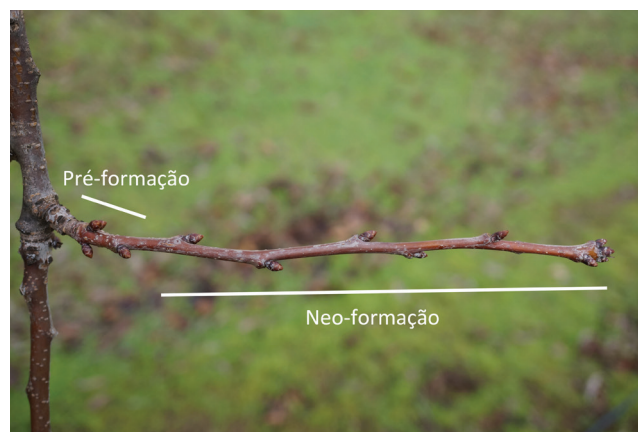


Figura 175. Pré-formação e neoformação. Na cerejeira, a parte pré-formada dos ramos do ano tem entrenós mais curtos do que parte neo-formada, resultante da atividade do gomo apical durante a estação de crescimento. [Foto do autor].

tropicais húmidas durante todo ano, geralmente inacessíveis a dezenas de metros de altura, na canópia das árvores e lianas, onde chega a luz do sol. Nos trópicos, mal se desenha uma estação seca, a sazonalidade climática é rapidamente integrada pelas plantas, e os períodos de crescimento e floração tendem a concentrar-se no tempo. Este fenómeno prolonga-se pelas regiões extratropicais, em latitudes mais elevadas, pelo efeito do frio e da redução do comprimento do dia, reforçado ou não pela sazonalidade da precipitação.

Nas plantas perenes com caules de crescimento indeterminado ("[Pré-formação e neo-formação. Prefolheação e vernação](#)"), o funcionamento dos meristemas é interrompido com excessos de calor ou com a chegada do período repouso vegetativo, frio ou seco, para evitar danos irreparáveis nas células meristemáticas e nos tecidos jovens. Nas espécies com pré-formação de caules (crescimento determinado), a interrupção do crescimento e a diferenciação de catafilos está pré-programada sendo, por isso, largamente independente de variáveis ambientais; *e.g.*, castanheiro-da-índia.

Diz-se que os gomos, e implicitamente as plantas, estão dormentes quando a exposição a condições ambientais favoráveis não é suficiente para a retoma imediata da atividade meristemática. A **dormência** (*dormancy*) (= **latência**) assegura a sincronização do período de crescimento com a estação do ano mais favorável ao crescimento vegetal. A dormência dos gomos é um fenómeno complexo, com uma regulação hormonal, que envolve três etapas distintas: paradormência, endodormência e ecodormência (Quadro 37). Um gomo dormente nunca está completamente inativo: consome O₂ e energia, exala CO₂, e pode diferenciar flores e/ou folhas.

Na **quebra da dormência**, mais concretamente da endodormência, além de um relógio interno das próprias plantas – a dormência esbate-se com o tempo –, participam diversos sinais ambientais; *e.g.*, exposição a temperaturas baixas ou elevadas, e variação do comprimento do dia. O frio é determinante nas plantas lenhosas tem-

peradas. Estas plantas precisam de acumular um número mínimo de horas de frio, variável entre espécies e cultivares, para evitar a abscisão dos gomos e sincronizar o abrolhamento e a floração entre plantas e partes de plantas. A falta de frio tem ainda outros impactos; *e.g.*, incremento da dominância apical, inviabilidade do pólen, e perdas acentuadas na qualidade e produção de frutos e sementes. Os sintomas são mais exuberantes nas plantas cultivadas nas baixas latitudes (com dias pequenos); *e.g.*, montanhas tropicais. O frio é mais eficiente no intervalo 2,5-9,1°C; temperaturas inferiores a 0°C não têm qualquer efeito, e se muito altas intensificam a endodormência (Shaltout & Unrath 1983). Por exemplo, as necessidades em frio da macieira atingem as 2000 horas. A integração do aumento do comprimento do dia aumenta a precisão modelos de previsão das datas de abrolhamento (Blümel & Chmielewski 2012).

Com os dias a crescer e satisfeitas as necessidades em frio, os gomos entram em ecodormência, *i.e.*, estão **quiescentes**. O desenvolvimento dos gomos durante a ecodormência depende, em grande medida, da acumulação de calor. A quebra da dormência das árvores e arbustos temperados tem então duas etapas. Primeiro precisam de acumular um número mínimo de horas de frio, variável entre espécies e cultivares, para quebrar a endodormência; em seguida acumulam calor até ao abrolhamento. Por exemplo, na Bacia Mediterrânica, as amendoeiras transitam da endodormência para ecodormência em dezembro (Alonso *et al.* 2005); por conseguinte, frio em dezembro e calor em janeiro antecipam a data da floração, o inverso acontece se dezembro é quente e janeiro frio. As necessidades em frio têm um efeito muito maior nas datas de floração do que as exigências em calor. Ambas as características positivamente correlacionadas (Sánchez-Pérez *et al.* 2012).

As raízes arrancam mais cedo e adormecem mais tarde do que a parte aérea: têm um repouso vegetativo mais curto. A marcar o final da estação de repouso, as videiras pingam seiva abundante pelas feridas da poda do ano anterior; diz-se que a videira “**chora**”. Embora os gomos estejam imobilizados em ecodormência, o sistema radicular está ativo a bombear a água e nutrientes do solo em direção à canóia que se escapa pelas feridas. Com a abertura dos gomos, *i.e.*, o **abrolhamento dos gomos**, dá-se o início da atividade dos meristemas axilares e apicais, geralmente não sincrónica com os restantes meristemas da planta (*e.g.*, o câmbio arranca mais cedo). Nas rosáceas, os gomos de flor abroham antes dos gomos foliares; na oliveira e nos citrinos esta abertura é simultânea. Os gomos incham, o alongamento do esboço de caule afasta as folhas de proteção e o meristema, sempre encapsulado por folhas imaturas, emerge do interior do gomo. Os catafilos destacam-se do caule e tombam no solo, deixando cada um deles uma cicatriz. As cicatrizes dos catafilos agrupam-se num anel (**anel cicatricial**), mais ou menos marcado, por vezes ligeiramente deprimido, muito útil

Quadro 37. Tipos de dormência dos gomos (Lang et al. 1987 com adições)

Tipo	Descrição
Paradormência (= ectodormência, dominância apical)	Estádio inicial da dormência induzido por factores fisiológicos externos à estrutura dormente; <i>e.g.</i> , inibidores hormonais produzidos nas folhas ou nos gomos apicais. Frequentemente pode ser ultrapassada com a eliminação de folhas, gomos ou a exposição a condições ambientais extremas (<i>e.g.</i> , falta de água). Nas regiões extratropicais, a maior parte dos gomos entram em paradormência à medida que se vão diferenciando.
Endodormência (= dormência inata, dormência verdadeira)	Suspensão do crescimento por factores fisiológicos internos; <i>e.g.</i> , acumulação de inibidores de crescimento (<i>e.g.</i> , ácido abscísico). Sucede a paradormência. Nas regiões extratropicais geralmente induzida pela conjugação da redução do comprimento do dia com a descida da temperatura. Tem início pouco antes do início da estação desfavorável; nas plantas de folha caduca coincide com a abscisão da folha. Geralmente é mais intensa nos gomos foliares do que nos florais. Ao contrário da paradormência, a quebra da endodormência não pode ser conseguida pela exposição a temperaturas elevadas ou comprimentos do dia adequados, ou através de poda ou desfoliações.
Ecodormência (= quiescência, dormência imposta)	Suspensão do crescimento por condições ambientais desfavoráveis: por temperaturas demasiado baixas ou falta de água no solo. As plantas entram em ecodormência após a quebra da endodormência, em algum momento durante o Inverno. As interrupções do crescimento durante o fase de crescimento vegetativo causadas pela falta de água ou calor excessivo são um tipo de ecodormência.

para monitorizar o crescimento dos ramos do ano (Figura 176-C). Estes anéis permitem, em muitas espécies (*e.g.*, *Rosaceae* lenhosas temperadas), identificar a idade dos ramos não podados – o número de anéis cicatriciais coincide com número de anos – e determinar a idade das plantas jovens. A entrada e a quebra da dormência dos gomos são processos envolvidos no ciclo anual de aclimação das plantas perenes ao correr das estações. A dormência dos gomos evita o abrolhamento dos meristemas em primaveras antecipadas. Ainda assim são comuns acidentes porque o clima é naturalmente instável neste período do ano.

Nas regiões extratropicais, a interação entre o frio e o comprimento do dia sincroniza a resistência ao frio, a queda das folhas (nas espécies caducifólias) e a entrada em dormência, assim como o arranque do crescimento com a chegada da primavera (*vd.* Vitasse *et al.* 2014). Na maior parte das plantas perenes das regiões tropicais com estação seca, a queda das folhas e o abrolhamento são despoletados pela disponibilidade de água do solo e, conseqüentemente, pela desidratação ou hidratação dos tecidos caulinares. As espécies perenifólias como a mangueira mantém folhas porque são capazes de explorar as reservas de água guardadas em profundidade no solo. Mas há exceções. As plantas de troncos suculentos, com células

permanentemente hidratadas, passam por um período de endormência na estação seca, quebrado pelo aumento do comprimento do dia (é suficiente uma variação de 30 minutos) (Borchert & Rivera 2001). Nas regiões tropicais de estação seca é frequente observar-se o abrolhamento dos gomos florais, e plantas em flor despidas de folhas, antes da chegada das chuvas; *e.g.*, *Tabebuia* sp.pl. (*Bignoniaceae*) «ipês» no Cerrado do Brasil e *Bombax costata* (*Bombacaceae*) no NW de África. Admite-se que, pelo menos em alguns casos, a emergência das flores é induzida pela subida da temperatura no final da estação seca (Breckle 2002).

ALONGAMENTO RAMEAL

O crescimento dos caules nas dicotiledóneas com corpo secundário tem duas componentes, o **alongamento** e o **espessamento** (engrossamento), respetivamente conduzidas pelos meristemas apicais e pelo câmbio vascular. Nas raras monocotiledóneas com crescimento secundário, o câmbio é substituído por um meristema de espessamento secundário. A ramificação é governada por meristemas axilares ou, eventualmente, adventícios. Uma vez ativados, os meristemas axilares convertem-se em meristemas apicais.

Noção de vigor

Nas plantas lenhosas debilitadas abrolham poucos gomos e os lançamentos são débeis; nas plantas vigorosas sucede o contrário. O número de meristemas ativados na estação de crescimento e o comprimento dos lançamentos são bons indicadores do **vigor** de uma planta. Vejamos uma tradução prática com a videira. Nas regiões favoráveis ao crescimento da videira, as cepas são vigorosas e deixam-se mais gomos na poda; predominam os sistema de poda longa (poda à vara, ou vara e talão). Nas regiões secas com solos inférteis, as cepas são mais pequenas, os crescimentos anuais reduzidos e deixam-se menos gomos na poda: predomina a poda a talão.

O conceito de vigor é eminentemente agronómico. Aplica-se ao crescimento vegetativo à escala do povoamento, da árvore até ao raminho do ano. Menos em flores e frutos. Tem por referência plantas cultivadas em condições sanitárias e edafoclimáticas ideais, óptimas para a produção comercial (que nem sempre coincide com a produtividade medida em biomassa total), de uma dada espécie ou cultivar, num determinado contexto geográfico. O estabelecimento de padrões de acumulação de biomassa de estruturas vegetativas (*e.g.*, diâmetro do tronco e crescimentos do ano nas árvores) e de frutos é uma forma de o objetivar. Na prática o conceito de vigor é aplicado de forma muito vaga.

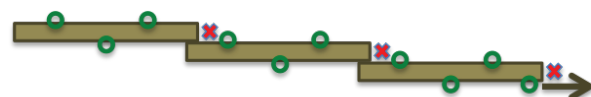
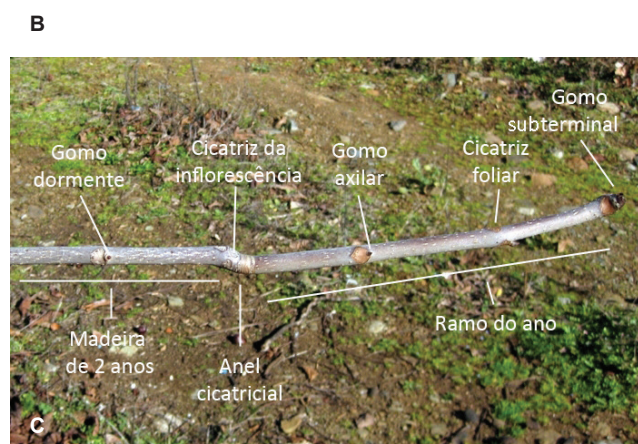


Figura 176. Ramos monopodiais e simpodiais. A) Ramo monopodial de macieira. **B)** Representação diagramática com 3 unidades de extensão. **C)** Ramo simpodial de *Aesculus hippocastanum* (*Sapindaceae*) «castanheiro-da-índia» com dois caulómeros neste caso coincidentes com outras tantas unidades de extensão; *n.b.*, que o alongamento se fez com um gomo axilar e, por esse motivo, se identifica uma ondulação no contacto entre da madeira do 2º ano e o ramo do ano. **D)** Representação diagramática de um caule simpodial com 3 caulómeros. [Fotos e figuras do autor].

Alongamento monopodial e simpodial

O caule e as folhas recém-expandidos são muito frágeis: quebram ou esmagam-se com facilidade, e necrosam em condições ambientais extremas. A sensibilidade a pragas e doenças é potencialmente elevada porque a cutícula é delgada e a acumulação de metabolitos secundários incipiente. A fase de plântula nas plantas recém-germinadas, e o abrolhamento e os primeiros crescimentos nas perenes, são estádios fenológicos de elevado risco. Frequentemente, a rebentação é durante algum tempo protegida com pelos, resinas ou mucilagens que, entre

outras funções, contêm os insetos herbívoros e dificultam a aderência de esporos de fungos fitopatogénicos (Figura 28-A). O limbo das folhas jovens tem um elevado albedo e, por torção do pecíolo, não é diretamente exposto à radiação solar para reduzir as perdas de água por transpiração. A construção das conexões vasculares, dos tecidos mecânicos de resistência e do aparelho fotossintético não está ainda concluída nos caules e folhas recém-expandidos. Por vezes, o crescimento dos rebentos é tão rápido que a sua extremidade fica pendente. Este fenómeno é comum nas florestas tropicais húmidas; tem a vantagem de facilitar a secagem da folhas após a chuva e de reduzir a exposição de tecidos muito sensíveis à luz.

Uma **unidade de extensão** (= **unidade de crescimento**, *unit of extension*) é uma porção de caule alongada de forma ininterrupta (Barthélémy & Caraglio 2007). Muitas plantas, tanto em ambientes tropicais como extratropicais, exibem dois ou mais eventos de crescimento ao longo do ciclo vegetativo anual ("**Crescimento contínuo e crescimento rítmico**"). Nos extremos distal e proximal das unidades de extensão observam-se entrenós mais curtos, folhas um pouco mais pequenas e, nas plantas lenhosas, variações na textura da casca (Figura 180).

Consoante o comportamento do meristema apical de um eixo caulinar assim se reconhecem dois **sistemas de alongamento rameal**^[86]: monopodial e simpodial (Figura 176). Nos ramos de **alongamento monopodial** (*monopodial growth*), *i.e.*, nos **monopódios**, o meristema apical permanece funcional e o alongamento faz-se pela justaposição de unidades de extensão monopodiais. No alongamento **simpodial** (*sympodial growth*), no final do período de crescimento, ou repetidamente durante todo este período, o meristema apical do eixo caulinar aborta ou diferencia-se numa flor, numa gavinha ou num espinho. O alongamento dos ramos é continuado por um meristema axilar. Um **simpódio** é constituído pela justaposição de **caulómeros**. Frequentemente apresenta um zigzag característico. A nível anatómico verifica-se uma interrupção na medula no encontro de duas unidades de extensão (Figura 61).

O alongamento monopodial é dominante nas gimnospérmicas. O alongamento simpodial é dominante nas angiospérmicas, sobretudo nas monocotiledóneas, e, nestas plantas, evolutivamente anterior ao alongamento monopodial (Carlquist 2009). O *Ilex aquifolium* (*Aquifoliaceae*) «azevinho» e a cerejeira são duas angiospérmicas de alongamento monopodial. O alongamento simpodial é fácil de reconhecer na videira-europeia, na aveleira, no damasqueiro, no castanheiro-da-índia e em numerosas plantas anuais como sejam os *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) «ranúnculos» e o tomateiro. As macieiras jovens são monopodiais e as adultas simpodiais (Costes *et al.* 2014). Nas plantas lenhosas temperadas, os macroblastos mono-

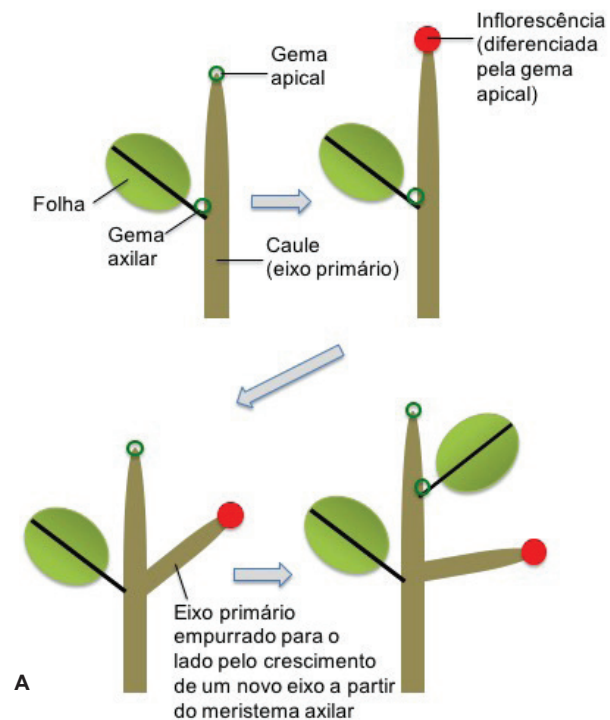


Figura 177. Posição das flores num simpódio. A) Formação de um simpódio: o meristema apical diferencia-se numa flor, ou numa inflorescência, que acaba por tomar uma posição lateral; *n.b.*, ausência de folha axilar na flor ou inflorescência (inspirado em van Wyk & van Wyk 2006). **B)** Macroblasto com inflorescências opostas às folhas em videira-europeia; *n.b.*, posição do cacho e da folha. [Fotos e figuras do autor].

podiais são, geralmente, indeterminados; os caulómeros dos macroblastos simpodiais são frequentemente determinados (pré-formados) ("**Pré-formação e neo-formação. Prefolheação e vernação**"). Quando o gomo apical está condensado na extremidade distal do ramo com um grande número de gomos axilares, como acontece nos *Quercus* (*Fagaceae*), é difícil distinguir monopódios de simpódios.

Na videira-europeia quase todos os nós tem uma folha e uma gavinha ou uma folha e um cacho, por conseguinte, o fitómero "nó + entrenó" é, geralmente, um caulómero. Na videira e em muitas outras plantas o alongamento simpodial coloca as inflorescências numa posição oposta a uma folha (Figura 177). Nas cultivares de

[86] Sistemas de ramificação (*branching systems*) ou sistemas de crescimento (*growth systems*) para muito autores.

tomateiro “tipo selvagem”, as mais comuns, o meristema apical de origem embrionária produz 8-12 folhas antes de se extinguir numa inflorescência; na axila da folha oposta à inflorescência parte uma ramificação que produz 1-3 folhas (geralmente 3) e extingue-se numa inflorescência; a planta continua a alongar-se repetindo caulómeros com 1-3 nós vegetativos e uma inflorescência; o modelo repete-se nas ramificações que emergem a partir dos meristemas axilares das folhas inseridas em nós vegetativos (Lifschitz *et al.* 2014). As leguminosas simpodiais e monopodiais têm, respetivamente, inflorescências terminais ou axilares (“[Posição das inflorescências nos caules](#)”). Os sistemas de alongamento monopodial e simpodial repetem-se nos rizomas e nas inflorescências. Assim, existem rizomas monopodiais e simpodiais (Figura 79). As inflorescências monopodiais dizem-se indeterminadas (ou indefinidas) e as simpodiais determinadas (ou definidas) (“[Tipos de inflorescência](#)”).

Nos caules simpodiais, as unidades de extensão podem ou não coincidir com os caulómeros. Uma unidade de extensão na videira e no tomateiro tem muitos caulómeros. Nos simpódios de macieiras (com exceções) e de castanheiro-da-índia adultos todo o crescimento realizado por um ramo numa estação de crescimento é um caulómero (Figura 176-C).

Intensidade do alongamento

O comprimento atingido por um caule durante uma estação de crescimento depende do comprimento dos entrenós e do número de entrenós produzidos pelo meristema apical^[87]. O comprimento dos entrenós – *i.e.* a **intensidade do alongamento** – varia de espécie para espécie, entre genótipos da mesma espécie, e entre os caules de um mesmo indivíduo. Distinguem-se dois tipos fundamentais de caules: macroblastos e braquiblastos. Os **macroblastos** são caules mais ou menos compridos, geralmente indeterminados, de entrenós longos; *e.g.*, sarmento, turião e ramos vegetativos da maioria das árvores e arbustos. Os **braquiblastos**, pelo contrário, são determinados (pré-formados), têm entrenós curtos, por vezes indistintos ou quase a olho nu e, se presentes, com folhas dispostas em roseta, *i.e.*, em fascículos, que parecem sair todas do mesmo ponto (Figura 178, Figura 179-A).

Muitas das metamorfoses das plantas envolvem o alongamento ou o encurtamento dos entrenós. Estas metamorfoses são recorrentes em diversas linhagens de plantas-com-semente, e evolutivamente reversíveis. Os escapos e os estolhos têm entrenós desmesuradamente longos (Figura 78-A, Figura 80-A). As rosetas de folhas, os bolbos e a flor, a maior de todas as inovações evolutivas das angiospérmicas, implicaram um encurtamento dos entrenós. As gimnospérmicas pináceas dos géneros *Cedrus* «cedros», *Larix* «larícios» e *Pinus* «pinheiros»

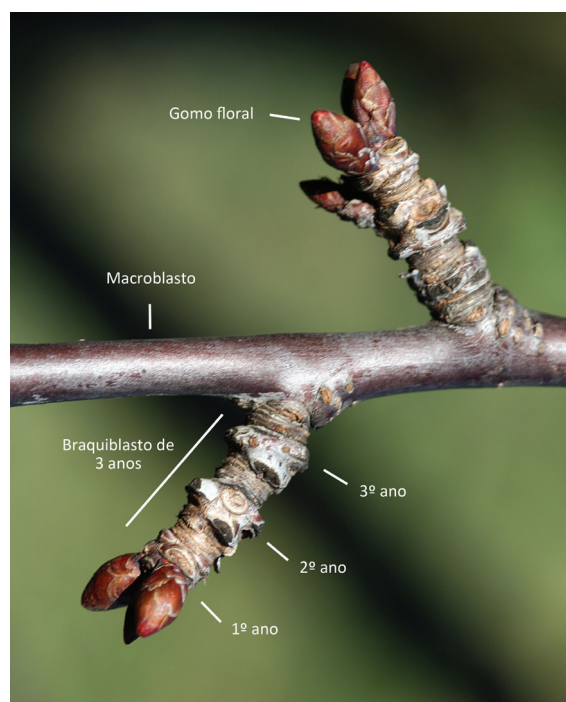


Figura 178. Intensidade do alongamento. Esporão de 3 anos inserido num macroblasto em cerejeira; *n.b.*, 3 anéis cicatriciais e rugosidade dos braquiblastos. [Fotos do autor].

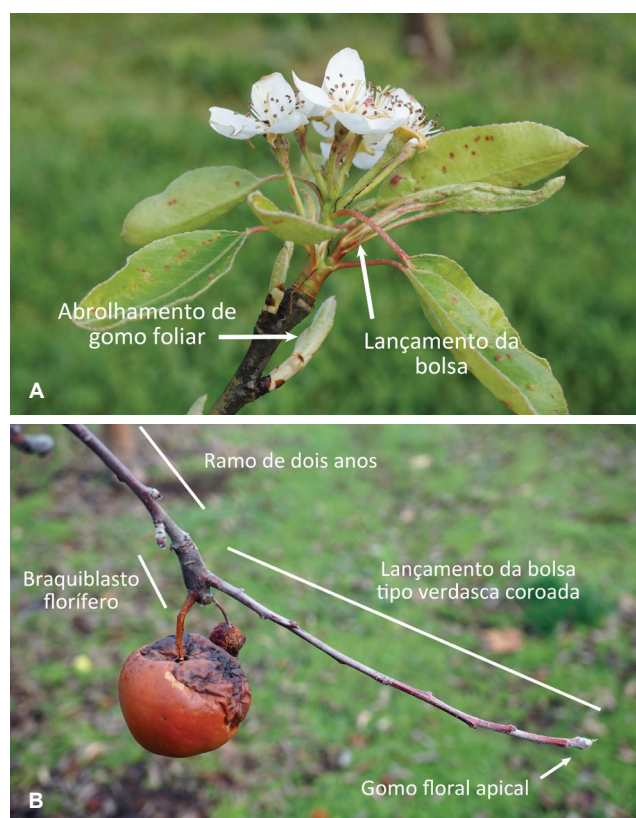


Figura 179. Braquiblasto florífero e lançamento da bolsa de pereira na primavera (A) e de macieira no inverno (B). *N.b.*, em A) que o gomo floral abrolhou antes dos gomos foliares. [Foto do autor].

(Figura 268-D), e algumas angiospérmicas (*e.g.*, *Terminalia catappa*, *Combretaceae*, Figura 214-D), produzem todas ou a maioria das folhas em braquiblastos. Nos *Populus* (*Salicaceae*) «choupos», nos *Fraxinus* (*Oleaceae*) «freixos», nos *Acer* (*Sapindaceae*) «bordos» e em muitas árvores com frutos de interesse económico – *e.g.*, no-

[87] Por meristemas apicais sucessivos no caso dos simpódios.

gueira, cerejeira, macieira, pereiras e *Sorbus* «sorveiras» – coexistem macroblastos e braquiblastos especializados, respetivamente, na produção de gomos folheares e florais.

Os braquiblastos muito curtos e rugosos com gomos florais são designados por **esporões** (Figura 178), um termo de uso corrente em arboricultura ("[Órgãos de frutificação das plantas lenhosas](#)"). A rugosidade resulta das cicatrizes da inserção dos pecíolos das folhas e dos pedicelos das flores. Nas árvores de fruto, a maioria dos gomos dos esporões é de tipo floral, sendo o alongamento operado por um ou mais gomos folheares. O alongamento dos esporões termina mais cedo do que nos macroblastos têm, por isso, mais tempo e recursos para diferenciarem flores. Os esporões podem ser **retos** (e.g., prunóideas) ou **tortuosos** (e.g., malóideas) consoante se alonguem por gomos folheares apicais (alongamento monopodial) ou axilares (alongamento simpodial). Nos esporões das pereiras e macieiras, e na *Magnolia x soulangeana* (*Magnoliaceae*) «magnólia-de-soulangue», após a floração, um ou mais entrenós do pequeno caule que suporta a inflorescência engrossam formando uma **bolsa** (Figura 179).

Acabei de referir que os esporões das prunóideas têm um gomo terminal hibernante que lidera o alongamento do esporão durante o período de crescimento. Na axila das folhas dos esporões diferenciam-se os gomos que darão flor no ano seguinte. O processo repete-se um número variável de anos. Na cerejeira chegam a formar-se esporões com mais de 1m de comprimento. O alongamento e ramificação dos esporões das pomóideas é mais complexo (Figura 179-B). Na macieira e na pereira, gomos mistos originam um lançamento curto (braquiblasto florífero) com um número apreciável de folhas encimado pela inflorescência. Estas folhas constituem até 60% da superfície foliar total nas cultivares de macieira que frutificam em esporões (Rom & Barritt 1987). Na ântese, ou um pouco depois, surge na axila de uma, eventualmente duas ou três folhas, um ramo siléptico que garante a continuidade do esporão. O comprimento dos **lançamentos da bolsa** (*bourse shoots*) é variável, pode resumir-se a um braquiblasto culminado por um gomo misto que continua a ramificação do esporão ou, sobretudo nas macieiras vigorosas ou submetidas a podas violentas, um macroblasto, muitas vezes com um gomo misto na extremidade, diferenciando-se, então, uma verdasca coroada ("[Órgãos de frutificação das plantas lenhosas](#)"). A parte distal eixo de onde emerge esta ramificação e que termina, distalmente, nas flores, engrossa durante a estação de crescimento dando origem a uma bolsa.

Crescimento contínuo e crescimento rítmico

As regiões tropicais húmidas reúnem as condições necessárias para as plantas lenhosas crescerem continuamente (**crescimento contínuo**) ou alternarem períodos de crescimento rápido com períodos de crescimento lento (e.g., *Myristica fragrans* (*Myristicaceae*) «noz-moscada»).

Figura 180. Crescimento rítmico. Castanheiro propagado por semente com um ano de idade. Identificam-se 3 períodos de crescimento e respetivas unidades de extensão; a seta inferior marca uma interrupção do crescimento resultante da movimentação da planta da estufa para o exterior, e a superior o efeito dos calores do verão. [Foto do autor].



O crescimento e a floração não têm uma sincronização ambiental ("[Plantas sem uma sincronização ambiental do crescimento e da floração](#)"). No entanto, como referi, por regra ocorrem interrupções irregulares, à escala do ramo ou de toda a planta, nem sempre correlacionadas com variáveis ambientais (Hallé *et al.* 1978): o **crescimento é rítmico**. A intermitência do crescimento e da floração nestas condições poderá estar relacionado com desequilíbrios cíclicos da relação raiz/canópis resultantes de uma expansão muito rápida da canópis após a retoma do crescimento, não acompanhada por um crescimento proporcional do sistema radicular o qual, por sua vez, impõe paragens cíclicas do alongamento dos caules (Verheij 2006). Com o tempo, o efeito de *sink* (consumo massivo de fotoassimilados) dos fruto pode igualmente gerar crescimento rítmico. A interrupção do crescimento faz-se através do abortamento dos meristemas ou pela simples quiescência das gemas.

Nas regiões extratropicais, à semelhança dos trópicos húmidos, são igualmente frequentes interrupções do alongamento caulinar durante o período de crescimento, *i.e.*, os caules acumulam mais de uma unidade de extensão num único ano. Assim acontece quando da floração-início da frutificação nos *Quercus* «carvalhos» e na videira. Temperaturas muito elevadas (>35°C) forçam uma interrupção do crescimento, e a formação de catafilos em volta dos meristemas apicais caulinares, em muitas plantas lenhosas extratropicais. A escassez estival de água tem o mesmo efeito. Muitas árvores de fruto, em sequeiro ou irregularmente regadas, interrompem o crescimento quando a água escasseia no solo e retomam-no após chuvas intensas ou rega. Na amendoeira, o alongamento dos caules reativa-se cerca de 2 semanas após a reposição da água no solo, sendo comuns 2-4 períodos de atividade dos meristemas apicais caulinares numa única estação de crescimento, sobretudo quando enxertadas em

porta-enxertos vigorosos (e.g., GF-677). A interrupção do crescimento pode ter ainda uma outra causa: o início da neoformação de um ramo após o término da expansão da porção neoformada; e.g., *Quercus*. As cicatrizes (superficiais) de catafilos, um ou mais entre-nós curtos com folhas um pouco mais pequenas e espessas, anteceditos e sucedidos por um ou mais entrenós longos, e variações na textura da casca, são indicadores de crescimento rítmico (Figura 180).

RAMIFICAÇÃO DO CAULE

Tipos de ramificação

Todos os nomófilos de angiospérmicas axilam um ou mais meristemas; nas gimnospérmicas a presença de meristemas axilares não é constante. A **ramificação lateral** (= **ramificação axilar**, *axilar branching*), o **tipo de ramificação** mais frequente entre as plantas-com-semente, depende destes meristemas. Na maioria dos 'pteridófitos' os meristemas inserem-se obliquamente por debaixo da inserção das folhas. Neste grupo de plantas é pouco apropriado utilizar os conceitos de "meristema axilar" e de "ramificação axilar". As *Lycopodiidae* «licófitos» e as *Ophioglossidae* «psilotófitos», dois grupos muito antigos de plantas-vasculares, ramificam-se de forma **dicotômica** (= ramificação apical): o meristema apical fende-se e dá origem a dois ramos inicialmente semelhantes entre si. O mesmo processo ocorre nos gametófitos dos 'briófitos'. Pontualmente dividem-se dicotomicamente as *Cycadaceae* «cicas», uma família de gimnospérmicas, as *Arecaceae* «palmeiras» e os *Pandanus* (*Pandanaceae*) «pandanos», dois grupos de angiospérmicas monocotiledóneas.

Nas árvores angiospérmicas ocorre um outro tipo de ramificação quando dois ramos, provenientes de duas gemas apicais ou de uma gema apical e outra subapical, são codominantes. A **ramificação em ramos codominantes** (= bifurcações) com ângulos apertados é pouco resistente e tende a formar inclusões de casca (*v.i.*); com ângulos abertos favorece a formação de copas amplas, em vaso. As árvores jovens em povoamentos densos investem na ocupação de espaço formando um eixo ereto de alongamento rápido do qual irradiam ramificações laterais. Atingida a maturidade a ramificação em ramos codominantes ganha importância. As árvores domesticadas tendem a fazer esta transição mais cedo.

A ramificação a nível anatómico

Nos caules primários, ou com escasso crescimento secundário, as ramificações são abastecidas por feixes vasculares que divergem diretamente do eixo principal, desenhando traços na região do nó ("[Estrutura primária do caule](#)")

do caule). A transferência da seiva xilémica dos vasos lenhosos dos eixos para os vasos lenhosos das ramificações faz-se, neste caso, por perfurações. Nos caules com crescimento secundário, os vasos lenhosos de origem cambial dos eixos e das ramificações contactam lateralmente; a seiva movimenta-se entre eles através das pontuações das paredes laterais. Comparativamente, o movimento da seiva xilémica enfrenta mais resistências nas ramificações dos caules com crescimento secundário do que nas ramificações dos caules primários.

O câmbio é constituído por uma delgada e contínua película de células meristemáticas que reveste os eixos e as respetivas ramificações, imediatamente por baixo da casca. O arranque do funcionamento do câmbio no início da estação de crescimento não é simultâneo: a divisão celular principia nas ramificações e só depois se estende aos eixos onde estas se inserem, em direção ao colo. Consequentemente, na **axila das ramificações** o câmbio dos eixos avança sempre um tanto sobre as ramificações criando pequenas **dobras de câmbio** (Shigo 1991). Por razões mecânicas, estas dobras intensificam-se nas ramificações mais velhas com o enrugamento da casca (*v.i.*).

O crescimento dos eixos e das respetivas ramificações geram na parte proximal das ramificações, uma acumulação de lenho e a compressão da casca, agravadas pelas tais dobras do câmbio, que se traduzem, exteriormente, num inchaço visível a olho nu designado por **colo do ramo** ou **colar** (Figura 199-A). Na axila das ramificações, a casca apresenta-se enrugada e, por baixo dela, o mesmo acontece com o câmbio vascular. Nesta **zona de enrugamento** (= **ruca da casca**), sobretudo a meia copa, a casca pode-se romper e expor o câmbio, uma porta de entrada perfeita para microrganismos patogénicos. O cancro-do-castanheiro (*Cryphonectria parasitica*) é um dos fungos fitoparasitas que se aproveita desta "imperfeição evolutiva" para invadir o tecidos vivos dos seus hospedeiros. A identificação do colo do ramo é da maior importância para desramar corretamente grandes ramos (*v.i.*).

O crescimento e a conseqüente acumulação de massa suscitam, nas plantas lenhosas, fortes tensões na proximidade do ponto de inserção dos ramos mais próximos da horizontal (ramos patentes). Os tecidos lenhosos ficam sujeitos a forças de tração ou de compressão consoante se situem na parte superior, ou inferior, da base dos ramos. O stresse imposto pela gravidade incrementa a velocidade da divisão celular no câmbio vascular e uma sobreprodução de xilema na zona do colo. Este excesso de xilema é designado por **lenho de reação** (Figura 181). Nas angiospérmicas o lenho de reação acumula-se, tendencialmente, na parte superior dos ramos – **lenho de tração** – e nas gimnospérmicas na parte inferior – **lenho de compressão**. O lenho de reação também se acumula, obedecendo às mesmas regras, nos troncos inclinados. O lenho de reação diminui a qualidade tecnológica das madeiras sendo perceptível através da observação macroscópica dos ramos, particularmente nas árvores de casca lisa.

As plantas lenhosas tendem a produzir gomos e ramos adventícios e a acumular gomos dormentes no colo dos ramos, se uma ramificação é podada ou, por acidente, eliminada acima desta zona. O mesmo acontece no **colo do tronco** nas árvores truncadas. Estes gomos desempenham um importante papel na reparação e na renovação da copa das plantas lenhosas. São aproveitados, em arboricultura, para renovar as **unidades de frutificação** (sistemas de ramos geridos como um todo na poda de frutificação) em alguns sistemas de poda de fruteiras lenhosas (Grisvard 1994). Pelo contrário, se o colo é eliminado numa desrama, a formação de ramos adventícios é dificultada ou mesmo impedida, e as feridas são mais difíceis de conter (*u.i.*).

A estabilidade da conexão eixo-ramificação das plantas lenhosas depende de três componentes expressas a nível anatómico. Retirando a casca na axila das ramificações constata-se que os lenhos do eixo e das ramificações são tortuosos, interpenetram-se, cravando-se um no outro (Figura 182). Por duas causas maiores: (i) as suprarreferidas dobras do câmbio; (ii) a orientação (no sentido do eixo ou da ramificação) das iniciais do câmbio é muito irregular no encontro dos câmbios do eixo e da ramificação (Slater *et al.* 2014). A segunda componente foi descrita pelo biólogo norte-americano Alex L. Shigo (1985). Com o tempo, a base da ramificação fica embebida no interior do eixo dando origem aos nós da madeira (Figura 186-A). A inclusão das ramificações forma uma espécie de cunha cónica no interior do eixo, em redor da qual se fixam os anéis de crescimento do eixo (Figura 183). Nas ramificações em ramos codominantes não se diferenciam nem a cunha, nem o colar, com efeitos nefastos na estabilidade dos ramos (Gilman 2003). Finalmente, na axila das ramificações abundam fibras xilémicas e os elementos de vaso são mais estreitos e curtos, duas características anatómicas que aumentam a densidade e a resistência da madeira à tração. A resistência das ramificações tem um efeito negativa na eficiência do xilema. A evolução das conexões eixo-ramificação foi condicionada por um *trade-off* evolutivo [Vol. II] entre a resistência mecânica e a condutividade hidráulica: as soluções trabalhadas pela evolução são sub-óptimas para ambas.

À medida que os caules engrossam incorporam no seu lenho a base dos caules de ordem imediatamente superior, estejam eles vivos ou mortos. Estas inclusões surgem na madeira serrada sob a forma de **nós**. Quanto mais nós menos resistente e mais difícil de trabalhar uma peça de madeira. A inclusão de ramos vivos dá origem a **nós firmes**, com o xilema da ramificação entrelaçado com o xilema do eixo, que não se destacam na madeira serrada. Os ramos mortos formam um **cone de dessecação** de tecido necrosado que penetra pelo eixo adentro, dando origem a um **nó solto** (Figura 184-B) (Fabião 2007).

Algumas árvores desramam naturalmente (*e.g.*, pinheiros a densidades suficientemente elevadas), outras não (*e.g.*, *Cupressus* «ciprestes») (Figura 186). A elimina-



Figura 181. Lenho de reação. A) Localização do lenho de compressão em *Cedrus atlantica* (Pinaceae, Pinidae). B) Lenho de compressão em *Cupressus lusitanica* (Cupressaceae, Cupressidae); n.b. posição descentrada dos anéis. [A] foto do autor; B) cortesia de Maria do Sameiro Patrício].

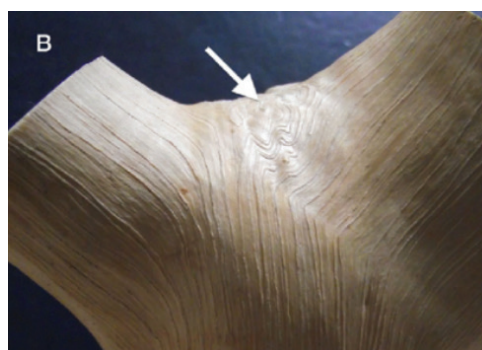


Figura 182. A ramificação a nível anatómico. Interpenetração dos lenhos de dois eixos numa ramificação em ramos codominantes. [Slater et al. 2014].

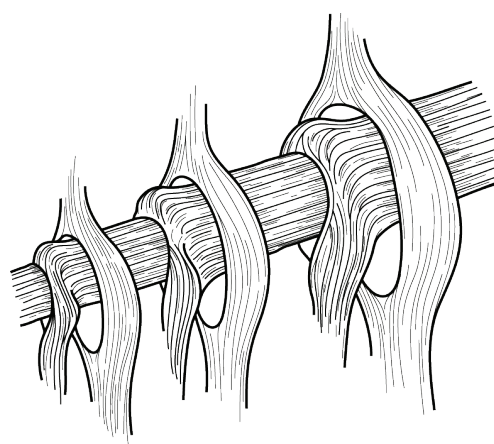


Figura 183. Modelo conexão eixo-ramificação a nível anatómico de A. Shigo. Representação esquemática. N.b.: o diâmetro da parte inclusa da ramificação (cunha) aumenta do centro para a periferia do eixo com a acumulação de anéis de crescimento; o câmbio da ramificação é ativado mais cedo do que o câmbio do eixo, consequentemente, o crescimento secundário do eixo envolve a cunha diferenciando um anel firme em seu redor. [D.R. Slater, 2012, https://en.wikipedia.org/wiki/Branch_attachment. Domínio público].

ção ativa, por corte, de ramificações, a chamada **desrama**, é uma importante prática silvícola para obter madeiras de qualidade, com nós firmes de pequena dimensão, tanto mais importante quanto menor a intensidade da desrama natural.

Grau de ramificação

A partir de um eixo principal (*e.g.*, um tronco) formam-se ramos de primeira ordem ou primários; os ramos de segunda ordem ou secundários partem dos ramos de primeira ordem, e assim sucessivamente. O grande polímata renascentista Leonardo da Vinci [1452-1519] descobriu que a soma dos diâmetros, e implicitamente a soma da área em corte transversal, de todos os ramos de uma determinada ordem, iguala o diâmetro do tronco (Figura 185). Ou, noutra formulação, o diâmetro de um ramo que se ramifica aproxima-se da soma dos diâmetros das ramificações. A relação encontrada por Leonardo é mais ou menos constante, sobretudo nas dicotiledóneas (Chen *et al.* 2012).

O aspecto geral das plantas (= **hábito ou porte**), e o aspecto dos ramos depende, entre outros fatores, do grau de ramificação. O **grau de ramificação**, *i.e.*, a extensão da ramificação, varia de espécie para espécie e entre genótipos; *e.g.*, as rosáceas arbustivas ramificam-se mais intensamente do que as giestas (tribo *Cytiseae* e algumas *Genista*, *Fabaceae*). A ramificação dos ramos não se multiplica indefinidamente porque a condutividade hidráulica do xilema reduz-se acentuadamente na região onde se inserem os ramos. Os ramos do ano de *Fraxinus excelsior* (*Oleaceae*), uma árvore comum na Europa temperada, não ultrapassam a 3^a-5^a ordem (Thomas 2016), um valor padrão em muitas árvores temperadas e mediterrânicas em povoamento florestal. As árvores isoladas retêm ramos de maior ordem. Esta constatação atesta a importância da "Cladotose" na conformação da canópis, em particular nas árvores (a condutividade também decresce a altura). A dominância e o controlo apicais são igualmente determinantes no grau de ramificação (*v.i.*).

Nas plantas lenhosas reservam-se as designações **raminho** (*twig*) ou **ramo do ano** para os ramos de última ordem, terminais ou axilares, formados no próprio ano ou no ano anterior. Os raminhos não ou escassamente **atempados**, *i.e.*, herbáceos, de cor ainda verde (de felogene não funcional ou recentemente iniciada), são genericamente conhecidos por **rebentos** ou **renovos** (PtBr broto, *shoot*). O seu conjunto constitui a **rebentação** (PtBr brotação). Os renovos da videira chamam-se **pâmpanos**. O termo **lançamento** é indiferentemente usado para raminhos com algum vigor emitidos em qualquer local da copa, ou mesmo das raízes (Vasconcellos 1968).

Na Figura 187 está exposta a terminologia corrente em língua portuguesa das ramificações das árvores. O tronco (= **fuste**, na terminologia silvícola) suporta a **copa** ou **canópis**, a parte aérea ramificada e com folhas das árvores. Na prática, o termo "ramo" tem um uso mais impreciso do que o proposto pelo Prof. Carvalho e Vasconcellos embora, tendencialmente, se refira aos caules que não cabem em nenhum dos outros tipos referidos na Figura 187.

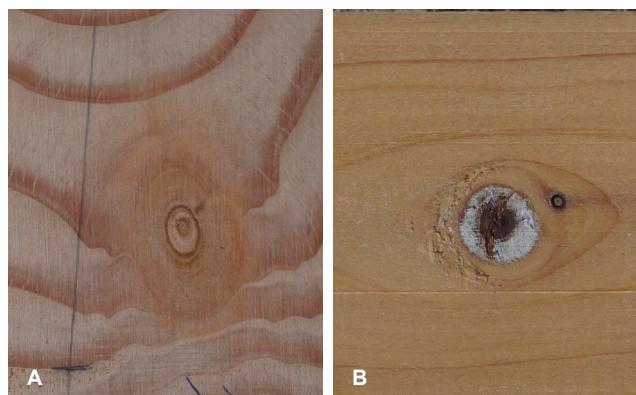


Figura 184. Nó firme (esquerda) e nó solto (direita), respetivamente, em madeira de *Pseudotsuga menziesii* (*Pinaceae*, *Pinidae*) e *Cupressus lusitanica* (*Cupressaceae*, *Cupressidae*). [Cortesia de Maria do Sameiro Patrício].



Figura 186. Desramação artificial em *Cupressus lusitanica* (*Cupressaceae*). [Foto do autor].

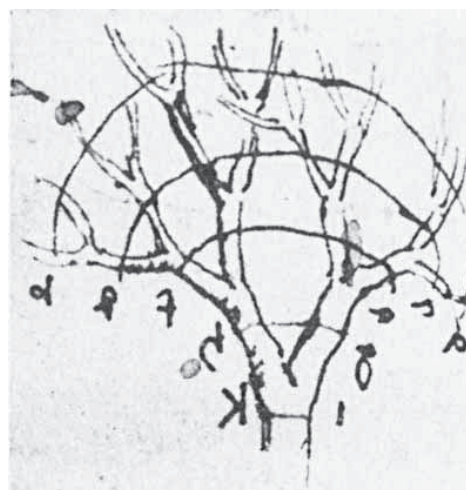


Figura 185. Proporção entre os diâmetros dos ramos de diferente ordem. Desenho original de Leonardo da Vinci (vd. texto). N.b. o conhecido hábito de da Vinci de escrever as letras ao contrário. [Extraído de Chen *et al.* 2012].

Direção, orientação e ângulo de inserção

Os caules, ao contrário das raízes, têm geralmente um geotropismo negativo, *i.e.*, o seu alongamento contraria a gravidade, afastando-os da superfície do solo. Consoante a direção, ou direções, tomadas em relação ao plano representado pelo solo, os caules são classificados em oito tipos (Quadro 38), indistintamente aplicados a caules herbáceos, lenhosos, pouco ou muito ramificados, e ramos de vária ordem.

A orientação do crescimento dos ramos em relação à vertical tem dois extremos:

- **Ortotropia** – crescimento na vertical, ou próximo da vertical;
- **Plagiotropia** – crescimento na horizontal, ou próximo da horizontal.

Se for necessário esmiuçar a terminologia: ortotrópico (= **ereto**) – ângulo com a vertical nulo; **fastigiado** – ângulo muito agudo; **ereto-patente** – ângulo com cerca de 45°; plagiotrópico (= **patente**) – ângulo próximo de 90°; **divaricado** – ângulo muito aberto > 90°.

A morfologia e a função dos eixos plagiotrópicos e ortotrópicos é geralmente distinta. Os eixos plagiotrópicos são menos juvenis (["Juvenilidade. Indução e diferenciação florais"](#)) do que os ortotrópicos, por isso tendem a crescer menos (menos vigor), a ramificar-se mais com ramificações inseridas num mesmo plano, a possuir folhas mais pequenas e dísticas, e a produzir mais flores (e frutos). Os eixos ortotrópicos estão envolvidos na ocupação do espaço enquanto os plagiotrópicos estão envolvidos na fotossíntese e na reprodução.

A orientação dos ramos é da maior relevância na condução das árvores. Por exemplo, na oliveira os ramos ortotrópicos não produzem fruto sendo sistematicamente eliminados nos sistemas de poda tradicional. Em arboricultura existe a preocupação de colher garfos em ramos plagiotrópicos porque induzem entradas mais precoces em frutificação. A torção e dobra de ramos para posições próximas da horizontalidade – conhecida por **empa** – reduz o vigor e a dominância apical, e estimula a frutificação. A ereção dos ramos tem um efeito contrário. O peso dos frutos verga os ramos e favorece, por essa via, a diferenciação de novas flores. Nos ramos plagiotrópicos, os gomos virados para baixo tendem a lançar ramos próximos da horizontalidade e os gomos virados para cima ramos mais próximos da vertical, um facto a tomar em consideração na construção do esqueleto das árvores. Os ramos ortotrópicos enraizam mais facilmente por estaca do que os ramos plagiotrópicos, dando origem a plantas mais eretas e vigorosas, com uma arquitetura similar aos indivíduos propagados por semente.

O **ângulo de inserção** das ramificações laterais de um eixo ereto são mais agudas nas ramificações distais do que nas proximais. Na construção da copa das plantas lenhosas, inserções muito agudas de pernadas e braços dão mais

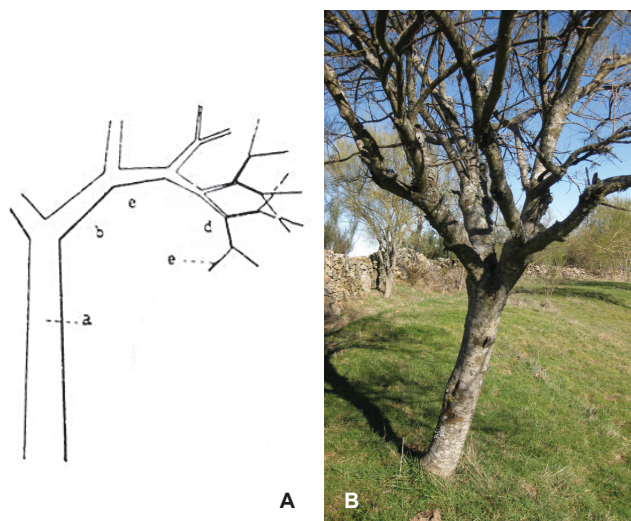


Figura 187. Designações correntes das ramificações das árvores. A) Legenda: a - tronco, b - pernada, c - braça, d - ramo, e - raminho ou ramo do ano. B) As mesmas ramificações são legíveis numa *Genista florida* (Fabaceae) de porte arbóreo. [A] adaptado com modificações de Vasconcellos (1968); B) foto do autor].

Quadro 38. Tipos de direção dos caules em relação ao plano do solo (Vasconcellos 1969).

Tipo	Descrição
Ascendente	Caules inicialmente prostrados curvando, de seguida, para uma posição quase vertical; quando dobram em joelho num nó dizem-se geniculados.
Erecto	Caules verticais ou quase na vertical.
Suberecto	Caules quase verticais.
Subprostrado	Caules quase aderentes ao solo.
Prostrado	Caules rentes ao solo.
Difuso	Caule muito ramificado com várias direções.
Decumbente	Caules inicialmente erecto ou suberecto vergando distalmente em direção ao solo.
Trepador ou escandente	Direção em função dos suportes (<i>e.g.</i> muros, ramos, taludes, etc.); tipo próprio das lianas (= trepadeiras ou plantas escandentes).

tarde origem a zonas de grande fragilidade com **casca inclusa** (Figura 190). A estabilidade das inserções agudas é agravada nas ramificações em ramos codominantes. Para evitar acidentes com árvores cultivadas, as pernadas e as braços devem inserir-se nos eixos de ordem imediatamente inferior com ângulos de abertos. Para tal eliminam-se os ramos pior inseridos pela poda e forçam-se as ramificações jovens, de preferência com 1 ano de idade, com talas ou pesos.

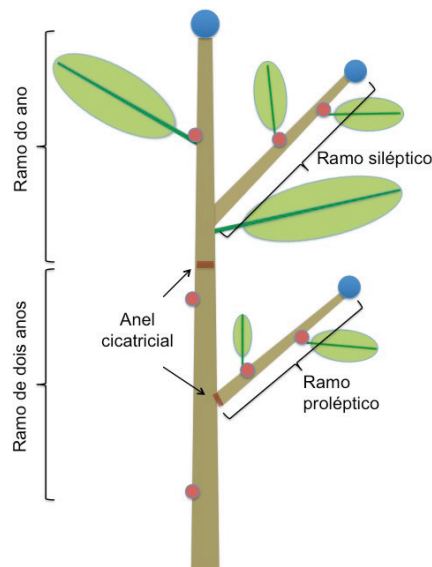
Prolepsia e silepsia

O alongamento e a ramificação nas plantas perenes pode ser imediata (**silepsia**) ou protelada no tempo (**prolepsia**) (Figura 189). Os **ramos prolépticos** das espécies com gomos hibernantes apresentam um anel cicatricial na



Figura 190. Casca inclusa. A) O comprimento desmesurado da ruga da casca evidencia que a sutura do lenho das duas pernadas é imperfeita e frágil, com casca inclusa, entalada entre o lenho das duas pernadas (cerejeira). B) Casca inclusa numa bifurcação em castanheiro; *n.b.*, por cima vê-se um nó firme. [A] foto do autor; B) cortesia de Maria do Sarmiento Patrício].

Figura 189. Prolepsia vs. silepsia. Representação esquemática de uma espécie caducifólia. [Original].



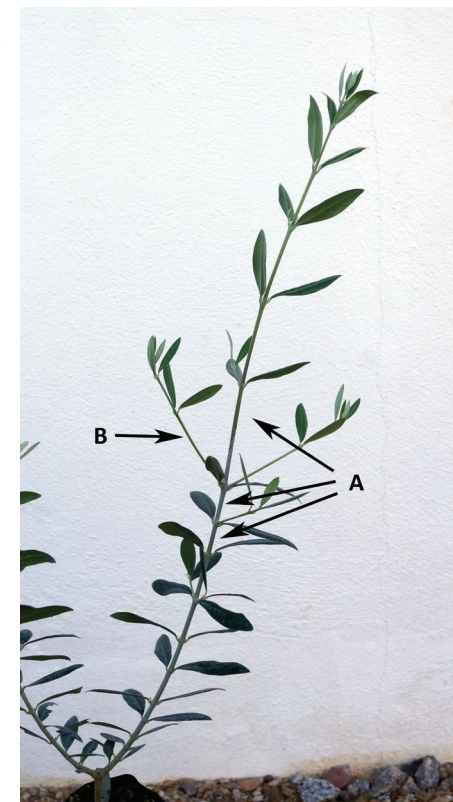
base; os **ramos silépticos**, não. As primeiras duas folhas (profilos) dos ramos prolépticos podem ser distintas das seguintes (nomofilos). Geralmente, o primeiro entrenó dos ramos silépticos destaca-se pelo seu comprimento; nos ramos prolépticos os primeiros entrenós tendem a ser mais curtos do que os restantes (Figura 188 Figura 189, Figura 191) (Keller 2004). Estes três pormenores têm grande importância prática na interpretação do crescimento e do vigor das árvores.

Nas regiões de clima temperado ou mediterrânico, a ramificação rameal, regra geral, faz-se através de gomos hibernantes. Dominam, portanto, os ramos prolépticos. A ramificação imediata, implicitamente baseada em gomos prontos, é muito frequente nos trópicos e nas plantas não tropicais de famílias de óptimo tropical (*e.g.*, *Lauraceae*). As netas da videira são também um caso de silepsia (Figura 173-A), assim como os **ramos antecipados (antecipados)** das espécies frutícolas temperadas.

Figura 188. Ramos prolépticos. *Olea europaea* var. *europaea* 'Cobrançosa' de dois anos propagada por estaca. *N.b.* nas ramificações prolépticas entrenós de comprimento similar. [Foto do autor].



Figura 191. Ramos silépticos. *Olea europaea* var. *europaea* 'Cobrançosa' de um ano propagada por estaca em estufa. A) Evidências de crescimento rítmico; *n.b.*, identificam-se duas unidades de extensão, uma primaveril (com entrenós curtos e folhas mais escuras) e outra no final do verão-início do outono (entrenós longos e folhas mais claras); a paragem do crescimento deveu-se aos calores de Julho-Agosto sendo comprovada por dois entrenós curtos sucedidos por entrenós longos. B) Ramo siléptico; *n.b.*, primeiro nó invulgarmente longo sucedido por entrenós mais curtos. [Foto do autor].



Como seria de esperar, o primeiro entrenó das netas é francamente maior do que os restantes. A silepsia é promovida quando o sistema radicular satisfaz em excesso as necessidades da canópis em água e nutrientes. Este desequilíbrio ocorre em árvores sujeitas a podas violentas, doença ou acidentes, decrépitas ou beneficiadas por uma súbita oferta de recursos (*e.g.*, luz, água ou nutrientes).

Ramos epicórmicos

Os **ramos epicórmicos**^[88] são ramos eretos, suberetos ou ascendentes, juvenis, estéreis (sem flores), de entrenós longos e comprimento variável, provenientes de gomos dormentes ou adventícios. A emissão de ramos epicór-

[88] Alguns autores reservam o termo ramo epicórmico para aos lançamentos provenientes de gomos dormentes, por definição de origem caulinar. É melhor não ser tão restritivo porque a origem dos ramos epicórmicos é difícil de determinar sem observar a anatomia da inserção.

micos é estimulada pelos mesmos fatores que promovem a silepsia. Ocorrem também sem uma causa exógena ou endógena evidente (Bell 2008), em particular nas plantas de tendência basítona (*e.g.*, aveleira e oliveira). Geralmente, estão localizados na vizinhança do colo do tronco, na axila das ramificações dos eixos de ordem inferior, em ramos submetidos a stresse (*e.g.*, vergados pelos frutos) ou no rebordo de feridas extensas. O choupo-branco (*Populus alba*, *Salicaceae*) e o carvalho-negral, e outras espécies, emitem um grande número de ramos epicórmicos a partir das raízes de ordem inferior não sendo, por isso, adequadas como árvore de arruamento.

Na terminologia florestal, os ramos epicórmicos são designados como pôlas ou rebentões e, consoante a sua proveniência, por **pôlas do colo** ou **pôlas radiculares**^[89]. Nas árvores exploradas em talhadia baixa extrai-se, ciclicamente, a biomassa aérea junto ao colo; em resposta, as árvores emitem **pôlas de toija** (Quadro 52, Figura 250). A **toija** é a estrutura que sobra da ablação da canópis; inclui o sistema radicular, o colo e uma pequena porção basal de tronco. As árvores conduzidas em **talhadia alta** (= **cabeça de salgueiro**) são decepadas mais acima, nas pernadas ou braças (Figura 193). Nos troncos dos choupos-negros (*P. nigra*) e das aveleiras, no colo das oliveiras e nas talhadias formam-se extensos **complexos epicórmicos** (*epicormic complex*, Meier *et al.* 2012) com uma profusão de **gomos epicórmicos** (= gomos adventícios + gomos dormentes) e de pontos meristemáticos (Figura 194).

Quanto maior a ordem de um ramo, *i.e.*, quanto mais novo ele for, mais deficientemente é abastecido pelo xilema. Consequentemente, maior a probabilidade de produzir braquiblastos ou macroblastos de pequena dimensão. Por esta razão, os ramos ladrões raramente se desenvolvem em ramos superiores à terceira ou quarta ordem. Os ramos epicórmicos são uma poderosa *sink* de produtos fotossintéticos gerados noutras partes da planta. Se muito possantes retiram vigor às partes mais velhas da copa sendo, neste caso, designados por **ramos ladrões**, **chupões** ou **mamões**. A aplicação de herbicidas sistémicos a ramos epicórmicos tende a ser pouco eficaz porque são translocados em direção ao ápice do ramo em detrimento dos órgãos subterrâneos. Constatou-se que os fungos que consomem toijas e raízes em decomposição raramente se propagam às pôlas. A produção de ramos epicórmicos é uma adaptação vantajosa.

Reiteração

A ramificação sequencial de um ramo e a reiteração são fenómenos distintos. Ocorre



Figura 193. Talhadia alta ou cabeça de salgueiro em freixo (*Fraxinus angustifolia*, *Oleaceae*). O termo cabeça de salgueiro refere-se ao complexo de ramos epicórmicos formados em consequência do corte reiterado da extremidade de ramos de grande dimensão. (Planalto de Miranda, Portugal). [Foto do autor].



Figura 194. Complexo epicórmico em aveleira. [Foto do autor].



Figura 192. Reiterações em castanheiro. A emissão de reiterações deveu-se à decrepitude da árvore. [Foto do autor].

[89] Em plantas herbáceas temos os rebentos do colo e da raiz.

uma **reiteração** quando um ramo lateral tem um comprimento equivalente ou superior, e repete o modelo de ramificação do ramo que lhe deu origem (Bell 2008). As reiterações são constitutivas na construção da copa do *Salix x pulchralis* (*Salicaceae*) «salgueiro-chorão» e de muitas árvores tropicais. As plantas arbustivas renovam ou complexificam a canópis com reiterações. As pólvas radiculares de um choupo (*Populus*, *Salicaceae*), os estolhos do morangueiro, ou os filhos das gramíneas são, igualmente, reiterações. Também podem resultar de trauma (reiterações traumáticas) ou de uma súbita disponibilidade de nutrientes (reiterações adaptativas) (Hallé *et al.* 1978). As plantas lenhosas, em particular as árvores, tendem a emitir mais reiterações com a idade.

À medida que as plantas lenhosas perenes crescem deixam dormentes ocultos no ritidoma do tronco e ramificações de ordem inferior um grande número de gomos axilares. Ao mesmo tempo, a diferenciação de gemas e de pontos meristemáticos adventícios cresce. Entretanto, por razões de ordem fisiológica, a probabilidade de emissão de ramos epicórmicos a partir destes meristemas aumenta. Os sistemas de ramos construídos a partir de ramos epicórmicos desenvolvem, geralmente, o mesmo modelo arquitetural da canópis original, são reiterações (Figura 192). As reiterações devem ser eliminadas durante a formação do esqueleto das árvores cultivadas. Nas vinhas, pomares e olivais abandonados, as reiterações com origem em ladrões emitidos pelos porta-enxertos dominam e suplantam, frequentemente, a canópis original. A eliminação dos ladrões em viticultura e em olivicultura é uma operação com custos relevantes. Nas plantas envelhecidas, as reiterações são uma forma das árvores regenerarem toda ou grande parte da canópis aproveitando um sistema radicular pré-existente; uma forma evolutivamente engenhosa de aumentar a longevidade e a produtividade das árvores, e de atrasar a sua velhice.

DOMINÂNCIA E CONTROLO APICAIS

Dominância apical

As plantas lenhosas produzem mais meristemas axilares do que os necessários para construir ou renovar, a canópis e a superfície foliar fotossintética. Se todos os meristemas axilares originassem novos lançamentos, os ramos ensombrar-se-iam uns aos outros, num emaranhado caótico e energeticamente ineficiente de caules e folhas. Consequentemente, a maior parte dos meristemas laterais acaba por nunca ser ativado, aborta ou permanece

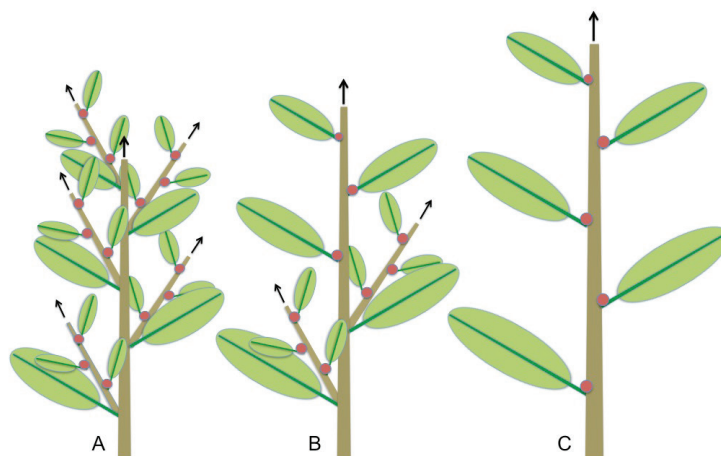


Figura 195. Dominância apical (representação esquemática). Dominância crescente de A para C. Setas brancas – crescimento determinado. [Original].

dormente no interior da copa durante todo o ciclo de vida da planta.

A ativação dos meristemas axilares de um caule é condicionada, em muitas plantas, pela sua proximidade ao meristema apical ou a um meristema axilar subterminal que o substitua. Este fenómeno, conhecido por **dominância apical**, pode ser forte, e suprimir o desenvolvimento de um grande número de gemas, ou fraco, e apenas uma pequena proporção das gemas se manter dormente (Figura 195). A intensidade da dominância apical depende do genótipo, da idade das plantas, da posição do ramo na copa e da direção desse ramo. Nos ramos ortotrópicos, o meristema apical reprime os vizinhos e concentra em si os recursos da planta. Os lançamentos de um ramo plagiotrópico, além de mais débeis, são mais numerosos. Por conseguinte, o atarraque tem efeitos mais exuberantes nos ramos ortotrópicos do que nos ramos plagiotrópicos. A técnica da empa, anteriormente referida, tem outra consequência: mitiga a dominância apical e, por essa via, estimula o abrolhamento de um maior número de gomos.

Nas plantas perenes, a dominância apical pode exercer-se apenas no ramo do ano ou propagar-se, com variável intensidade, à madeira velha. O prolongamento da dominância apical à madeira de 2 e 3 anos tem um grande efeito na construção da canópis das plantas lenhosas jovens. A supressão dos meristemas laterais nas partes velhas e profundas da copa já não cabe no conceito de dominância apical. A dominância apical é um sinónimo de paradormência (Quadro 37).

A eliminação do gomo apical por poda ou por parasitismo estimula o abrolhamento dos gomos laterais imediatamente a ele inferiores (geralmente 3 ou 4). Se a eliminação é feita no período de repouso vegetativo, os seus efeitos só são observáveis na estação de crescimen-

to subsequente. Esta prática, designada em arboricultura por **atarraque**, é essencial na poda de frutificação de inverno nas plantas que produzem flores em ramos mistos (*e.g.*, pessegueiro) porque estimula a formação de ramos novos que produzirão frutos no segundo ano ("[Órgãos de frutificação das plantas lenhosas](#)"). As árvores transplantadas durante a estação de repouso vegetativo são frequentemente atarracadas para estimular a formação de ramificações sobre as quais construir o esqueleto das árvores. Para acelerar este processo, sobretudo nas prunóideas conduzidas em vaso, elimina-se o meristema apical do ramo guia (ramo dominante) em maio ou no início de junho (novembro e dezembro no hemisfério sul), em plena estação de crescimento, para forçar a ramificação com ramos silépticos. Estas antecipadas podem então ser usadas para construir as pernas do vaso ganhando-se, neste processo, um ano. O corte dos meristemas apicais em verde (com os ramos não atempados) apelida-se de **desponta**.

Controlo apical

Os lançamentos dos meristemas axilares podem ser, ou não, mais curtos e débeis do que o lançamento do meristema apical, falando-se neste caso de **controlo apical**. A dominância apical exprime a supressão do abrolhamento; o controlo apical refere-se à regulação do crescimento após o abrolhamento. Ambos os fenómenos têm um forte controlo hormonal, de fisiologia mal conhecida, sendo a auxina o mais importante dos reguladores de crescimento envolvidos (Cline & Harrington 2007).

Os tipos de controlo apical – acrotonia, mesotonia e basitonia – são definidos em função do vigor dos ramos diferenciados a partir de gomos hibernantes ou dormentes, da parte proximal à parte distal numa determinada unidade ou conjunto de unidades de extensão de uma planta lenhosa (Figura 196). Nos caules **acrótonos** as ramificações distais alongam-se mais do que as próximas da base. Nos caules **basítonos**, os crescimentos proximais são os mais longos. A **mesotonia** corresponde a uma condição intermédia. Os efeitos de qualquer uma destas condições propaga-se no tempo, sendo legível na arquitetura das plantas adultas. O conceito de controlo apical pode ser generalizado à escala de toda a planta (*vd.* Costes *et al.* 2014).

Interações entre a dominância e o controlo apicais

A interação da dominância apical com o controlo apical condiciona a configuração espacial (**arquitetura**) das plantas lenhosas, e, implicitamente o seu **hábito**^[90]. Na fase de plântula, a dominância e o controlo apical são exercidos por um único meristema. À medida que as estações de crescimento se sucedem os ramos laterais,



Figura 196. Controlo apical. A) Três tipos (à escala do ramo): acrotonia (A), basitonia (B) e mesotonia. B) Basitonia em *Pterospartum tridentatum* subsp. *lasianthum* (*Fabaceae*) «carqueja», n.b. ramificações silépticas. C) Acrotonia em ramos prolépticos de *Ulmus minor* (*Ulmaceae*). D) Representação esquemática do hábito de duas cultivares de macieira: tendência basítona, à esquerda, e tendência acrótona, à direita, em ambos os casos à escala da planta. [A] figura obtida pelo modelo longSymmetry, <http://www.grogra.de>; B e C) fotos do autor; D) Lespinasse (1977).

assumem, mais ou menos rapidamente, um papel semelhante ao meristema apical original.

Muitos arbustos, como sejam, na flora europeia, as giestas (*Cytiseae*, *Fabaceae*), as estevas (*Cistus*, *Cistaceae*) e as urzes (*Erica*, *Ericaceae*), combinam uma forte dominância apical com basitonia. Estas plantas têm tendência a ramificar-se com pouca intensidade, particularmente na extremidade distal (efeitos da dominância apical); a ramificação faz-se, sobretudo, na proximidade do colo (basi-

[90] Este efeito pode ser experimentado no programa TreeSketch, disponível para iPad (<http://algorithmicbotany.org/TreeSketch/>).

tonia à escala da planta). As ramificações proximais são ortotrópicas e vigorosa. As ramificações distais são plagiotrópicas, mais débeis, e abortam com frequência ou diferenciam flores. A reiteração através ramificações basais ortotrópicas retira vigor aos ápices dos ramos e as plantas permanecem com um hábito arbustivo. A reforçar este efeito, em condições naturais os ramos mais longos são ciclicamente renovados a partir da base em consequência do fogo, herbivoria ou corte. Outros arbustos seguem uma estratégia distinta, juntam uma dominância apical menos intensa com uma forte basitonia. O resultado são arbustos densos de canópis emaranhadas, como se vê em algumas rosáceas e em muitos arbustos tropicais.

A interação entre a dominância e o controlo apical funciona de outro modo nas árvores. Nas angiospérmicas arbóreas jovens, a dominância apical é também intensa e prolonga-se à madeira velha, porém o desenvolvimento dos ramos é tendencialmente acrótono (**acrotonia dominante**). Nos primeiros anos distingue-se um eixo principal com um gomo apical dominante. A maioria dos gomos axilares são suprimidos, ou dão origem a braquiblastos ou a ramos tendencialmente plagiotrópicas. Os ramos mais eretos e os alongamentos das ramificações mais intensos situam-se na parte distal da copa. A guia – o caule diferenciado pelo meristema apical – destaca-se pela sua pujança. Com a idade este padrão generaliza-se às zonas periféricas da copa, já com pernadas e braças bem definidas. Inevitavelmente, acaba por se formar um tronco e pernadas bem definidos, e um hábito arbóreo, frequentemente de copa esguia. Estas formas evoluem mais depressa nas árvores em povoamento, sujeitas a forte competição pela luz, com os ramos basais deprimidos pela sombra. Em algumas espécies arbóreas, a arquitetura da árvore tem um controlo genético tão apertado que desenvolvem a mesma forma, isoladas ou em povoamento.

A intensidade da acrotonia nas angiospérmicas arbóreas varia com a idade, de espécie para espécie, ou mesmo entre diferentes genótipos da mesma espécie (Figura 196-D). Comparando os indivíduos jovens de macieira e pereira, duas importantes fruteiras temperadas, constata-se que a macieira tem tendência a formar ramos na parte inferior dos eixos, enquanto a pereira se ramifica intensamente na parte mais alta do eixo e define um eixo mais rapidamente. A macieira é mais basítônica (e menos acrótona) à escala da árvore do que a pereira. A poda da pereira é mais exigente do que a da macieira porque é difícil manter copas guarnecidas de ramos na base, região onde é mais fácil (e barato) colher os frutos. A oliveira é ainda mais basítônica do que macieira: para obter eixos é necessário reduzir pela poda a dominância dos ramos inferiores nas primeiras idades e, ciclicamente, eliminar os ladrões diferenciados na proximidade do colo.

À medida que as árvores angiospérmicas envelhecem, a dominância e o controlo apical esbatem-se. As espécies monopodiais em jovens tendem a volver simpodiais (geralmente por abortamento dos gomos apicais) – os rami-

nhos do ano ramificam-se abundantemente e o padrão de crescimento dos ramos situados na orla da copa aproxima-se do modelo basítônico. Simultaneamente, o número de gomos que abrolham a cada primavera aumenta (até atingir um teto), os raminhos são cada vez mais curtos (e com menos gomos) e a proporção de raminhos plagiotrópicas aumenta. A produção de flores e frutos intensifica-se retirando vigor às árvores. A proporção de tecidos vivos não fotossintéticos (*e.g.*, câmbio e floema) por unidade de superfície foliar aumenta, outro fator a contribuir para a perda de vigor das árvores com a idade. Nas árvores maduras a copa toma uma forma arredondada e a altura estabiliza. O eixo primário desvanece-se no interior da canópis, ao mesmo tempo que se desenvolvem pernadas codominantes e se intensifica a desrama natural (Shigo 1991). Ao contrário do que acontece nas gimnospérmicas, o interior da copa das angiospérmicas fica pouco denso em ramos enquanto a orla permanece densamente revestida de raminhos e de folhas. Ainda assim, a luz penetra, tendencialmente, em maior quantidade no interior da copa das angiospérmicas do que nas gimnospérmicas, com efeitos benéficos na produção de flores e frutos (a produtividade de frutificações e sementes nas gimnospérmicas é muito sensível ao efeito depressivo da densidade). A árvore como que se transforma num sistema tubular de transporte e suporte (constituído pelo tronco, pernadas e braças) que eleva a cima do solo uma população de pequenos "arbustos" (sistemas de ramos e raminhos) densamente revestidos de folhas. A cladoptose ganha importância de modo a manter a canópis eficiente.

O abortamento dos gomos apicais, referido no parágrafo anterior, não é exclusivo das árvores angiospérmicas adultas. Por exemplo é fácil de observar na aveleira ou em castanheiros jovens (Figura 172-A). A adopção precoce de um sistema de alongamento simpodial através do abortamento do gomo apical é uma forma evolutivamente simples e rápida de muitas espécies de árvores reduzirem os efeitos da dominância apical e desenvolverem copas alargadas. Esta condição é, certamente, vantajosa na maior parte dos ecossistemas florestais, frente às ancestrais copas em flecha que ainda hoje caracterizam muitas gimnospérmicas. A morte determinada de células ou de partes do corpo é muito comum nos processos de desenvolvimento, tanto em plantas como em animais (*e.g.*, apoptose de células animais embrionárias). Frequentemente, a evolução em vez de trabalhar as características dos órgãos vegetais limita-se a "aniquilá-las".

Os gomos distais têm, muitas vezes, tendência a não abrolhar ou a abortar nas árvores velhas com raminhos de ordem elevada e distantes do tronco, deficientemente abastecidos pelo xilema, e nas árvores com alterações profundas e recentes na conformação da copa (*e.g.*, por poda, parasitismo ou acidente) ou submetidas a um forte stress ambiental. Consequentemente, surgem reiterações através de ramos epicórmicos, possantes e eficientes na competição pelos nutrientes radiculares com os demais ramos

da copa. Casos há em que um ou mais ramos epicórmicos constroem novos troncos e novas copas, ganham dominância, e acabam por substituir as partes aéreas mais antigas (e ineficientes) da planta ("Reiteração"). Estamos perante um caso extremo de cladoptose (*v.z.*).

Nas gimnospermas arbóreas, a dominância dos meristemas apicais mantém-se quase inalterado durante todo o ciclo de vida, por conseguinte o número de meristemas axilares ativados (e de ramificações laterais) é tendencialmente menor do que nas angiospermas. As árvores crescem permanentemente em altura, mantêm um eixo primário bem definido do solo até à **flecha** (parte distal da copa) e desenvolvem uma canópis cónica. Nas angiospermas arbóreas maduras, como acabei de referir, a dominância não é tão marcada, e a canópis é mais arredondada, sem um eixo definido.

REPARAÇÃO DE FERIDAS. RESPOSTA AO CORTE

Nas plantas lenhosas, as feridas que não atingem o câmbio são reparadas rapidamente por este mesmo tecido e/ou pela reposição de periderme pela felogene. A primeira etapa da recuperação de feridas mais profundas, que atingem ou ultrapassam o câmbio, compreende o isolamento e a consequente aniquilação das células danificadas, de modo a conter a penetração de microrganismos patogénicos. De acordo com o **modelo CODIT**^[91], este processo, conhecido por **compartimentação**, envolve quatro **barreiras de compartimentação** (*compartmentalization walls*) (Merrill & Shigo 1979, Shigo 1991, Figura 198):

- Barreira I – a selagem, pela intervenção do parênquima lenhoso axial, dos feixes vascular com tiloses e substâncias polifenólicas, por cima e por baixo da ferida, limita a expansão longitudinal de eventuais infeções (Figura 20);
- Barreira II – anéis (sobretudo de fim de estação) não danificados e interiores à ferida, constituídos por fibras muito lenhificadas, atenuam o avanço radial da infeção em direção ao interior do tronco;
- Barreira III – as células dos raios (parênquima lenhoso radial) contêm lateralmente a ferida com a acumulação substâncias tóxicas e suberina;
- Barreira IV – produção pelo câmbio de parênquima axial suberizado e de elementos traqueais de modo a envolver, por fora, a ferida, isolando-a do exterior; a ferida termina inumada no interior do lenho.

A formação da quarta barreira inicia-se com a diferenciação de um calo na superfície da ferida, a partir de células danificadas do câmbio, de células do parênquima

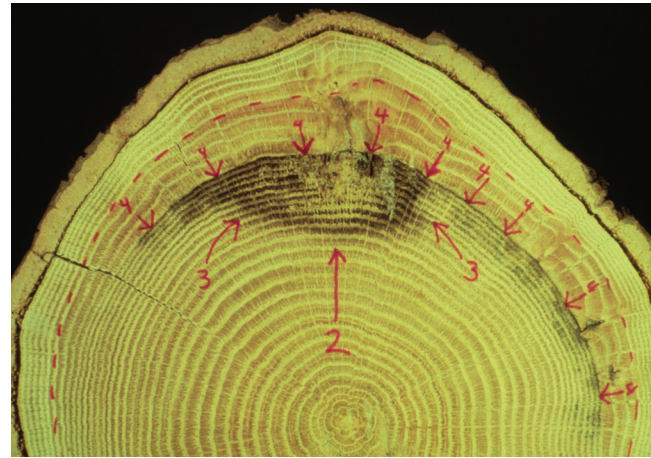


Figura 198. CODIT *Compartmentalisation of Decay in Trees*. Barreiras II a IV. [USDA Forest Service - Northeastern Area, USDA Forest Service, Bugwood.org].



Figura 197. Reparação de feridas e gomos adventícios em *Platanus orientalis* var. *acerifolia* (Platanaceae, Magnoliidae). Ao centro: lenho de ferida em forma de lábio; formação de ramos epicórmicos a partir de gomos adventícios diferenciados no calo; ferida muito extensa feita com um corte demasiado rente que irá sarar com dificuldade. À esquerda: ramos epicórmicos diferenciados numa ferida mais antiga. [Foto do autor].

lenhoso ou de xilema imaturo (*vd.* Chano *et al.* 2015). Recordo que as células do parênquima lenhoso, como os outros tipos de parênquima, mantêm capacidade meristemática mas não se dividem nos caules saudáveis porque estão contidas por elementos traqueais rígidos. Das células do calo localizadas na margem da ferida inicia-se um câmbio e por fora deste uma felogene. A cicatrização das feridas avança do bordo para o interior com a formação de lábios mais ou menos espessos de **lenho de ferida** (Figura 197). A parte mais central e exposta do calo de ferida acaba por secar. Algumas espécies, em condições de elevada humidade, conseguem regenerar tecido vascular e ritidoma, simultaneamente, em toda a superfície da ferida (Zhang *et al.* 2011).

A quarta barreira é a mais eficaz, razão pela qual o lenho mais interior de uma árvore pode estar invadido por fungos mantendo esta uma rigidez estrutural suficiente. Mas nem sempre. Uma árvore com o tronco exte-

[91] Um acrónimo de *Compartmentalisation of Decay in Trees*.

riormente saudável pode estar comprometida por fungos do lenho. Por isso, as árvores em locais públicos devem ser ciclicamente avaliadas com equipamentos adequados para evitar acidentes; *e.g.*, sistemas de ultra-sons.

A eficácia da compartimentação varia de espécie para espécie, e depende do vigor e da idade das plantas, da severidade das feridas e da virulência dos microrganismos patogênicos que tenham colonizado as feridas. Por exemplo, os *Platanus* (*Platanaceae*) são muito eficazes a compartimentar; os castanheiros-da-índia não. A reparação das feridas ocorridas durante os períodos de atividade cambial (na Primavera-início do Verão nas áreas de clima temperado ou mediterrânico) é mais rápida (Pallardy 2007). As feridas de poda em ramos com um ou dois anos são absorvidas com alguma rapidez. As desramações feitas imediatamente acima do colo do ramo saram mais rapidamente do que as desramações rentes; se muito afastadas do colo do ramo há o risco da formação de um cone de dessecação e de um nó solto (Figura 199). As desramações acima do colo retêm os gomos basais e eventuais gomos adventícios que aí se diferenciam, o que facilita a reposição de ramos na região da ferida.

O uso do conceito de cicatrização nas plantas é abusivo porque, ao contrário do ocorrido nos seres animais, as células vegetais danificadas nunca são repostas – são compartimentalizadas. A reparação eficaz de uma ferida num caule com crescimento secundário não evita que os tecidos danificados fiquem retidos no interior do lenho, sendo visíveis, por exemplo, através do corte com um motosserra. As feridas podem ser facilmente datadas se a árvore produzir anéis de crescimento, uma técnica utilizada para determinar os ciclos de recorrência do fogo em ecossistema naturais. A anatomia da reparação de feridas e da enxertia têm muito em comum, como se pode constatar no ponto ["Afinidade e compatibilidade em enxertia"](#).

CLADOPTOSE

Nas primeiras páginas deste volume defendi que as plantas estão “condenadas” a crescer (["Estrutura modular das plantas. Totipotência celular"](#)) – a produção de ramos e folhas é uma inevitabilidade. Nas plantas lenhosas, a acumulação de ramos em grande número, ainda que moderado pela dominância apical, aumenta os gastos energéticos (todas as células vivas consomem energia), a resistência à deslocação dos fluidos floémicos e xilémicos, o risco de ensombramento e de lesões mecânicas nas folhas, e o risco de rutura de ramos e pernas por efeito do próprio peso, do peso da neve ou da ação mecânica do vento. Por conseguinte, a rejeição dos ramos em excesso na copa, eventualmente doentes, e a aquisição evolutiva de mecanismos para esse efeito, são potencialmente vantajosas.

A abscisão ativa de ramos chama-se **cladotose**. À semelhança da abscisão de folhas, de flores abortadas ou



Figura 199. Colo do ramo e a eliminação de grandes ramos. A) Colo do ramo, limites assinalados com uma seta branca. B) Ramo de podado demasiado longe do colo do ramo com a formação de um cone de dessecação que se prolonga para o interior do tronco (não visível). C) Ferida selada; o pequeno coto correspondente ao colar foi incorporado no interior do tronco sob a forma de um nó firme. [Fotos do autor].

de frutos maduros ou sementes, a cladotose envolve a formação de camadas de tecidos suberosos especializados que cortam as conexões vasculares e provocam a morte dos ramos. A cladotose é mais intensa em condições de stresse ambiental (*e.g.*, *secura extrema*). É particularmente vantajosa em ecossistemas com grandes riscos de fogo porque diminui os riscos de fogos de copa, através de dois mecanismos: (i) a abscisão de ramos basais afasta a canópia do solo e (ii) a eliminação de ramos secos diminui a sua inflamabilidade (Bond & Keeley 2005).

Num processo distinto da cladotose, o peso e o vento forçam também a queda passiva dos ramos em excesso, selecionando, preferencialmente, ramos ensombrados, doentes ou mal inseridos (os ramos cruzados e sobrepostos são mais resistentes à força do vento e, por isso, passíveis de serem quebrados pelos filetes de ar). As árvores servem-se do vento para limpar as suas copas. A neve tem o mesmo efeito. As ventanias e os temporais podem afinal ter um papel importante na saúde das árvores.

Buck-Sorlin & Bell (1998, cit. Bell 2008) recolheram do solo, durante um ano, sob a copa de uma árvore de *Quercus robur* (*Fagaceae*), cerca de 37.000 fragmentos (excluindo folhas). As árvores não são eficientes por igual a libertarem-se dos ramos em excesso. O pinheiro-bravo desrama naturalmente, sobretudo em povoamentos densos. A maior parte das angiospérmicas, também. Os *Cupressus* (*Cupressaceae*) «ciprestes», não (Figura 186).

Para se obterem boas madeiras de *Cupressus*, sem nós soltos, é necessário desramar ciclicamente as árvores.

POSIÇÃO DAS INFLORESCÊNCIAS NOS CAULES

A localização das inflorescências nas plantas tem valor taxonômico, e a sua antecipação é um exercício muito útil em agronomia e em ecologia. Exploro esta temática separadamente nas plantas lenhosas e nas plantas herbáceas. A classificação proposta é original, não exaustiva, e eventualmente sujeita a revisão.

Posição das inflorescências nas plantas lenhosas

Plantas com um período de repouso vegetativo anual

As inflorescências ocorrem em três posições fundamentais nas angiospérmicas lenhosas de regiões com uma estação desfavorável ao crescimento vegetal de recorrência anual (Figura 201):

- Ramos do ano (= caules floríferos);
- Ramos de dois anos;
- Ramos de três ou mais anos (cauliflora).

Na **florescimento em ramos do ano**^[92], durante o ciclo de crescimento é produzido um **caule florífero**^[93] (*flower shoot*) com um número variável de nomoflos e de inflorescências. Há várias formas possíveis de qualificar a florescimento em ramos do ano; proponho que sejam considerados dois critérios maiores:

- Tipo de alongamento – (i) monopodial ou (ii) simpodial;
- Intensidade do alongamento – (i) entrenós longos (**macroblastos florífero**) ou (ii) entrenós curtos (**braquiblastos florífero**).

Os caules floríferos monopodiais geralmente são do tipo macroblasto com **inflorescências axilares** (= laterais) (macroblastos floríferos monopodiais). Os caules floríferos simpodiais podem ser do tipo macro ou braquiblastos. Os macroblastos simpodiais com um único caulómero e os braquiblastos simpodiais têm inflorescências terminais. Os simpódios com dois ou mais caulómeros têm geralmente inflorescências opostas às folhas (Figura 201, Figura 202). Em resumo, a florescimento em ramos do ano têm quatro subtipos frequentes: (i) **macroblastos com inflorescências axilares**; (ii) **braquiblastos com inflorescências terminais**; (iii) **macroblastos com in-**

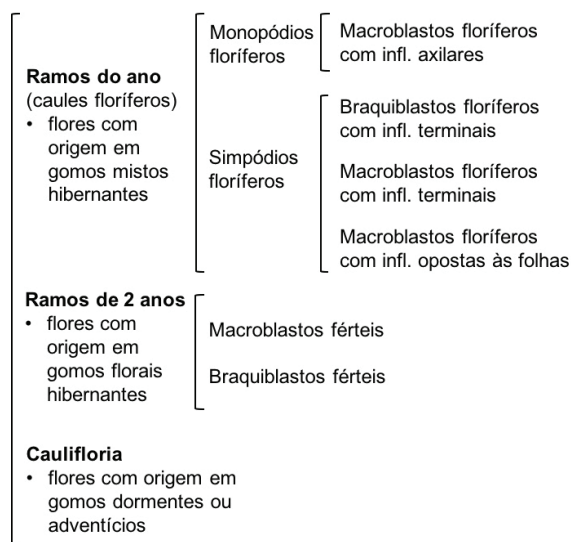


Figura 201. Classificação das posições mais frequentes das inflorescências nas plantas lenhosas. [Original].



Figura 200. Frutos de maturação bienal em *Quercus rubra* (Fagaceae) «carvalho-americano». Os *Quercus* florescem em caules floríferos; os frutos de *Quercus* dos subgêneros *Cerris* (e.g., sobreiro) e *Lobatae* (carvalhos-americanos, *red oaks*) demoram cerca de dezoito meses a amadurecer; a sua maturação estende-se por dois ciclos de crescimento. *N.b.*, que as bolotas se situam num ramo de dois anos desprovido de folhas (o *Q. rubra* é caducifólio). [Foto do autor].

florescências terminais; (iv) **macroblastos com inflorescências opostas às folhas**.

O castanheiro, os *Quercus*, o diospireiro e o kiwi diferenciam caules floríferos monopodiais (macroblastos com inflorescências axilares) (Figura 202-B,C,E). Produzem macroblastos com inflorescências terminais os castanheiros-da-índia, o *Acer pseudoplatanus* «bordo-comum», a *Hydrangea macrophylla* (Hydrangeaceae) «hortênsia», a *Catalpa bignonioides* (Bignoniaceae) «catalpa», as roseiras, as framboesas e as amoras (Figura 202-A,E, Figura 208). As plantas que seguem este modelo de localização das inflorescências florescem e frutificam, tendencialmente, no tarde. Na pereira e na macieira as inflorescências têm uma posição terminal em braquiblastos (Figura 179-A). As inflorescências surgem opostas às folhas na videira-europeia (macroblastos com inflorescências opostas às

[92] Um caule tem 1 ano desde o momento em que é produzido por um meristema apical caulinar até ao abrolhamento no ano seguinte, findo o período de repouso vegetativo. Assim sendo, por convenção, um ramo com gomos florais hibernante passa a ter 2 anos no momento do abrolhamento dos seus gomos.

[93] Por vezes descritos como ramos mistos, o que cria alguma confusão com os ramos mistos das plantas que florescem em ramos de 2 anos.

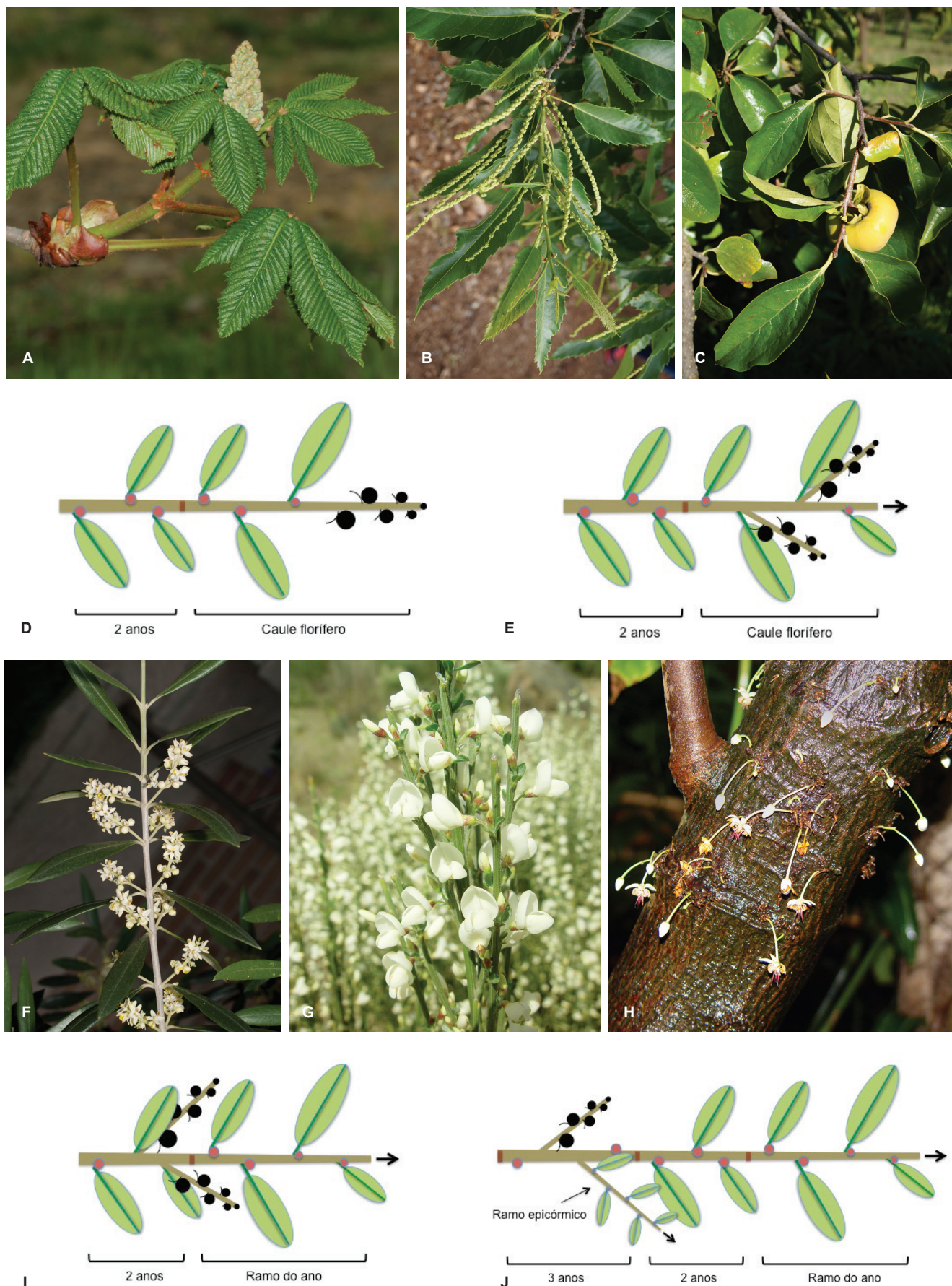


Figura 202. Posição das inflorescências nas plantas lenhosas. **Floração em ramos do ano – macroblastos com inflorescências terminais:** *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae) «castanheiro-da-índia» (A); representação diagramática (D). **Floração em ramos do ano – macroblastos com inflorescências axilares:** castanheiro (B) e diospiro (C); representação (E). **Floração em ramos de dois anos:** oliveira; *n.b.*, macroblasto formado no ano passado com inflorescências axilares e, mais acima, lançamento com gomos florais hibernantes que produzirá flores no próximo ano (F); *Cytisus multiflorus* (Fabaceae) (G); representação (I). **Cauliflora:** cacaueiro; *n.b.*, ramo epicórmico no canto superior esquerdo (I); representação (J). *N.b.*, as fotos e imagens A-G e I referem-se a caules primaveris; depois do abrolhamento considera-se que os ramos do ano passam a ter dois anos, o rebentos passam a ser ramos do ano. Seta a negro – crescimento indeterminado. [Fotos e figuras do autor].

folhas, Figura 177). A classificação dos caules floríferos pode ser enganadora nas plantas em que os frutos demora mais do que um ano a amadurecer (Figura 200).

A **floração em ramos de dois anos**, *i.e.*, em caules diferenciados na estação de crescimento anterior, é muito frequente. Este modelo envolve gomos florais hibernantes apicais ou axilares, sediados diversos tipos de ramos férteis ("Órgãos de frutificação das plantas lenhosas"). Dois subtipos:

- Em **macroblastos** (macroblastos férteis) – estes caules cabem no conceito de ramo misto, verdadeira coroadada ou chifona (*v.i.*); caso mais frequente; *e.g.*, *Cytisus* (*Fabaceae*) «giestas», oliveira (Figura 202-F,G,I) e pessegueiro;
- Em **braquiblastos** (braquiblastos férteis) – estes braquiblastos são parte integrante de dardos coroados ou de esporões (*v.i.*); tipo comum entre as *Rosaceae* arbóreas (Figura 178), na noqueira e nos *Fraxinus* (*Oleaceae*) «freixos».

Em ambos os casos, os gomos florais podem ser apicais (*e.g.*, mangueira ou abacateiro) ou axilares (*e.g.*, cerejeira e pessegueiro).

A diferenciação de flores em caules de três ou mais anos é conhecida por **cauliflora**. As flores têm origem em gomos florais dormentes localizados no tronco ou em partes velhas da copa e em complexos de gomos epicórmicos (Figura 202-H,J). É muito frequente nos trópicos sobretudo em espécies polinizadas ou dispersas por morcegos (Breckle 2002). Presente no cacaueteiro, *Artocarpus altilis* (*Moraceae*) «fruta-pão», na jabuticabeira e na mediterrânica *Cercis siliquastrum* (*Fabaceae*) «olaia».

Muitas espécies que florescem em ramos de dois anos combinam a floração em macroblastos com a floração em braquiblastos; *e.g.*, floração em ramos mistos e esporões na ameixeira-japonesa ou na cerejeira. Menos comum é a produção, numa única estação de crescimento, de inflorescências em ramos de um e dois anos. Assim acontece, porém, nas variedades de figueira com **figos lampos** (figos de Primavera – Maio-Junho – inseridos em ramos de dois anos) e **figos vindimos** (figos diferenciados solitários ou aos pares em caules floríferos). Nos citrinos ocorre algo semelhante. Os citrinos frutificam em: (i) caules floríferos com várias folhas e uma única flor em posição terminal; (ii) caules floríferos de comprimento variável com várias flores axilares, geralmente encimados por uma flor terminal; (iii) em ramos de dois anos, produzindo cada gomo floral uma ou mais flores (Krajewski & Rabe 1995). O modelo (i) e (ii) resultam da evolução de gomos mistos, e o modelo (iii) de gomos florais.

Os citrinos e o cajueiro ilustram a complexidade que a posição das inflorescências pode atingir. No cajueiro, formam-se sequencialmente e de forma simpodial dois caules férteis num ano. Na Guiné-Bissau diz-se que o cajueiro tem “dos barriga”, *i.e.*, duas épocas de produção de fruto, uma em Março-Abril e outra em Maio-Junho.



Figura 203. Posição das inflorescências nas plantas caulirrosuladas. *Cocos nucifera* (*Arecaceae*) «coqueiro» (Sumbe, Ang). [Foto do autor].

O crescimento vegetativo e a reprodução sexuada desta espécie desenrolam-se na época seca, na Guiné-Bissau *grosso modo* de Dezembro a Maio. O abrolhamento dá-se em Dezembro; no final de Fevereiro abrem as flores e a primeira vaga de frutos é colhida dois meses depois. As plantas mais vigorosas emitem, entretanto, um a três caules floríferos silépticos a partir da axila das folhas na base de caules floríferos prolépticos, que vão florir em Março e frutificar em Maio-Junho. Plantações muito densas reduzem a emissão de antecipadas (ramos silépticos) e a intensidade do segundo período de frutificação.

Plantas sem uma sincronização ambiental do crescimento e da floração

A posição das inflorescências das plantas lenhosas tropicais sem sincronização ambiental precisa do crescimento e da floração é um tema complexo que apenas posso abordar de forma muito simplificada. Plantas com esta biologia observam-se em três situações distintas: (i) clima tropical húmido, (ii) habitats sem grandes variações ambientais sazonais (*e.g.*, linhas de água), e (iii) quando plantas exigentes em sinais ambientais (*e.g.*, plantas extra-tropicais ou de clima tropical monsonico) são transportadas para climas tropicais mais benignos. Repartem-se por dois grandes grupos com base na fisionomia: (i) plantas ramificadas; (ii) plantas caulirrosuladas^[94].

As plantas ramificadas de crescimento rítmico (a grande maioria) produzem flores na unidade de extensão em curso (localizada numa posição apical ou axilar), e/ou nas unidades de extensão anteriores (a partir de gomos florais). Recordo que se chama unidade de extensão a uma porção de caule alongada de forma ininterrupta. A cauliflora será uma terceira variante. Esta classificação é análoga à exposta no ponto anterior. A intensidade e a

[94] Referidas na bibliografia como plantas monocaules.

época da floração nestas plantas varia de ano para ano sendo geralmente difícil de prever em que ramos irá ocorrer.

As plantas caulirrosuladas não se ramificam ou fazem-no a partir de ramos epicórmicos de inserção subterrânea ou superficial. Diferenciam um caule mais ou menos longo com uma roseta de folhas na extremidade. A floração pode ser terminal ou axilar. Tomemos como exemplo uma arecácea, o coqueiro (*vd.* Ohler 1999, Leite & Encarnação 2002, Verheij 2006). As palmeiras têm um único caule (com exceções), não ramificado e sem crescimento secundário; as inflorescências são axilares (Figura 203). Cada coqueiro tem até 30 folhas vivas, com uma duração até 3-3,5 anos, números que variam com a genética e o ambiente. Todas as folhas de coqueiro axilam uma inflorescência, não visível nas folhas mais novas. Os coqueiros vivem em habitats muito estáveis. Emitem, com pequenas variações de ritmo, cerca de uma folha e um cacho/mês. As folhas na base da canópis senescem em igual número sendo, por isso, o número de folhas/planta mais ou menos constante. As cultivares mais produtivas chegam às 22 folhas e cachos/ano, ou mais. O coqueiro cresce continuamente porque a proporção entre a biomassa da raiz e da canópis é muito estável ("[Crescimento contínuo e crescimento rítmico](#)"). A inflorescência vai amadurecendo à medida que a folha axilante vai descendo na canópis. A inflorescência irrompe de uma espata (uma grande bráctea que envolve a inflorescência), quando a folha axilante se situa a meio da canópis. 2-3 semanas depois dá-se a ântese, e desde ântese até à queda do fruto decorre um ano. À semelhança do coqueiro e de outras palmeiras, a papaieira também é caulirrosulada, todas as folhas axilam flores e, na mesma planta, coexistem frutos de diferentes idades. O crescimento e a floração estão intimamente ligados nestas plantas, consequentemente, pequenos níveis de stresse refletem-se de imediato na produção de flores e frutos.

O ananaseiro é um exemplo de uma planta caulirrosulada com floração terminal. Produzem uma inflorescência terminal quando as folhas são em número suficiente para sustentar o crescimento das frutificações. O alongamento prossegue a partir de um meristema axilar, formando-se um simpódio. A bananeira, embora seja uma planta herbácea segue o mesmo modelo. A sensibilidade ao stresse ambiental destas plantas é menor do que as espécies caulirrosuladas de floração axilar.

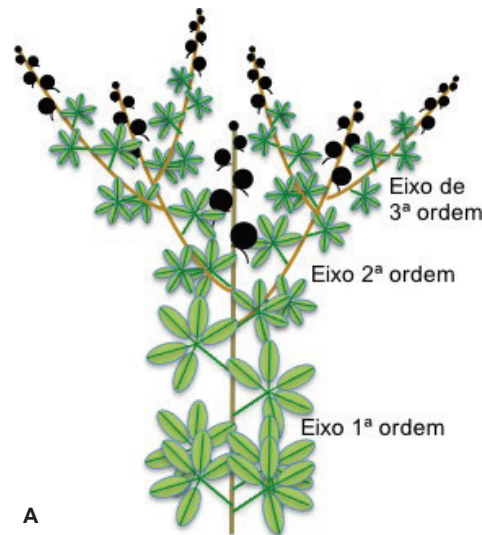


Figura 205. Posição das inflorescências nas plantas herbáceas. Os *Lupinus* (*Fabaceae*) «tremeceiros» cultivados são semeados no outono. O inverno é passado sob a forma de roseta. A transição da fase juvenil para a fase adulta depende da exposição a uma combinação de frio (vernaliação) e de dias longos, variável com a espécie e a cultivar. As inflorescências são terminais (na extremidade de caulómeros). Em função das condições ambientais as plantas produzem 2 a 5 séries de reiterações: as setas brancas indicam eixos de 2ª ordem e a seta vermelho um eixo de terceira ordem. [Esquema e fotos do autor].



Figura 204. Ramos estéreis em *Sedum farinosum* (*Crassulaceae*), um pequeno caméfito crassifólio endêmico da Ilha da Madeira. Consoante as condições ecológicas prevalentes no próximo ano poderão ou não diferenciar uma inflorescência na extremidade distal, semelhante à inflorescência visível no canto inferior esquerdo da imagem. [Foto do autor].

Posição das inflorescências nas plantas herbáceas

Quanto à posição das inflorescências, as plantas herbáceas, anuais ou perenes, dividem-se em três tipos: (i) **inflorescências axilares (= laterais)** em caules monopodiais, (ii) **inflorescências terminais** em caules simpodiais e (iii) inflorescências dispersas em caules simpodiais opostas às folhas. No género *Trifolium* (*Fabaceae*) «trevos» coexistem os dois primeiros tipos. O trevo-branco e o trevo-subterrâneo são espécies prostradas de crescimento indeterminado, muito resistentes à herbivoria, com inflorescências axilares. Os trevos de inflorescências terminais são geralmente eretos e sensíveis à pressão de pas-

toreio (e.g., *T. pratense* e *T. vesiculosum*). No decurso do ciclo vegetativo das espécies com inflorescências terminais, os meristemas apicais diferenciam-se repetidamente em inflorescências sendo o crescimento continuado por meristemas axilares, como é próprio do alongamento simpodial. Os *Lupinus* (*Fabaceae*) «tremoceiros» (Figura 205) e as gramíneas seguem o mesmo modelo (*vi.*). O tomateiro, entre outras espécies, têm inflorescências dispersas em caules simpodiais conforme descrevi no ponto "Alongamento rameal". Nas herbáceas simpodiais perenes é característico formarem-se caules curtos e estéreis nos nós basais (inovações, *vi.*), que retomam o crescimento na estação favorável seguinte, produzindo uma ou mais inflorescências (Figura 204).

Órgãos de frutificação das plantas lenhosas

Os ramos de plantas lenhosas dividem-se em dois grandes grupos:

- Ramos vegetativos (ramos de madeira ou estéreis);
- Ramos férteis (órgãos de frutificação).

Os ramos vegetativos só têm gomos folheares; os ramos férteis, além dos gomos folheares que garantem a sua extensão, têm gomos florais e/ou mistos. Em arboricultura, os caules férteis são genericamente designados por **órgãos de frutificação**. O conceito de **hábito de frutificação** refere-se à forma como as plantas repartem a produção de flores (e de frutos) por diferentes tipos de órgãos de frutificação.

Em arboricultura há toda uma terminologia de classificação dos ramos baseada na sua origem, morfologia e capacidade de servirem de suporte a flores/frutos, que pode ser generalizada a outras plantas lenhosas, cultivadas ou não. A diversidade de tipos de ramos é máxima nas rosáceas frutícolas que servirão, por isso, de referência nas linhas que se seguem. As descrições que se seguem referem-se aos ramos durante o repouso vegetativo.

Nas rosáceas lenhosas com gomos folheares e florais ou mistos distinguem-se os seguintes tipos de ramos (Figura 206, Figura 207):

- Ramos vegetativos:
 - Dardo;
 - Verdasca simples;
 - Ramo ladrão;
 - Ramo de madeira;
- Ramos férteis (órgãos de frutificação):
 - Dardo coroad;
 - Esporão;
 - Verdasca coroad;
 - Chifona;
 - Ramo misto.

A maioria das rosáceas lenhosas cultivadas pelos seus frutos ou sementes repartem-se tradicionalmente em

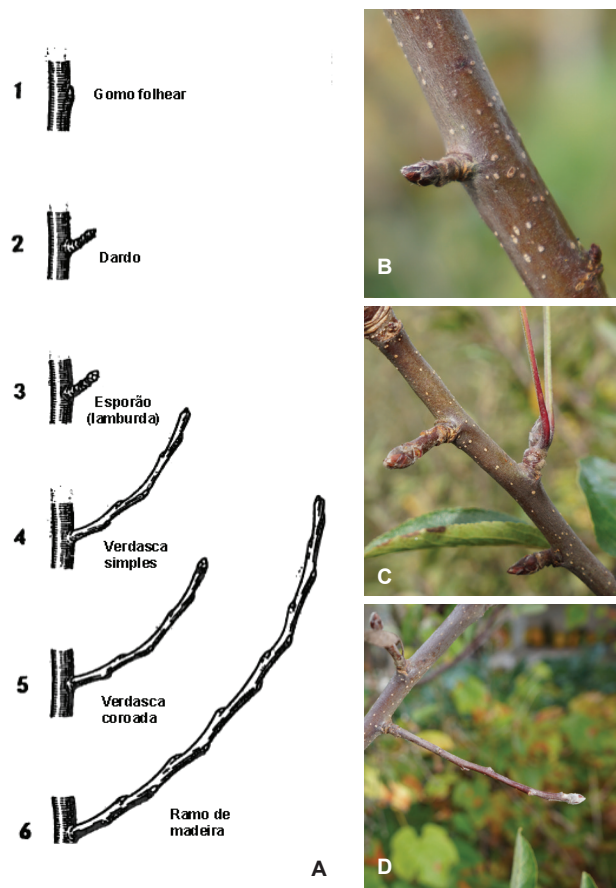


Figura 206. Tipologia dos ramos das plantas lenhosas frutícolas. À direita em macieira: dardo (B), esporão (C) e verdasca coroad (D). [Fotos do autor, figuras de Grisvard (1994)].



Figura 207. Ramo misto e chifona no abrolhamento. A) Ramo misto em amendoeira; no final da estação, depois de colhidos os frutos, sobra um nó cego (sem qualquer meristema). B) Chifona (muito curta) de cerejeira precedida por vários esporões; n.b. gomo folhear mais estreito na extremidade. [Fotos do autor].

duas subfamílias: *Amygdaloideae* (= *Prunoideae*) e *Maloideae* (Potter *et al.* 2007), respetivamente conhecidas em agronomia por prunóideas e pomóideas (= malóideas). A floração das prunóideas faz-se a partir de gomos florais em ramos dois anos. As pomóideas são mais complexas. A macieira e a pereira – incido a discussão nestas duas espécies de pomóideas – produzem flores em braquiblastos floríferos (provenientes de gomos mistos). Na prática

a diferenciação de gomos florais vs. mistos é irrelevante para classificação dos órgãos de frutificação. As framboesas e as amoras frutificam em macroblastos floríferos e enquadram-se numa terceira subfamília – *Rosoideae*.

Os **dardos** são braquiblastos muito curtos (até 2 cm), mais ou menos perpendiculares ao eixo onde se inserem, com um único gomo hibernante terminal, folhear e aguçado (Figura 206-B). No **dardo coroadado** o gomo terminal é floral/misto. As rosáceas frutícolas diferenciam dardos a partir de gomos axilares em ramos de madeira. Embora possam acumular crescimentos anuais (podem ter mais de um ano) sem diferenciar gomos de flor, geralmente, evoluem num esporão ou numa verdasca no segundo ano. Os dardos são menos frequentes nas prunóideas: aparecem esporadicamente na cerejeira, nas ameixeiras e no damasqueiro.

Os esporões são braquiblastos com um ou mais gomos, especializados na produção de frutos (Figura 178, Figura 206-C). Distinguem-se dos dardos coroados por terem mais de 2 cm. Diferenciam-se partir de dardos, diretamente de gomos folheares situados em ramos de madeira ou, eventualmente, de verdascas. Nas prunóideas, os **esporões** (*spur* e esp. *lamburda*^[95]) alongam-se linearmente (**esporões retos**) por gomos folhear apicais, enquanto nas pomóideas se ramificam continuamente (**esporões tortuosos**; esp. *rosarios de bolsas*) através gomos folheares laterais. Os esporões das prunóideas são também conhecidos por **ramalhetes de maio**^[96]. Frequentemente, convertem-se em dardos ou verdascas nas pomóideas, e em ramos de madeira ou chifonas nas prunóideas.

Os **ramos mistos** são macroblastos, relativamente grandes, com diferentes combinações de gomos folheares e florais/mistos. Têm grande expressão nas prunóideas; menor nas pomóideas. Nas prunóideas terminam num gomo folhear ou abortam na extremidade (Figura 207-A); nas pomóideas culminam num gomo misto. Os chamados **ramos coroados** são ramos mistos com apenas um gomo floral de posição terminal. As **verdascas** (brindilas no Brasil) são macroblastos laterais de um ano, relativamente curtos (não mais de 30 cm) e frágeis, com gomos hibernantes folheares axilares, e um gomo hibernantes folhear (**verdascas simples**) ou floral (**verdascas coroadas**) no ápice. As verdascas são constantes nas pomóideas; nas prunóideas aparecem em damasqueiros e nas ameixeiras. Alguns agrónomos de língua portuguesa importaram do francês *chiffonne* o termo **chifona** para designar, nas prunóideas,

ramos semelhantes a verdascas, com gomos axilares florais encimados por um gomo apical foliar, eventualmente acompanhado por gomos foliares laterais na proximidade do ápice (Figura 207-B).

Os hábitos de frutificação são determinantes na escolha dos sistemas de condução e poda. A macieira e a pereira frutificam em dardos coroados, verdascas coroadas, esporões e, muito menos, em ramos mistos. A incidência de cada um destes tipos de órgãos de frutificação varia com a cultivar. A dominância de dardos e verdascas coroados coloca a frutificação em madeira nova. As macieiras tipo *spur* frutificam em esporões inseridos em madeira velha, no interior da canópia. O pessegueiro frutifica em ramos mistos; as chifonas são irrelevantes para a produção. A amendoeira frutifica sobretudo em chifonas e esporões, por vezes com a preponderância das primeiras. As ameixeiras, europeia e japonesa, produzem em abundância esporões e chifonas; os ramos mistos têm menos significado do que no pessegueiro. As cerejeiras e as gingeiras frutificam em esporões, e menos em chifonas.

As framboesas e as amoras – plantas do género *Rubus* (*Rosaceae*) – emitem anualmente ramos mistos com gomos folheares e mistos axilares hibernantes, flexíveis conhecido por **turiões** (Figura 208). Este caules têm origem em gemas adventícias diferenciadas nas raízes ou, sobretudo nas plantas mais velhas, em gomos dormentes acumulados numa pequena toíça (Hudson 1959). No ano seguinte, os gomos mistos dão origem a macroblastos floríferos com uma grande inflorescência terminal. A frutificação é renovada anualmente através da eliminação por poda, rente ao solo, dos turiões com dois anos durante o inverno. A videira, o kiwi, o castanheiro ou o diospireiro têm um habito de frutificação similar: em ramos mistos com gomos mistos, mas, como vimos anteriormente, a posição das inflorescências varia.

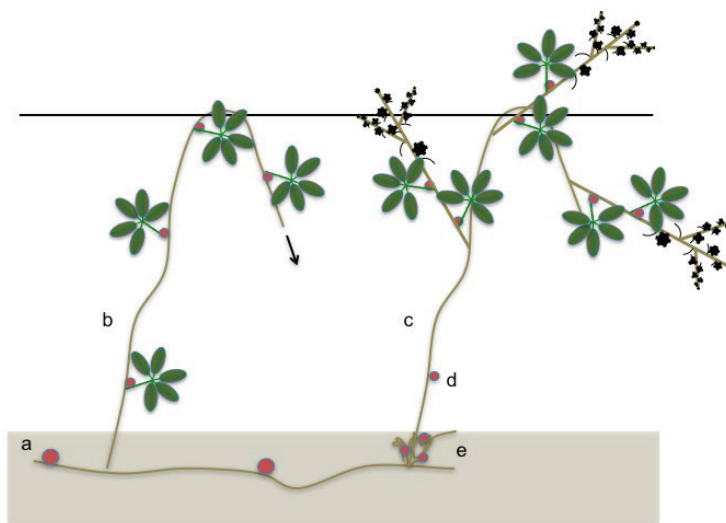


Figura 208. Hábito de frutificação da framboesa e das amoras. a – gomo adventício diferenciado numa raiz; b – turião na primavera do 1º ano oriundo de um gomo adventício, *n.b.*, gomos mistos axilares; c – turião na primavera do 2º ano, durante o repouso vegetativo será eliminado pela base, *n.b.*, caules floríferos com inflorescências terminais; d – gomo dormente aéreo; e – toíça com gomos dormentes subterrâneos. Seta negra indica crescimento indeterminado. [Original].

[95] Termo importado do italiano.

[96] Em Portugal, o esporão refere-se a estruturas plurianuais de braquiblastos especializados na produção de flores. Na realidade, esporão não é o mesmo que ramalhete de maio, lamburda ou *spur*. Estes termos são aplicados nos seus países de origem ao crescimento de um único ano (braquiblasto fértil). Em Portugal, os esporões são complexos de braquiblastos férteis com vários anos. Toda esta terminologia é difícil de compatibilizar.

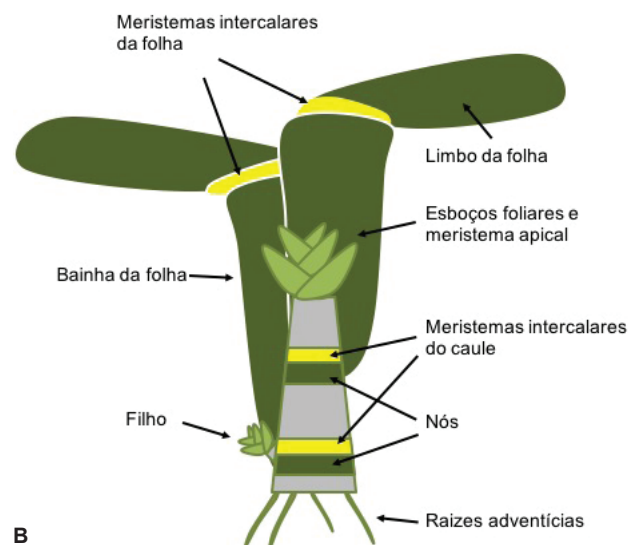


Figura 209. Estrutura das gramíneas durante a fase vegetativa. Afilhamento. A) *Lolium multiflorum* em pleno afilhamento; n.b., o pseudocaule é uma estrutura foliar. B) Representação esquemática das gramíneas durante a fase vegetativa imaginando o afastamento das bainhas. [Foto e original do autor].

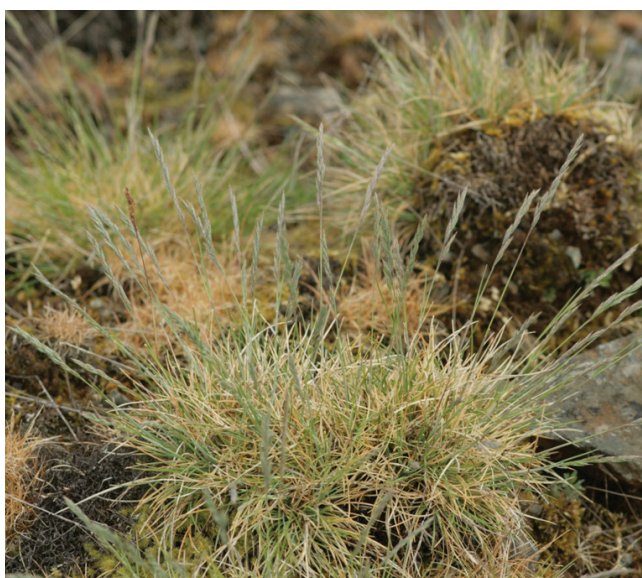


Figura 211. Gramíneas perenes cespitosas: *Festuca brigantina*, um endemismo raro e ameaçado do NE de Portugal. [Foto do autor].



Figura 210. Ramificação reiterada nos nós distais: *Setaria welwitschii*, uma gramínea muito procurada pelos bovinos nos pastos doces sublitórais do CW de Angola. [Foto do autor].

DESENVOLVIMENTO E ARQUITETURA DAS GRAMÍNEAS

As gramíneas atravessam anualmente duas fases de desenvolvimento: (i) fase vegetativa, e (ii) fase reprodutiva. Nas gramíneas anuais, a fase vegetativa principia com a germinação da semente. Nas gramíneas perenes, o início da fase vegetativa dá-se com a germinação da semente ou a ativação de meristemas que permaneceram dormentes durante o período de repouso vegetativo (demasiado seco ou demasiado frio). Recordo que as gramíneas dispõem de quatro tipos de meristemas na parte aérea: apicais, axilares, intercalares da folha e intercalares do caule (Quadro 6). Durante o período de atividade vegetativa, os meriste-

mas apicais produzem fitómeros (metâmeros vegetativos), encaixados de forma linear (Figura 209). Nas poóideas, a subfamília que inclui as gramíneas perenes e anuais de outono-inverno dos climas temperados e mediterrânicos, estes entrenós são muito curtos até à diferenciação das inflorescências. Nas restantes subfamílias, nem sempre. A velocidade a que se formam novos fitómeros depende, sobretudo, das características genéticas das plantas e da temperatura. À medida que os meristemas caulinares apicais progridem deixam para trás agregados de células com capacidade meristemática com a função de alongar as folhas (meristemas intercalares foliares), de alongar os entrenós do caule na fase reprodutiva (meristemas intercalares caulinares) ou de ramificar o caule (meristemas axilares).

Pouco depois da emergência nas espécies anuais e perenes, ou da reativação do crescimento nas gramíneas perenes, são ativados meristemas axilares e produzidos novos caules e folhas. As ramificações diferenciam-se numa primeira fase na axila das folhas mais velhas e logo em seguida na axila das folhas das novas ramificações. São **filhos** e **netos**^[97] (*tillers*), respetivamente. Nas *Poaceae* vivazes, nas *Cyperaceae* e em outras famílias de monocotiledóneas, os filhos designam-se por **inovações** (Figura 211). Em cada axila folhear insere-se apenas uma nova ramificação, que pode ser um colmo, um estolho ou um rizoma. A ramificação das gramíneas temperadas faz-se, geralmente, em nós rentes ao solo; nos trópicos é frequente a ramificação estender-se aos nós distais (Figura 210). Nas espécies rizomatosas ou estolhosas, a origem axilar obriga os novos estolhos ou rizomas a perfurar uma ou mais bainhas folheares da planta mãe.

Muitas gramíneas, tanto anuais como perenes, assim como diversas outras monocotiledóneas (*e.g.*, espécies de *Cyperaceae* e *Juncaceae*), **afilham** abundantemente, diferenciando novos colmos em grande número, a partir dos meristemas axilares das folhas basais. Nas plantas ditas **cespitosas** os novos colmos brotam compactados numa pequena toíça, próximo da superfície do solo (Figura 211). Nas gramíneas temperadas e mediterrânicas, durante fase de crescimento vegetativo, no outono e no inverno, os fitómeros são muito curtos, colapsados uns em cima dos outros. Nesta altura do ano as folhas apresentam um limbo curto e as bainhas sobrepostas comprimidas num **pseudocaule** (Figura 209). Cada pseudocaule esconde, na base, um meristema caulinar que permanece rente ao solo, protegido do frio e/ou da herbivoria, até à primavera.

O **afilhamento** dos cereais temperados de outono-inverno (*e.g.*, trigo-mole, centeio, cevada e aveia) ocorre no final do outono e durante o inverno, a partir do estágio fenológico de 3 folhas. A intensidade do aphilhamento depende fatores internos (características genéticas das plantas) ou externos (*e.g.*, temperatura, teor de água do solo, nutrientes e radiação solar). O trigo-mole aphilha mais do que o centeio por isso, em solos de igual fertilidade, a **densidade de sementeira** (número de sementes/ha) do centeio é superior à do trigo-mole. Nos sistemas tradicionais de agricultura, as densidades de sementeira do trigo-mole e do centeio eram semelhantes: o trigo-mole ocupava os melhores solos, as terras menos férteis eram reservadas para o centeio: obtinha-se, assim, como convém, um número de colmos/ha superior nas terras melhores (de trigo), do que nas de pior qualidade (de centeio). A radiação solar tem um efeito muito marcado

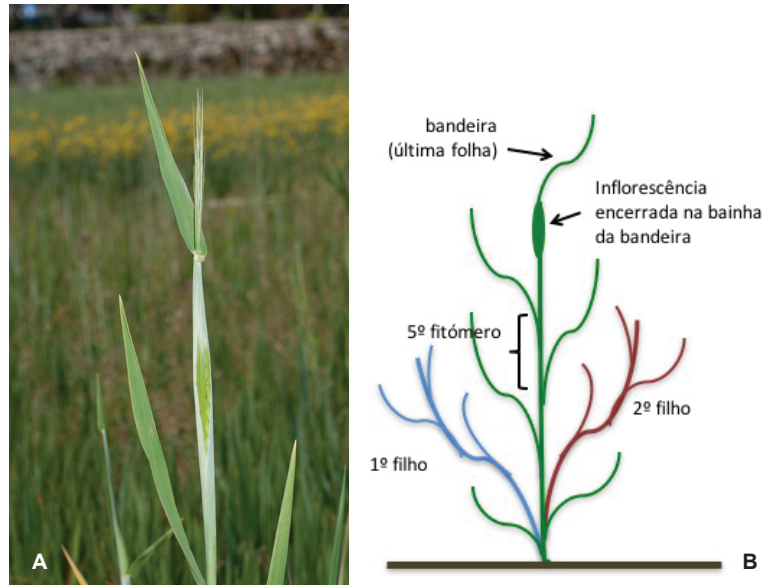


Figura 212. Emborrachamento nas gramíneas. A) Trigo; n.b. bainha da bandeira parcialmente aberta deixando antever espiga. B) Representação diagramática; n.b., os cereais produzem mais folhas e entrenós do que os representados na figura. [Foto e original do autor].

no aphilhamento: quanto maior a quantidade de luz recebida pelas plantas, por exemplo, em resultado de baixas densidades de sementeiras, mais intenso é o aphilhamento. Este fenómeno é optimizado nos modernos sistemas tropicais de produção de arroz (*vd.* Uphoff *et al.* 2011).

Numa fase precoce da diferenciação da folha, ainda no âmbito do meristema apical, a capacidade de divisão celular das células folheares fica restringida a dois meristemas intercalares, um localizado na região de contacto da bainha com o limbo, *i.e.*, no colar ("**Apêndices folheares**"), e outro na base da bainha. O crescimento intercalar do limbo cessa com a expansão total do limbo e a exposição do colar e da lígula à luz. A dimensão do limbo fica fixada a partir deste momento. O meristema intercalar da bainha mantém-se funcional durante mais tempo (Langer 1979). Muitas gramíneas são capazes de repor, parcialmente, pela ação dos meristemas intercalares folheares, a perda por herbivoria da extremidade do limbo, na última fase do crescimento da folha, quando esta emerge da bainha da folha imediatamente anterior e ainda não expôs ao exterior a lígula.

Com a aproximação da fase reprodutiva o meristema apical das gramíneas toma uma forma alongada e a diferenciação de novas folhas é acelerada. Em dado momento dá-se a diferenciação floral: o meristema vegetativo converte-se num meristema da inflorescência, deixa de produzir fitómeros, e principia a diferenciação da inflorescência. Simultaneamente, ou pouco depois da diferenciação floral, verifica-se um aumento da eficiência fotossintética e termina o aphilhamento. O valor nutritivo das plantas para a alimentação animal começa a descer, descida esta subitamente acentuada com a floração.

A activação dos meristemas intercalares caulinares situados na base dos entrenós distais e o conseqüente do

[97] E a ramificação pode continuar com bisnetos, e assim sucessivamente.

alongamento do colmo, *i.e.*, o **encanamento**, são posteriores à diferenciação floral. O alongamento dos entrenós caulinares distais “empurra” a inflorescência para o exterior, através da bainha das folhas. A velocidade do “encanamento” depende muito da temperatura do ar: as Primaveras precoces provocam uma antecipação da floração das gramíneas, o frio tem um efeito contrário. O período final da “subida” do meristema pelo interior da bainha da última folha – a chamada **bandeira** – é exteriormente visível por um inchaço na bainha da última folha. Nos cereais esta fase no ciclo fenológico é conhecida por **emborrachamento** (Figura 212).

As flores das *Poaceae* estão organizadas em inflorescências parciais especializadas designadas por espiguetas. No meristema da inflorescência as espiguetas formam-se a partir de meristemas cujas folhas axilantes desapareceram numa fase recuada da evolução das gramíneas. O conhecimento da estrutura das espiguetas é crucial na identificação das gramíneas cultivadas e silvestres.

As gramíneas respondem à herbivoria de forma distinta consoante esta ocorra antes ou depois do encanamento (Figura 213). Antes do encanamento, os meristemas axilares e intercalares situam-se na proximidade do solo, geralmente livres da ação do dente do animal. Nestas condições a planta responde à herbivoria intensificando o afilamento, e repondo parcialmente a superfície foliar perdida através da produção de mais folhas pelos meristemas apicais e de um alongamento intercalar da folha (mais da bainha do que do limbo). Durante o encanamento e a floração a planta só pode repor partes perdidas pela ativação de meristemas axilares, algo que nem todas as gramíneas são capazes de realizar.

MODELOS ARQUITETURAIS

Os modelos arquiteturais são um tema avançado de morfologia vegetal pelo que são aqui abordados de forma muito breve (mais informação em Hallé *et al.* 1978, Bell 2008 e referências adiante citadas).

A canópis (parte aérea) das plantas é constituída por uma sistema hierarquizado de eixos com diferentes características funcionais, anatómicas e morfológicas. Certos eixos tem uma função de reserva e suporte, outros expõem folhas à luz e outros ainda suportam flores. Cada tipo, por sua vez, tem a uma morfologia própria definida, por exemplo, pelo tipo e intensidade de alongamento ou pela filotaxia. A construção da canópis tem um forte controlo genético por isso, com mais ou menos recursos, em canópis de maior ou menor dimensão, o grandes traços

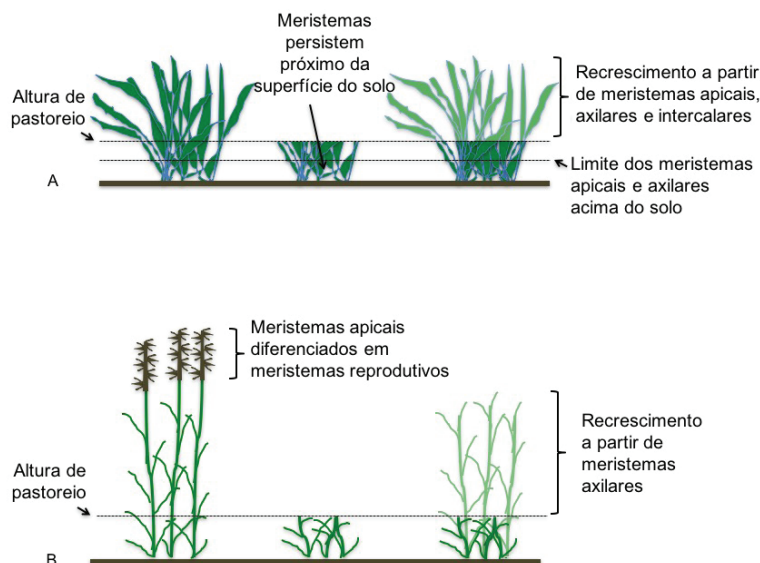


Figura 213. Resposta (crescimento) das gramíneas após perturbação pela herbivoria. A) Antes do encanamento. B) Depois do encanamento. [Original].

arquiteturais das plantas são constantes, ao nível da espécie, eventualmente ao nível de outras categorias taxonómicas ou mesmo da cultivar nas plantas domesticadas.

Os chamados **modelos arquiteturais** (Figura 214) definem o modo como uma planta constrói a sua forma e a arquitetura daí resultante (Barthélémy & Caraglio 2007), são abstrações que representam a estratégia de crescimento da canópis seguida pelas plantas. A **análise arquitetural das plantas** passa pela identificação e caracterização dos eixos (*e.g.*, tronco, braçadas e braquiblastos) e culmina na identificação de modelos arquiteturais. Consideram-se caracteres tão diversos como a presença (maioria das plantas) ou ausência de ramificações (*e.g.*, palmeiras), o tipo de ramificação (dicotómica *vs.* lateral), se a ramificação está (*e.g.*, *Cytisus*) ou não (*e.g.*, maioria das árvores) restringida à base do tronco, o tipo de alongamento (simpodial *vs.* monopodial), a orientação dos ramos (ortotropia *vs.* plagiotropia), a periodicidade do crescimento (crescimento contínuo *vs.* crescimento rítmico), e a presença ou ausência e a posição das inflorescências (*e.g.*, terminal *vs.* lateral) (Figura 214) (Barthélémy & Caraglio 2007). Os hábitos de frutificação têm-se revelado particularmente difíceis de caracterizar pela falta de modelos apropriados para sua descrição (Laurens *et al.* 2000). Num ponto anterior fiz um ensaio de classificação dos hábitos de frutificação.

Reconhecem-se apenas 23 modelos arquiteturais nas plantas-com-semente, sejam elas herbáceas ou lenhosas, designados pelo nome de um botânico que tenha contribuído para a sua descrição (Hallé *et al.* 1978). Chomici *et al.* (2017) acrescentaram mais 12 tipos de modo a acomodar a flora fóssil. A diversidade modelos arquiteturais é máxima nos trópicos. Estão descritos casos de plantas que seguem 2-3 modelos até à idade adulta, ou

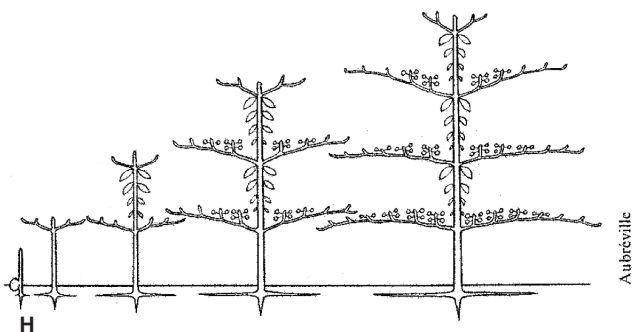
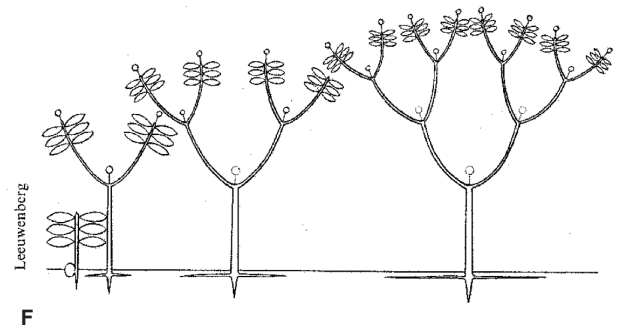
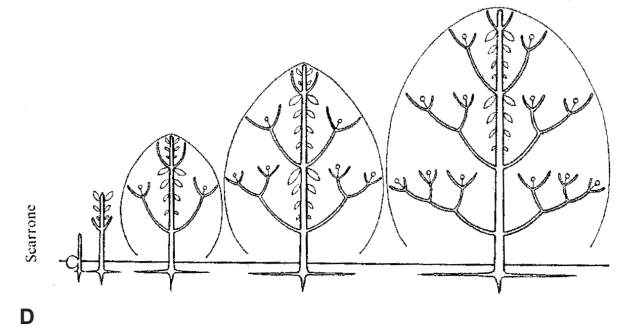
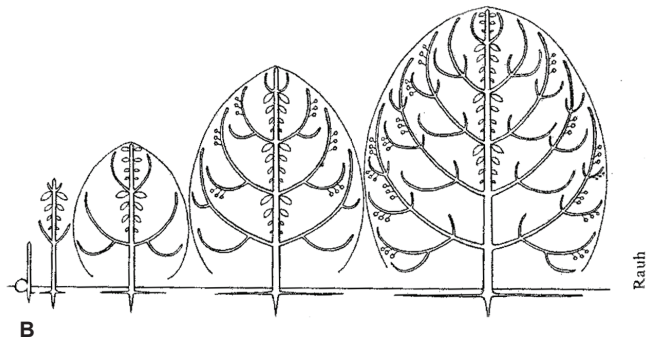


Figura 214. Modelos arquiteturais. **A)** Modelo de Rauh em *Quercus suber* (Fagaceae) – todos os eixos são monopodiais, ortotrópicos e de crescimento rítmico; as inflorescências inseridas lateralmente; muitas árvores e arbustos holárticos seguem este modelo, embora com a idade possam a convergir no modelo de Scarrone; e.g. *Erica arborea* (Ericaceae), cerejeira, *Tilia* (Malvaceae), *Fraxinus* (Oleaceae), *Quercus* e *Pinus* (Pinaceae). **B)** Modelo de Scarrone em *Arbutus unedo* (Ericaceae) – eixo principal monopodial e eixos laterais simpodiais, todos eles ortotrópicos e de crescimento rítmico, e sexualidade na extremidade dos ramos; e.g. *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae), macieira e muitas plantas anuais da flora europeia. **C)** Modelo de Leeuwenberg em *Dracaena draco* (Asparagaceae) – eixos simpodiais e ortotrópicos; e.g. mandioca. **D)** Modelo de Aubréville, pormenor de um ramo lateral plagiotrópico de *Terminalia catappa* (Combretaceae) (Sumbé, Ang) – modelo exclusivamente (?) tropical, de tronco monopodial e crescimento rítmico; perto do final de cada ciclo de crescimento são produzidos na extremidade do eixo primário ramos laterais plagiotrópicos de alongamento simpodial; no final do crescimento, as unidades de extensão plagiotrópicas voltam erectas (ortotrópicas), produzem entrenós curtos (braquiblastos) e diferenciam inflorescências axilares; nas estações de crescimento seguintes os ramos horizontais continuam a alongar-se simpodialmente; os braquiblastos persistem produzindo entrenós curtos e inflorescências. [Fotos do autor; representações esquemáticas de Hallé et al. (1978)].

que mudam de modelo em função da exposição à luz. O modelo mais simples – modelo de Holtum – consiste num eixo determinado, encimado por uma inflorescência; e.g., *Agave* (*Agavaceae*) não ramificadas. A grande maioria das palmeiras (*Arecaceae*) e a papaieira seguem um modelo próximo, com monocaulos de crescimento indeterminado (inflorescências laterais), contínuo ou descontínuo – **modelo de Corner**. As maioria das gramíneas caem **modelo de Tomlinson**: plantas monocaulos de crescimento determinado, com ramificações basais posteriores interpretáveis como reiterações. A macieira segue o **modelo de Rauh** e converge com a idade no modelo de Scarrone mantendo, todavia, características intermédias (Lauri & Laurens 2005) (Figura 214).

Os modelos arquiteturais têm uma utilidade descritiva na percepção das formas das plantas, mas não só. Os modelos arquiteturais estão desigualmente distribuídos pelo globo terrestre, um facto que sugere que algumas arquiteturas são mais vantajosas do que outras em determinados habitats. Por exemplo, os modelos com crescimento rítmico estão associados a climas com estações pronunciadas, e a dominância de ramos ortotrópicos ou ramos plagiotrópicos a ambientes de elevada intensidade luminosa ou sombrios, respetivamente (Chomicki *et al.* 2017).

GENES ANANICANTES E REVOLUÇÃO VERDE. IDEOTIPO

A **Revolução Verde** das décadas de 1960 e 1970 baseou-se na introdução de **genes ananicantes** (*dwarfing genes*) e na alteração da arquitetura de duas das mais importantes plantas cultivadas do planeta: o arroz e o trigo-mole (Ross *et al.* 2005). As raças locais de plantas cultivadas anuais são geralmente folhosas e altas para resistirem à competição pelas infestantes. O genes ananicantes alocam uma maior proporção dos produtos da fotossíntese na parte reprodutiva (e.g., sementes e frutos) ou em órgãos vegetativos com valor comercial (e.g., tubérculos e raízes tuberosas), em detrimento do corpo vegetativo. Por outras palavras, incrementam o índice de colheita (*harvest index*). Consequentemente, as novas cultivares de arroz e trigo-mole eram substancialmente mais pequenas e produtivas do que as variedades tradicionais. Eram também mais resistentes à acama e, implicitamente, a chuvas torrenciais e a ventos fortes no final do ciclo biológico. Em contrapartida, revelaram-se mais sensíveis à

competição por infestantes e consumiam mais nutrientes (as sementes têm relações C/N e C/P muito mais baixas do que a palha). Ao mesmo tempo que eram libertadas variedades ananicantes para o mercado, os agrónomos e a indústria química desenvolveram novas técnicas agrícolas, em particular nos domínios da fertilização mineral e do uso de herbicidas. Entretanto, o uso de genes que alteram a arquitetura das plantas foi generalizado a outras plantas cultivadas. Graças à revolução verde há mais de 50 anos que a oferta de alimentos pelo sistema alimentar mundial ultrapassa o crescimento da população, um momento único da história da humanidade. O grande mentor da revolução verde, o biólogo/agrónomo estadunidense Norman Borlaug [1914-2009] recebeu em 1970 o Prémio Nobel da Paz em reconhecimento do seu papel na melhoria da segurança alimentar global. A Revolução Verde não é, porém, isenta de críticas sendo a maior de todas elas a dependência absoluta da produção de alimentos atual do consumo de combustíveis fósseis.

A modificação da arquitetura é uma componente essencial nos programas atuais de melhoramento de plantas cultivadas. O investigador australiano Colin M. Donald propôs na década de 1960 o conceito de **ideotipo** (*ideotype*), um modelo ideal de planta, a perseguir pelos melhoradores de plantas, que combina a características morfológicas e fisiológicas necessárias para uma maior produtividade e qualidade, num determinado contexto edafoclimático e socio-económico. De acordo com aquele autor, a componente morfológica do ideotipo do trigo-mole inclui: caule robusto, resistente à acama; escasso afilhamento, para aumentar a alocação de fotossintetizados na parte reprodutiva; folhas mais eretas e, por essa via, mais eficientes na captura e conversão da luz em energia química; menos folhas pequenas porque reduzem a eficiência do uso da água; espiga maior, com maior número de flores (e frutos); presença de arista, para aproveitar o efeito favorável desta estrutura na fotossíntese. Na macieira, entre outras características, procuram-se árvores que frutifiquem em esporões não demasiado longevos, e que produzam apenas um fruto por inflorescência (Lauri & Laurens 2005). O aumento do teor de CO₂ atmosférico vai alterar os ideotipos perseguidos pelos melhoradores. Com mais CO₂ as plantas não precisam de tantas folhas para fixar a mesma quantidade de carbono. Genótipos com menos folhas (menor superfície foliar por unidade de área de solo) transpiram menos água, investem menos em raízes e podem divergir o carbono fixado nas folhas para a produção de frutos e sementes, com ganhos de produtividade (Srinivasan *et al.* 2016).

3. FENOLOGIA

CICLO FENOLÓGICO

A **fenologia** tem por objeto fenômenos biológicos recorrentes (*e.g.*, abrolhamento dos gomos, floração, frutificação e quedas das folhas) e a sua variabilidade em função das condições ambientais. O **ciclo fenológico** é entendido como uma sequência de **estádios fenológicos** (= estádios de desenvolvimento fenológico, *development stages*)^[98]. Nas plantas anuais, estende-se da germinação da semente até à colheita ou senescência da planta. Nas plantas perenes, o estudo dos ciclos fenológicos pode incluir todo o ciclo de vida (da germinação da semente à morte da planta), um **ciclo de crescimento**^[99] (= **ciclo vegetativo**), ou parte deste, por exemplo do início da atividade vegetativa (por vezes restringido ao abrolhamento dos gomos florais) até à colheita. Nas regiões extratropicais e nas regiões tropicais com uma estação seca clara e prolongada, um ciclo de crescimento envolve um **período de atividade vegetativa** e um **período de repouso vegetativo**.

Nas árvores e arbustos de fruto temperados, os estádios fenológicos são seguidos, consoante os hábitos de frutificação, nos gomos florais (*e.g.*, rosáceas de fruto) ou nos gomos mistos (*e.g.*, videira e castanheiro) e, depois do abrolhamento, nas estruturas por estes originadas. Nas espécies com gomos florais e foliares, o abrolhamento dos primeiros geralmente precede o dos segundos, embora geralmente a floração ocorra em simultâneo com o início da emissão de folhas. A amendoeira, o damasqueiro e o pessegueiro começam a florir ainda antes de se observar a expansão de folhas; na macieira o abrolhamento dos gomos foliares e florais é mais ou menos simultâneo.

Tomemos como exemplo a clássica escala fenológica da macieira de Fleckinger (Figura 215). O intumescimento dos gomos florais marca o início do período de atividade vegetativa: os gomos incham, os catafilos separam-se e

acabam por se destacar com a emergência das flores. Na extremidade dos gomos começam por se identificar os pelos que protegem os componentes da gema (estádio de ponta cinza), e logo a seguir evidências dos botões e dos nomófilos que rodeiam a inflorescência (ponta verde). Quando as pétalas irrompem o botão atinge-se o estágio de ponta rosa. Na ântese (= floração) a flor abre-se ao exterior: dá-se uma deflexão das sépalas e das pétalas e os órgãos sexuais são expostos aos agentes polinizadores. Durante a ântese ocorrem a deiscência das anteras, a polinização, a fecundação e 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 constante. A floração pode-se estender por mais de 15 dias. A plena floração é atingida quando 50% das flores atingiram a ântese. Finda a floração as pétalas destacam-se da flor e caem ao solo.

A data de floração tem um controlo endógeno e exógeno. Nas fruteiras temperadas depende das necessidades em horas de frio durante o período de repouso e das necessidades em calor depois da quebra da endodormência (Quadro 37). Obviamente, estes dois integrais térmicos variam com as espécies, cultivares e de ano para ano. A amendoeira tem menos necessidades em frio e calor do que a macieira. Atrasam o abrolhamento na primavera, outonos quentes (as necessidades em frio são satisfeitas tardiamente) e finais de inverno e primaveras frias (as necessidades em calor são satisfeitas tardiamente). Por ordem a sequência de floração das árvores fruteiras temperadas é a seguinte: amendoeira (ainda em janeiro), cerejeira, pessegueiro, pereira, macieira e, muito mais tarde, no final de junho, o castanheiro. Designa-se por **vingamento** o período inicial de diferenciação dos frutos evidenciado por um intumescimento visível do ovário. Muitas árvores, cultivadas para fruto ou não, sofrem uma queda acentuada de flores não fecundadas neste período. Em corte longitudinal, as flores fecundadas têm tecidos sãos; nas flores abortadas os tecidos correspondentes ao ovário apresentam-se necrosados. O desenvolvimento do fruto terminará com a sua maturação.

O crescimento vegetativo de primavera inicia-se com o abrolhamento dos gomos foliares. Nos pomares comerciais geralmente é interrompido com as temperaturas altas a meio do verão (35-40°C) ou pela ação conjugada de temperaturas altas e falta de água no solo (Gil-Albert 1996). Como adiante refere pode ser retomado com temperaturas mais benignas e a reposição da água do solo.

Os ciclos fenológicos das plantas têm um forte controlo genético. Embora sejam distintos de espécie para espécie, e possam variar a nível infra-específico (*e.g.*, ao nível da cultivar), os ciclos fenológicos anuais respondem a diversos fatores ambientais, sobretudo de ordem climática. Os fatores ambientais que exercem um controlo mais significativo nos ciclos fenológicos anuais após a quebra da endodormência são o número de horas de luz, a precipitação e o integral de temperatura (soma das tem-

[98] Com este sentido, o ciclo fenológico sobrepõe-se apenas parcialmente com o conceito de ciclo floral.

[99] Decorre do abrolhamento à interrupção do crescimento. O conceito ciclo reprodutivo é mais lato, vai da diferenciação floral à germinação das sementes ("[Conceito, estrutura e sexualidade da flor](#)").

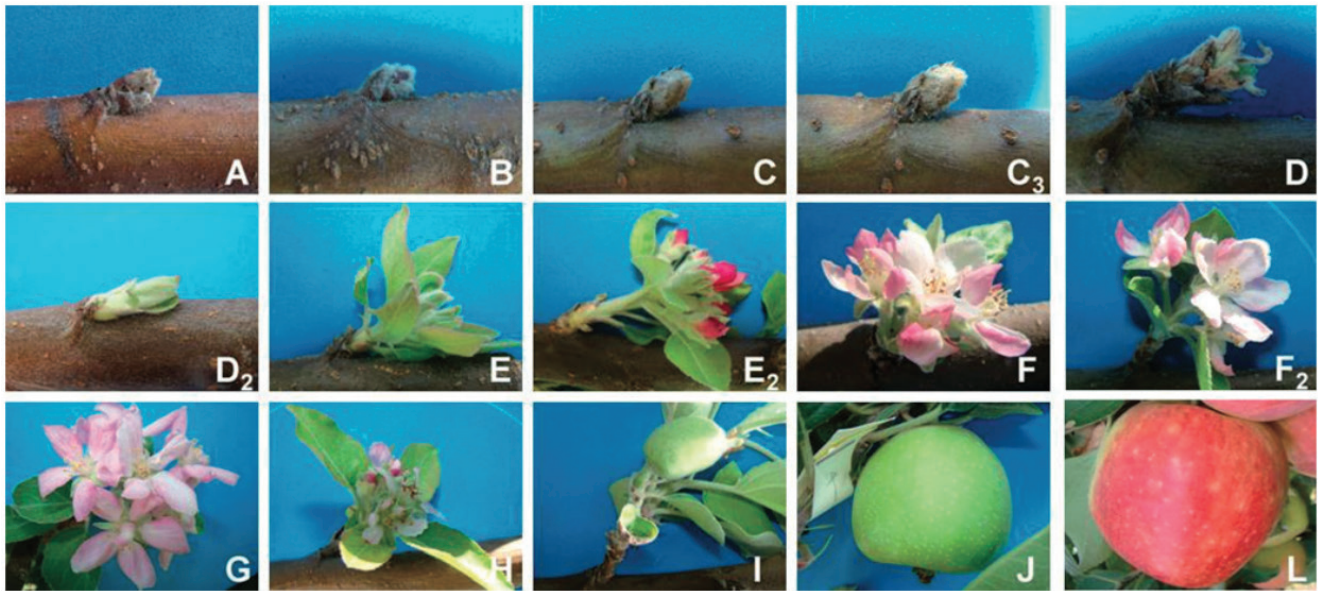


Figura 215. Estádios fenológicos da macieira, escala de Fleckinger (cv. Condessa). A) Gomo dormente; B) Ponta cinza; C, C3) Ponta verde; D, D2) emergência das folhas; E) folhas verde, E2) ponta rosa; F) início da floração; F2) plena floração; G) Início da queda das pétalas; H) Queda das pétalas; I) vingamento; J) desenvolvimento dos frutos; L) maturação (Oliveira *et al.* 2013).

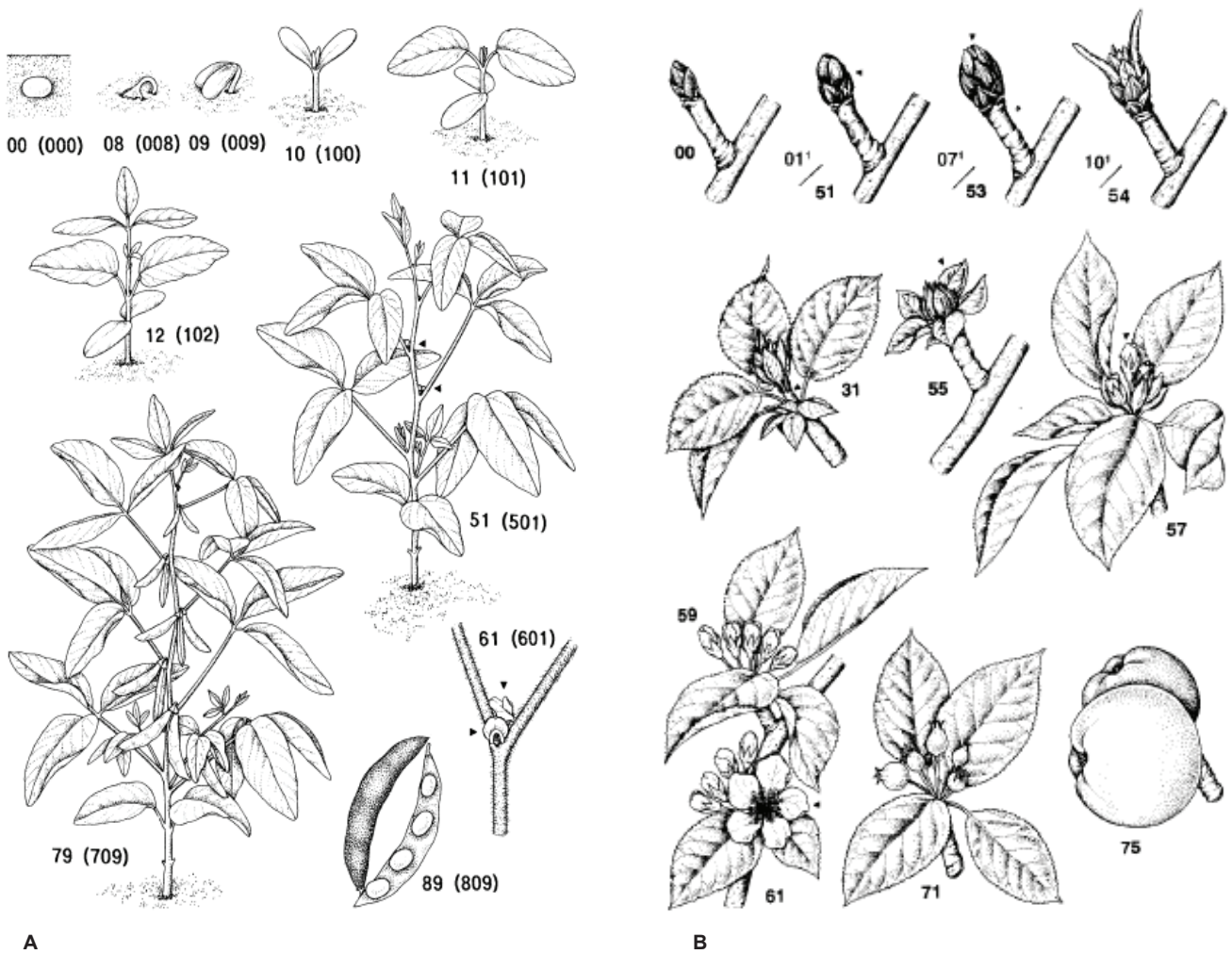


Figura 216. Escala fenológica da BBCH (Meier 2001). A) Soja. E) *Malus domestica* (Rosaceae) «macieira» (comparar figuras com a escala do Quadro 39). [Figuras extraídas da publicação original]



Figura 217. Escala fenológica da BBCH (Meier 2001).Milho-graúdo. (comparar com a escala do Quadro 39). [Figuras extraídas da publicação original]

Quadro 39. Escala fenológica da BBCH (Meier 2001)

Código	Descrição ()
0	Germinação/abrolhamento (<i>germination / sprouting / bud development</i>).
1	Desenvolvimento das folhas (caule principal) (<i>leaf development [main shoot]</i>).
2	Formação de caules laterais/afilhamento (<i>formation of side shoots / tillering</i>).
3	Alongamento dos caules ou crescimento das rosetas/desenvolvimento do caule (caule principal) (<i>stem elongation or rosette growth / shoot development (main shoot)</i>).
4	Desenvolvimento do corpo vegetativo de utilidade económica ou de órgãos vegetativamente propagados/emborrachamento (nas gramíneas) (<i>development of harvestable vegetative plant parts or vegetatively propagated organs / booting (main shoot)</i>).
5	Emergência das inflorescências (no caule principal) (<i>inflorescence emergence (main shoot) / heading</i>).
6	Floração (no caule principal) (<i>flowering (main shoot)</i>).
7	Desenvolvimento do fruto (<i>development of fruit</i>).
8	Maturação do fruto e da semente (<i>ripening or maturity of fruit and seed</i>).
9	Senescência, início da dormência (nas plantas lenhosas) (<i>senescence, beginning of dormancy</i>).

peraturas a partir de um determinado limiar ou de uma determinada data). O integral de temperatura é particularmente importante nas plantas cultivadas.

Os estudos fenológicos têm uma grande utilidade em vários domínios da biologia, da agronomia e ciências do ambiente. Na prática agrícola permitem estabelecer momentos mais precisos para a rega, fertilizações, plan-

tações, podas, tratamentos fitossanitários, corte e polinização artificial. A sensibilidade a acidente meteorológicos varia com a fenologia. Os cereais são muito sensíveis à falta de água no solo no final do aphilamento, no emborrachamento e floração (estádios 2, 5 e 6 da BBCH, Quadro 39). O valor nutritivo das plantas forrageiras está estreitamente correlacionado com a fenologia. Em

melhoramento de plantas são um instrumento indispensável nos programas de seleção de variedades precoces ou tardias, e na seleção de variedades com ciclos fenológicos desfasados dos ciclos biológicos de parasitas ou de pragas chave. Em ecologia e nas ciências do ambiente fornecem bases metodológicas úteis para o estudo de fenómenos tão importantes como aquecimento global e as flutuações climáticas interanuais.

Numerosos estudos regionais mostram que a fenologia das plantas responde às alterações climáticas. As alterações climáticas estão a modificar severamente a fenologia das plantas à escala global: Buitenwerf (2015) mostrou uma antecipação da data da emergência das primeiras folhas em 54% da superfície terrestre, entre 1981 e 2012. As alterações fenológicas, por sua vez, afectam as trocas de energia entre a superfície terrestre e a atmosfera, condicionam a produtividade primária, e ameaçam espécies com ciclos de vida sincronizados com as plantas (*e.g.*, insetos polinizadores e aves nidificantes).

No estudo da fenologia das plantas são usados protocolos estandardizados com códigos dos estádios (ou estados) fenológicos (escalas fenológicas) acompanhados por desenhos demonstrativos. Estes protocolos, e os estádios fenológicos neles reconhecidos, variam consoante a espécie e os objectivos dos estudos (*e.g.*, variações climáticas, avisos de tratamentos fitossanitários).

ESCALAS FENOLÓGICAS

As escalas fenológicas mais conhecidas são certamente as de Fleckinger para a macieira, de Baggiolini para a videira e a de Zadoks para os cereais. Têm em si o inconveniente de se aplicarem a uma única espécie e de não serem, por isso, comparáveis. A escala fenológica da BBCH (acrónimo de *Biologische Bundesanstalt, Bundesortenamt and CHemical Industry*) (Meier 2001) é a tentativa mais bem sucedida de normalização dos estádios fenológicos das plantas-com-flor (mono e dicotiledóneas s.l.). Foi desenvolvida para um alargado leque de espécies cultivadas a partir da escala de Zadoks. Pode ser generalizada a espécies sem escalas publicadas, cultivadas ou não. A BBCH serve-se de um sistema decimal de codificação dos **estádios fenológicos principais** – numerados de 0 a 9 – por sua vez subdividido em **estádios fenológicos secundários**, novamente numerados de 0 a 9 (Quadro 39, Figura 216, Figura 217). Em algumas plantas é conveniente subdividir os estádios fenológicos uma terceira vez (*e.g.*, cucurbitáceas).

Na aplicação da escala fenológica BBCH é importante ter em consideração o seguinte (Meier 2001):

- O estádio fenológico pode ser avaliado à escala da flor, da árvore, da população, numa parcela agrícola, ou até de uma região; ao agricultor interessa, sobretudo, avaliar os estádios fenológicos por cultivar, ao nível da parcela;
- O estádio fenológico é avaliado nos indivíduos mais representativos na parcela cultivada;
- Um estádio fenológico é codificado quando é atingido por mais de 50% das plantas presentes na parcela cultivada;
- Um código mais avançado geralmente significa que as plantas de uma parcela em estudo se encontram num estádio fenológico mais tardio;
- À escala da parcela cultivada (ou da população no caso das plantas não cultivadas), o estádio fenológico é avaliado nos indivíduos mais representativos;
- O estádio fenológico é avaliado no caule principal nas espécies com mais de um caule (*e.g.*, gramíneas);
- Nas plantas anuais a semente não semeada é codificada com o número “00”;
- O número “0” codifica a germinação nas plantas anuais e o abrolhamento nas plantas lenhosas, dois fenómenos biológicos distintos;
- Às plantas cultivadas pela sua semente, após colheita ou disseminação das sementes aplica-se o código “99”; nas plantas lenhosas este código corresponde à entrada em dormência;
- Pode ser anotada a ocorrência simultânea de dois estádios fenológicos (ex. 16/22);
- Em algumas espécies o desenvolvimento de inflorescências e flores (estádios 5 e 6) pode preceder a emissão de folhas (estádio 2);
- Os estádios fenológicos são atingidos em dias precisos do calendário;
- A duração de um estádio fenológico pode ser calculada a partir das datas de dois estádios fenológicos consecutivos;

Os estádios fenológicos principais são por sua vez subdividido em estádios fenológicos secundários, novamente numerados de 0 a 9. Os estádios secundários codificam categorias ou percentagens de desenvolvimento de um dado estádio fenológico principal. Por exemplo, os estádios 07 e 09 correspondem, respetivamente, à emergência do coleóptilo a partir da semente e à superfície do solo. Os estádios 61 e 65 corresponde à antese de 10% e 50% das flores, respetivamente.

Nos últimos anos escala do BBCH foi amplamente adoptada quer nos meios agronómicos, quer em estudos fenológicos de espécies não cultivadas.

4. TIPOS FISIONÓMICOS

A **classificação biológica** é um modo, entre muitos outros, de arrumar as plantas em grupos internamente consistentes. Embora reflecta relações de parentesco e possua um elevado valor preditivo, a classificação biológica das plantas tem uma utilidade prática limitada em alguns contextos. O agrupamento das plantas em função

da forma exterior (**fisionomia**) é uma alternativa vantajosa, por exemplo, no estudo da vegetação em territórios de flora mal conhecida, ou na exploração de síndromes de adaptação ao fogo ou à secura edáfica à escala do ecossistema. Os biomas são primariamente definidos com base no tipo fisionómico dominante; *e.g.*, deserto, estepe, taiga ou floresta tropical. Uma vez que a evolução produziu uma imensa variedade de formas nas plantas, existem múltiplas soluções para as organizar em **tipos fisionómicos** (*growth form*), *i.e.*, em grupos cujas plantas partilham uma morfologia externa similar.

A distinção entre tipo biológico (*plant life form*) e tipo fisionómico (*plant growth form* ou *growth form*) não é clara na literatura. Alguns autores, inclusivamente, sinonimizam os dois conceitos. Para Barkman (1988) pertencem ao mesmo tipo biológico (ou biótipo) as plantas que partilham as mesmas adaptações morfológicas e/ou fisiológicas a um dado fator ecológico. Os tipos fisionómicos

Quadro 40. Tipos fisionómicos de Raunkjær.

Tipo	Descrição e exemplos
Tipos maiores	
Terófitos (= plantas anuais)	Concluem o ciclo de vida num único ano atravessando o período desfavorável na forma de semente.
Criptófitos	Plantas vivazes com gemas de renovação ocultas no solo ou na água.
Hemicriptófitos	Plantas vivazes ou bienais com gemas de renovo localizadas à superfície do solo; os hemicriptófitos regra geral são estolhosos (<i>e.g.</i> <i>Fragaria vesca</i> [Rosaceae] «morangueiro-bravo»), cespitosos (<i>e.g.</i> numerosas gramíneas vivazes) ou arrositados; neste último caso dispõem uma roseta de folhas à superfície do solo durante a estação desfavorável que protege as gemas de renovo (<i>e.g.</i> <i>Echium vulgare</i> [Boraginaceae] «soagem»).
Caméfitos	Plantas com gemas de renovo a menos de 25 cm da superfície do solo; o conceito de caméfito abarca pequenos arbustos (<i>e.g.</i> <i>Thymus zygis</i> [Lamiaceae] «sal-da-terra») (caméfitos sufruticosos), por vezes decumbentes ou em forma de almofada, plantas rizomatosas ou estolhosas (caméfitos reptantes) (<i>e.g.</i> <i>Vinca</i> [Apocynaceae] «pervinca»), plantas cespitosas (<i>e.g.</i> <i>Dactylis glomerata</i> [Poaceae] «panasco») e algumas plantas gordas (<i>e.g.</i> <i>Sedum</i> [Crassulaceae]).
Fanerófitos	Plantas perenes com gemas de renovo a mais de 25 cm da superfície do solo.
Tipos de criptófitos	
Geófitos	Gemas ocultas no solo em rizomas, cormos, tubérculos, bolbos ou raízes; <i>e.g.</i> <i>Iris</i> (Iridaceae) «lírios».
Hidrófitos (= plantas aquáticas)	Plantas com gemas de renovação sob ou à superfície da água, que colapsam ou mudam radicalmente de forma caso a água livre que as sustenta se extinga; <i>Ranunculus</i> sect. <i>Batrachium</i> (Ranunculaceae) «ranúnculos-de-flor-branca» ou <i>Lemna</i> (Araceae) «lentilhas-de-água».
Helófitos (= plantas anfíbias)	Plantas adaptadas a zonas húmidas, capazes de suportar pequenos períodos de dessecação do solo, com gemas de renovação imersas na água ou em solos saturados de água; <i>e.g.</i> <i>Typha latifolia</i> (Typhaceae) «tabúia-larga».
Tipos de fanerófitos	
Fanerófitos escandentes	Lianas (= trepadeiras) lenhosas; elevam-se acima do solo apoiadas em outras plantas ou em suportes (<i>e.g.</i> <i>Bougainvillea glabra</i> [Nyctaginaceae]), por meio de gavinhas, de raízes aéreas (<i>e.g.</i> <i>Hedera helix</i> [Araliaceae]), espinhos, acúleos (<i>e.g.</i> <i>Rosa</i> e <i>Rubus</i> [Rosaceae]), ou por enrolamento (caules volúveis) (<i>e.g.</i> <i>Humulus lupulus</i> (Cannabaceae)).
Nanofanerófitos	Fanerófitos com gemas de renovo 25 cm a 2 m acima do solo; <i>e.g.</i> <i>Cistus ladanifer</i> (Cistaceae) «esteva».
Microfanerófitos	Fanerófito com gemas de renovo 2 a 8 m acima do solo; pequenas árvores e arbustos altos; <i>e.g.</i> <i>Cytisus scoparius</i> (Fabaceae) «giesta-das-vassouras».
Mesofanerófitos	Árvores médias a grandes com gemas de renovo 8 a 30 m acima do solo; maioria das árvores da flora portuguesa; <i>e.g.</i> <i>Quercus</i> subgén. <i>Quercus</i> (Fagaceae) «carvalhos».
Megafanerófitos	fanerófito com gemas de renovo a mais de 30 m altura da superfície do solo; não existem megafanerófitos na flora lenhosa de Portugal; muitas das árvores das florestas tropicais húmidas são megafanerófitos, <i>e.g.</i> <i>Ceiba pentandra</i> (Malvaceae, Bombacoideae) «sumaumeira».

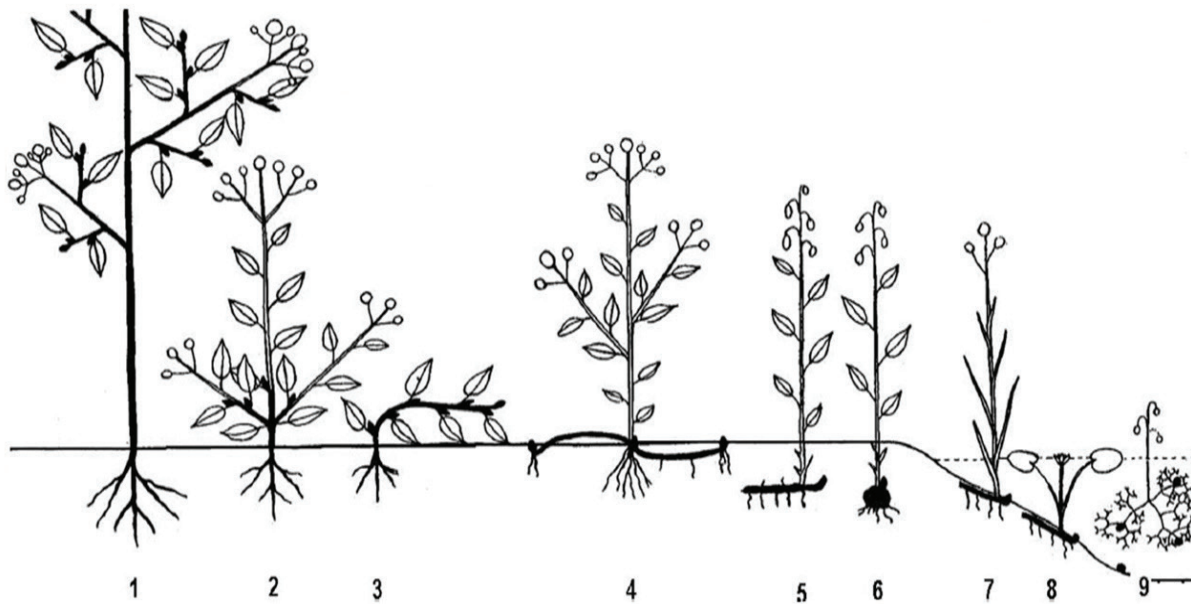


Figura 218. Representação esquemática dos tipos fisionômicos de de Raunkjær. 1. fanerófito (micofanerófito), 2-3 caméfito (n.b. gemas de renovo pouco acima da superfície), 4 hemicriptófito (n.b. gemas de renovo localizadas na superfície do solo), 5 e 6 geófito, 7 geófito (helófito) e 8-9 geófito (hidrófito). N.b. Parte viva durante o período desfavorável e gemas de renovo representadas a preto. [Sten Porse, https://en.wikipedia.org/wiki/Raunki%C3%A6r_plant_life-form#/media/File:Life_forms.png. Domínio público].

são grupos de plantas de morfologia externa similar, cujas semelhanças foram identificadas sem referências a hipotéticas vantagens adaptativas. Na bibliografia verifica-se uma certa tendência para reservar o conceito de *life form*, e por conseguinte de “tipo biológico” (menos vezes o de “tipo fisionômico”), para a classificação de Raunkjær (1934), ou para outros sistemas de classificação das plantas baseados nas adaptações morfológicas aos períodos desfavoráveis do ano.

O conceito de modelo arquitetural (*v.s.*) afasta-se do conceito de tipo fisionômico porque é independente da dimensão das plantas e da posição em relação ao solo das gemas que renovam a parte aérea das plantas na estação favorável ao crescimento vegetal.

A classificação das plantas em ervas, arbustos, árvores e lianas é, talvez, o mais simples sistema de classificação fisionômico. As **ervas** são plantas anuais ou perenes, de consistência herbácea ou sub-herbácea. Se ligeiramente lenhosas na base dizem-se **sufruticosas**. As plantas perenes ou vivazes têm um ciclo de vida de duração igual ou superior a três anos. Existe a tendência para aplicar o termo **vivaz** às plantas de parte aérea herbácea, que se renova anualmente a partir de rizomas, tubérculos, bolbos, etc. Por definição as **árvores** têm um tronco indiviso ramificado a uma distância variável do solo. As árvores são, e sempre foram, os maiores organismos vivos do planeta. Os **arbustos**, pelo contrário, ramificam-se desde a base e raramente têm mais de 5 m de altura. Uma **liana** (= planta escandente) é uma trepadeira lenhosa. As *Vicia*

(*Fabaceae*) «ervilhacas» são um exemplo de **trepadeiras herbáceas**.

O sistema de tipos fisionômicos mais utilizado em ciência da vegetação foi proposto em 1934, pelo botânico dinamarquês Christen C. Raunkjær [1860-1938] (Quadro 40, Figura 218, Figura 219). Fundamenta-se na posição espacial das gemas que renovam a parte aérea durante a estação desfavorável ao crescimento vegetativo. Tem duas grandes vantagens: é fácil de compreender; à escala regional, a repartição da flora vascular pelos vários tipos fisionômicos^[100] está correlacionada com o clima. O sistema de Raunkjær tem o inconveniente de ser difícil de aplicar no mundo tropical húmido. Existem outros sistemas alternativos na bibliografia como o sistema de Du Rietz ou o sistema de Raunkjær alargado por Mueller-Dombois & Elemeberg (1974).

Há uma correlação clara entre os tipos funcionais dominantes e o macroclima e os regimes de perturbação (*i.e.* as causas e os padrões de destruição cíclica da biomassa aérea, *e.g.*, fogo ou herbivoria). Por exemplo, as plantas anuais estão em vantagem nas regiões desérticas e os geófitos são particularmente abundantes sob clima mediterrânico. Os hemicriptófitos são promovidos pelo pastoreio. Na floresta tropical húmida os megafanerófitos retêm a maior parte da biomassa. A investigação destas correlações é um tema de ecologia vegetal.

[100] Avaliada pelo chamado espectro fisionômico.



Figura 219. Tipos fisionómicos de Raunkjær. A) Terófito: *Trifolium bocconeii* (Fabaceae). B) Geófito: *Oenanthe crocata* (Apiaceae) «embude». C) Hidrófito: *Ranunculus peltatus* (Ranunculaceae). D) Helófito: agrião. E) Hemicriptófito reduzido a uma roseta no período de repouso vegetativo: *Plantago major* (Plantaginaceae). F) Hemicriptófito durante a estação de crescimento: *Anarrhinum longipedicellatum* (Plantaginaceae). G) Caméfito: *Alyssum serpyllifolium* subsp. *lusitanicum* (Brassicaceae). H) Nanofanerófito: *Erica umbellata* (Ericaceae) «queiró». I) Microfanerófito: *Erica arborea* «urze-branca». J) Fanerófito escandente: *Caesalpinia benthamiana* (Fabaceae); K) Mesofanerófito: *Quercus pyrenaica* (Fagaceae) «carvalho-negral». L) Megafanerófito: *Ceiba pentandra* (Malvaceae, Bombacoideae) «sumaumeira ou poilão»; n.b., a dimensão do autor deste livro, em baixo à esquerda. [I] e L) Guiné-Bissau; J) Ilha da Madeira; B) e L) cortesia de H. Quintas].

III. Biologia da reprodução Ciclos de vida



Imagem da página anterior
Platanus orientalis (*Platanaceae*) «plátano»
Lu, Porto
Cortesia de Paulo Araújo

1. REPRODUÇÃO SEXUADA NAS ANGIOSPÉRMICAS

CONCEITOS INTRODUTÓRIOS

A descoberta da sexualidade nas plantas

A sexualidade das plantas foi reconhecida pela primeira vez pelo médico alemão Rudolf Camerarius [1665-1721], em 1694, num livro intitulado *De Sexu Plantarum Epistola*. A aceitação definitiva no meio científico de que as plantas são seres sexuados demorou mais um século, até às experiências de hibridação de um outro cientista alemão, o botânico Karl Friedrich von Gaertner [1772-1850] (Vogel 1996). O processo da reprodução sexual só foi devidamente compreendido após a descoberta da meiose pelo zoólogo belga Édouard van Beneden [1846 -1910,], em 1883, e da duplicação do número de cromossomas no esporófito (por oposição ao gametófito) pelo botânico francês Léon Guignard [1852-1928], em 1885 (Qiu *et al.* 2012).

Meiose e fecundação

O **ciclo de vida** (= ciclo biológico de vida) de um organismo estende-se do zigoto, ou do propágulo, até à produção de descendentes (= **reprodução**), por via sexuada e/ou assexuada. É um conceito distinto de ciclo floral e de ciclo reprodutivo ("[Ciclo reprodutivo das angiospérmicas](#)"). A **reprodução sexuada** implica duas células especializadas – os gâmetas ♂ e ♀ – provenientes de um mesmo indivíduo nas espécies monoicas, ou de dois indivíduos distintos, um ♂, e outro ♀, nas espécies dioicas. A **reprodução assexuada** envolve a produção de sementes apomíticas, ou partes vegetativas de um único indivíduo (e.g., raízes, caules e folhas) ("[Reprodução assexuada](#)").

Na reprodução sexuada alternam dois eventos fundamentais à escala celular, consoante os grupos taxonómicos mais ou menos afastados no tempo: a meiose e a fecundação. A **meiose** é um processo celular durante o qual uma célula parental diploide (com 2n cromosso-

mas) origina, geralmente, quatro células haploides (com n cromossomas). A meiose compreende duas divisões celulares sequenciais. Durante a primeira divisão celular – a **divisão reducional** – dá-se uma redução para metade do número de cromossomas. Nas plantas-terrestres, após a **divisão equacional** diferenciam-se, de imediato, esporos. Por serem originários de meiose estes esporos são conhecidos por **meiósporos**. A **fecundação** é um processo celular simétrico da meiose. Nos grupos mais antigos de plantas-terrestres, a fecundação implica a fusão de duas células sexuais haploides (gâmetas ♂ e ♀) e a consequente formação de uma célula diploide (**zigoto**). Nas plantas-com-flor, a fecundação é substancialmente mais complexa porque envolve, como veremos, dois gâmetas ♂, dois gâmetas ♀ e dois eventos de **cariogamia** (fusão do genoma).

As plantas-terrestres partilham um ciclo de vida haplodiplonte, adquirido no momento em que invadiram terra firme no final do Câmbrio/início do Ordovício ("[Ciclos de vida das plantas de esporulação livre](#)"). Nos seres haplodiplontes alternam duas gerações distintas designadas por gametófito e esporófito. O gametófito é haploide (n) e produz gâmetas; o esporófito é diploide (2n) e produz por meiose esporos haploides (n) (Figura 257-C).

O porquê da sexualidade

A reprodução sexual é uma característica ancestral, comum a todos os eucariotas – uma plesiomorfia na terminologia cladística (Lane 2015). A informação genética, a maquinaria bioquímica e as estruturas envolvidas na sexualidade são de uma complexidade extrema, e "caras" em matéria e energia. Na maior parte das plantas-com-flor, para que o encontro dos sexos tenha sucesso têm de coincidir no tempo condições ambientais adequadas, a libertação de pólen e a maturação dos primórdios seminiais, e a presença de polinizadores. Quando algo corre mal os indivíduos produzem menos sementes ou falham a reprodução. A sexualidade consome recursos vastos e envolve tremendos riscos – o sexo é um paradoxo. Por conseguinte, antes de explorar a biologia da reprodução das angiospérmicas convém visitar, ainda que brevemente, uma das questões de investigação fundamentais da biologia moderna: como explicar a evolução e a generalização da reprodução sexual nos eucariotas? A argumentação standard – no âmbito da designada **hipótese da variação e seleção** (*variation and selection hypotheses*) – é a que segue. Sem variação genética não há evolução – a variação genética é a “matéria prima” da evolução. Se a vida habita um mundo ecologicamente heterogéneo e em permanente mudança, então, a mudança evolutiva é um pressuposto para a sobrevivência de qualquer linhagem de organismos – a capacidade de evoluir é uma característica extraordinariamente vantajosa. A sexualidade evoluiu (uma única vez) a partir de organismos assexuais, persistiu e disseminou-se porque incrementa as taxas evolutivas

e, por essa via, o sucesso reprodutivo dos organismos portadores. A sexualidade é adaptativa [Vol. II].

JUVENILIDADE. INDUÇÃO E DIFERENCIAÇÃO FLORAIS

A produção de flores, e implicitamente a reprodução sexual, envolve duas importantes transições de desenvolvimentais, controladas por redes complexas de genes de regulação:

- Transição da fase juvenil para a fase adulta – aquisição da capacidade de florir à escala do ramo, do sistema de ramos ou da planta como um todo;
- Iniciação floral – passagem de uma condição vegetativa para uma condição reprodutiva à escala do meristema em caules adultos.

Transição da fase juvenil para a fase adulta

Nas angiospérmicas, todos os fenómenos relacionados com a reprodução sexual – *e.g.*, a produção de esporos e gametas, e a fecundação – decorrem no interior de uma estrutura especializada – a flor. Não há sexo sem flores. Porém, a convergência de condições ambientais adequadas nem sempre se traduz na produção de flores, nem convém. Para que a reprodução sexual tenha sucesso, a planta precisa de desenvolver uma superfície fotossintética suficiente para suportar os custos energéticos da sexualidade, e uma arquitetura adequada para atrair polinizadores e dispersar eficientemente os frutos e as sementes maduros. Por outro lado, a floração tem de decorrer num época favorável do ano, sob condições meteorológicas propícias ao crescimento vegetal e à ação dos agentes polinizadores. A juvenildade e os mecanismos envolvidos na iniciação e diferenciação floral têm aqui um importante papel, assim como a dormência dos gomos, discutida no ponto "[Dormência e abrolhamento dos gomos](#)".

Antes de se reproduzirem sexuadamente, as plantas precisam de adquirir a capacidade de responder positivamente aos estímulos ambientais indutores da iniciação de flores. As plantas competentes para produzir flores (sensíveis aos estímulos ambientais) dizem-se **adultas**, e as plantas incapazes de o fazer, **juvenis**. Recordo que o ciclo de vida das plantas foi dividido em duas fases – as **fases vegetativa e reprodutiva** (ou generativa) ("[Tipos de meristemas](#)") – em função da capacidade de produzir flores. Com o mesmo sentido de fase vegetativa utiliza-se o conceito de **período juvenil** ou **fase juvenil** (*juvenile phase*). Sucede-lhe o **período** ou **fase adulta** (*adult* ou *mature phase*).

Ao contrário do que acontece nos animais, a transição da fase juvenil para a fase adulta pode não ocorrer de forma generalizada, em todo o corpo da planta. Nas

plantas lenhosas, o tronco e a parte basal da canópis geralmente são juvenis, e os ramos distais, mais jovens em idade, adultos. As plantas/ou ramos demonstram, frequentemente, alterações morfológicas e fisiológicas exuberantes quando transitam da fase juvenil para adulta. A mais importante de todas, claro, é capacidade de produzir de flores. A mudança da forma do limbo das folhas do eucalipto é um exemplo clássico ([Figura 111 C](#)). No ponto "[Heterofilia](#)" estão elencados mais exemplos. As folhas juvenis tendem a ser mais pequenas, estreitas e com células de maior dimensão. Em algumas espécies são espinhosas (*e.g.*, azinheira). As estacas juvenis enraízam com mais facilidade do que as provenientes de secções adultas da canópis. Os gomos dos ramos adultos abrolham mais cedo na primavera do que os juvenis. A retenção de folhas secas (marcescência) das espécies caducifólias durante a estação desfavorável é outro sintoma de juvenildade.

Em algumas monocotiledóneas, o embrião das sementes maduras contém já tecidos adultos. A semente de milho-graúdo é uma miniatura da planta adulta, com folhas e aglomerados de células que darão origem às inflorescências ♂ (bandeira) e ♀ (maçaroca imatura) (Beyl & Sharma 2015). A grande maioria das plantas atravessa, no entanto, um período juvenil mais ou menos prolongado. Precisam de atingir um determinado estágio de desenvolvimento mínimo para ativar as redes génicas envolvidas na diferenciação das flores e despoletar transição entre as fases juvenil e adulta (Hank *et al.* 2007). Atingido este patamar, as plantas ficam sensíveis a sinais exógenos indutores da floração. A quebra da juvenildade é essencialmente determinada por fatores endógenos, de fisiologia ainda mal conhecida.

A extensão da fase juvenil é muito variável. As plantas anuais e bienais não têm juvenildade ou experimentam um pequeno período juvenil. A juvenildade nas plantas lenhosas propagadas por semente pode ser muito prolongada. As oliveiras de semente demoram 12-15 anos a florir (Bellini 1993). Nos citrinos este período reduz-se a 2-5 anos. As videiras de semente transitam para a fase adulta logo no primeiro ano, a partir do 6-8 nó (Carmona *et al.* 2008). Para a mesma espécie, quanto mais vigoroso o genótipo e ereta a ramificação, mais tardia a entrada em floração. Atingido o estado adulto, a maior parte das plantas perenes repetem ciclos florais anuais (iniciam flores) até à senescência.

Em agricultura praticam-se várias técnicas para "curto-circuitar" o período juvenil. Nas plantas lenhosas obtidas por semente, e para um mesmo genótipo, o momento do aparecimento das primeiras flores pode ser antecipado estimulando o crescimento vegetativo porque é preciso atingir um número de nós mínimo para que a diferenciação floral seja possível (Zimmerman 1972). A enxertia com garfos e borbulhas provenientes de ramos adultos antecipa a entrada em frutificação. Os porta-enxertos ananícantes utilizados na multiplicação assexual de

espécies frutícolas amplificam este efeito porque reduzem o vigor dos enxertos.

Indução, iniciação e diferenciação florais

Clarificação de conceitos

O processo de conversão dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos ("[Tipos de meristemas](#)") nos ramos adultos envolve três etapas: (i) indução floral; (ii) iniciação floral; e (iii) diferenciação floral. Com a **indução floral** (*flower induction*) o meristema, por enquanto vegetativo, volve competente para transitar para uma condição reprodutiva sem necessitar de estímulos ambientais adicionais. A indução floral é um fenómeno fisiológico reversível, sem uma tradução morfológica a nível meristemático e, por isso, difícil de determinar experimentalmente. Durante a **iniciação floral** (*flower initiation*) verifica-se uma conversão histológica, irreversível, dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos. Na prática é difícil distinguir a indução da iniciação floral, e os dois conceitos são muitas vezes sinonimizados. A partir do momento em que as estruturas reprodutivas são morfológicamente visíveis (ao microscópio) fala-se em **diferenciação floral** (*flower differentiation*). O alargamento do meristema em forma de domo (*dome shape*) é o primeiro sinal da diferenciação floral nas gemas (Figura 221).

Estímulos exógenos da floração

O tomateiro, o feijoeiro-comum, a videira e algumas gramíneas anuais (*e.g.*, *Poa annua*) atingem um determinado grau de desenvolvimento, mensurável pelo número de nós ou folhas, e diferenciam flores. A maior parte das plantas não funciona assim – a produção de flores tem uma forte regulação exógena. Depois de atingido um estágio de desenvolvimento mínimo e terminada a transição para a fase adulta, o comprimento do dia é o estímulo indutor da floração mais frequente nas plantas anuais e bienais extratropicais (Bergonzi & Albani 2011). O frio, em diferentes graus, coadjuvado ou não pelo fotoperíodo, tem o mesmo efeito em muitas outras espécies. Além do comprimento do dia e do stresse ambiental causado pelo frio, são também relevantes na diferenciação de flores a secura edáfica, a exposição direta à luz, o stresse causado pela perda de partes vegetativas (*e.g.*, poda) e o estatuto nutricional do solo. Na floração estão envolvidas tantas variáveis que em condições de campo nem sempre é fácil segregar os fatores indutivos exógenos dominantes. Vejamos alguns exemplos.

A reação fisiológica das plantas ao comprimento relativo do dia e da noite chama-se **fotoperiodismo**. O tabaco, a quinoa e o algodoeiro florescem com **dias curtos**; o trigo-mole, a cebola, a beterraba, a ervilheira, o espinafre e a alface são **plantas de dias longos**. Tanto



Figura 220. Fotoperíodo. Quinoa, uma planta de dias curtos, a florir tardiamente, no início do Outono, em Trás-os-Montes (Portugal). [Foto do autor].

as plantas de dias curtos como as de dias longos podem ser obrigatórias (requerem um fotoperíodo indutivo para florirem) ou facultativas (a floração é acelerada sob um fotoperíodo adequado). Nas espécies facultativas, a sensibilidade ao estímulo do comprimento do dia geralmente aumenta com a idade. O tomateiro, o pimento, a beringela, o feijoeiro-comum e o pepino são plantas indiferentes (neutras) ao comprimento do dia sendo, por isso, cultivadas todo o ano, em estufa ou ao ar livre.

O fotoperíodo, e não apenas a autoecologia, controlou de perto a expansão de muitas plantas cultivadas. As cultivares sul-americanas (excepto Chile) de quinoa não produzem sementes ou são pouco produtivas nas regiões extratropicais porque o estímulo para florir – dias curtos, com menos de 12h – chega demasiado tarde e as sementes não amadurecem antes da chegada das geadas outonais (Figura 220). O mesmo acontece com as cultivares de origem tropical de soja e de feijão-congo cultivadas na Europa. Para ultrapassar esta limitação foram desenvolvidas cultivares indiferentes ao fotoperíodo nestas espécies.

As primeiras batateiras introduzidas na Europa foram importadas dos Andes (América do Sul), nos meados do séc. XVI. As cultivares de origem andina tuberizam mal com dias longos, uma característica que limitou a sua expansão para latitudes elevadas. As cultivares europeias atuais (excepto as cultivares das Ilhas Canárias) descendem de introduções provenientes das terras baixas do Chile, realizadas nas primeiras décadas do séc. XIX, que tuberizam abundantemente com dias longos (Ames &

Spooner 2008). A batateira é um exemplo clássico da influência do fotoperíodo na diferenciação de outros órgãos vegetais além da flor.

As gramíneas tropicais florescem, geralmente, com dias curtos. Muitas gramíneas extratropicais para iniciarem as flores necessitam de frio invernal, de dias longos, ou de uma combinação sequencial de ambos os fatores. As cultivares de trigo-mole são classificadas em dois tipos: trigos de outono-inverno e trigos de primavera. As primeiras precisam de frio para florescerem ou para florescerem adequadamente – de menos de 2 semanas a mais de 1 mês a 0-5°C (temperaturas superiores das cultivares pouco exigentes em frio) (Crofts 1989). Consoante as cultivares, as plantas não vernalizadas de trigo-mole de outono-inverno têm um atraso na floração e florescem de forma irregular, ou precisam de dois anos para concluir o ciclo reprodutivo. Os trigos de primavera produzem normalmente sem vernalização. Em ambos os grupos de cultivares os dias longos têm um efeito favorável na floração. O centeio necessita de cerca de 6 semanas de frio (Friend 1965). Nas terras pobres do Norte e Centro de Portugal, quando, por razões climáticas, a sementeira era adiada para a primavera, semeava-se o centeio mais denso porque, sem frio, as variedades regionais de centeio não afixam. No mediterrânico, a transição do meristema vegetativo para meristema da inflorescência nos cereais de inverno acontece no final inverno-início da primavera, razão pela qual as coberturas com adubos nitrogenados devem ser realizadas no final de fevereiro/primeiras semanas de março.

A **vernalização** pode ser definida como a "aquisição ou a aceleração da capacidade de florir através da exposição ao frio" (Chouard cit. Amasino 2004). A vernalização pode ser obrigatória (*e.g.*, beterraba e cerejeira) ou facultativa (*e.g.*, muitas cultivares de cereais de outono-inverno e macieira). As necessidades de vernalização evitam que as plantas floresçam num outono excepcionalmente quente; na perspetiva das plantas, a meteorologia é mais instável e envolve mais riscos no outono e na primavera. Os sistemas de medição do frio e de regulação da vernalização e da quebra da dormência dos gomos ("[Dormência e abrolhamento dos gomos](#)"), embora tenham evoluído de forma independente mais de uma vez, têm similaridades assinaláveis na genética e na mecânica fisiológica (Amasino 2004).

Muitas árvores temperadas também precisam de ser vernalizadas. A cerejeira não floresce nos trópicos. Na mangueira, a iniciação floral é impulsionada pelo frio moderado e pela escassez de água no solo, duas características climáticas da estação seca das regiões tropicais monçónicas. O cafeeiro forma flores com dias curtos; nos trópicos o fotoperíodo é permanentemente indutivo; a diferenciação floral intensifica-se com a chegada da estação seca, quando a temperatura desce e se verifica um stresse moderado de água no solo (Majerowicz & Söndahl 2005). Podas violentas e a desfoliação promovem a ini-

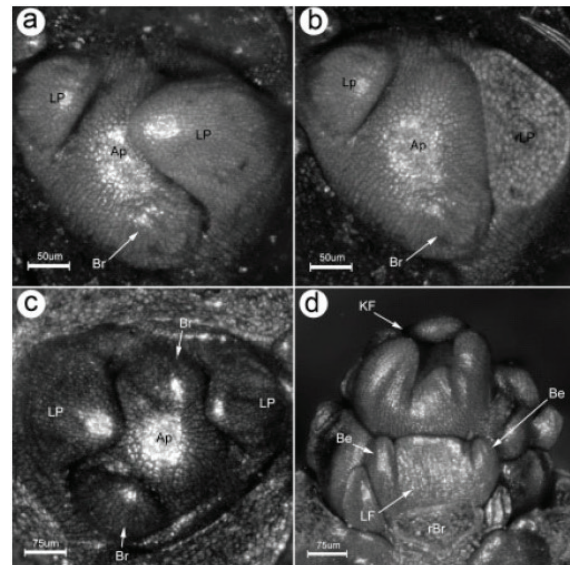


Figura 221. Diferenciação da inflorescência em macieira. (a e b) Ápex do meristema alargado (em forma de domo) ladeado por dois primórdios foliares, com uma bráctea a assinalar a transformação em meristema da inflorescência, (c) continuação da iniciação de brácteas, (d) diferenciação da flor terminal, que se encontra, num estágio de desenvolvimento mais avançado do que as flores laterais. Legenda: Ap – ápex, Be – bractéola, Br – bráctea, KF – flor terminal (flor-rei), LF – flor lateral, LP – primórdio foliar, Pe – pétala, r – órgão removido para facilitar a observação, Se – sépala, St – estame. [Extraído de Dadpour *et al.* (2008)].

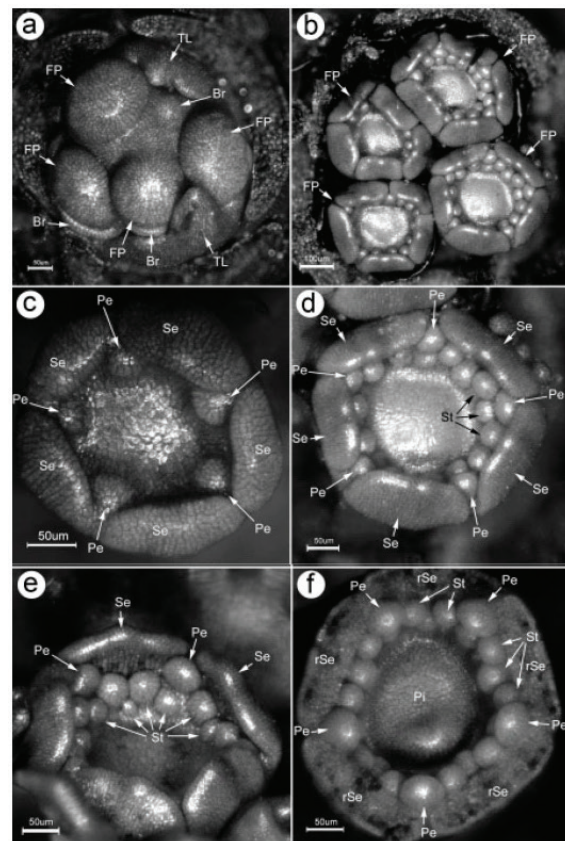


Figura 222. Diferenciação da flor em *Prunus cerasus* (Rosaceae). Regra de Hofmeister. (a) Iniciação das flores na axila de brácteas. (b) Diferenciação dos órgãos florais em 4 flores. (c) Diferenciação de uma flor de acordo com a regra de Hofmeister, com as pétalas a diferenciarem-se entre as sépalas. (d) Androceu formado por dentro do perianto. (e) Imagem oblíqua da amostra retratada na figura anterior que mostra os estames organizados em dois verticilos. (f) Diferenciação do gineceu no centro do primórdio floral. Legenda: Br – bráctea, FP – primórdio floral, Pe – pétala, Pi – pistilo, r – órgão removido, Se – sépala, St – estame, TL – folha de transição. [Extraído de Dadpour *et al.* (2008)].

ciação de flores na goiabeira e na anona-cherimola (Soler & Cuevas 2008). Curiosamente, na maioria das plantas perenes as podas intensas atrasam a quebra da juvenildade e a iniciação de flores em plantas adultas porque é estimulada a emissão de ramos ladrões em detrimento de ramos especializados na produção de frutos. A exposição à luz dos gomos dormentes favorece a formação de cachos na videira-europeia e na generalidade das árvores de fruto temperadas, uma adaptação que evita a produção flores e frutos em regiões profundas da canópia, distantes dos centros de produção ativa de fotoassimilados (folhas expostas à luz), e mais inacessíveis aos animais agentes polinizadores ou dispersores. A poda moderada nestas plantas tem, por esta via, um efeito favorável na diferenciação de flores. O aumento da concentração de azoto biodisponível no solo, sobretudo de azoto amoniacal, tem, em algumas espécies, um efeito positivo na iniciação floral.

A diferenciação de flores não é simultânea em todos os gomos florais ou mistos. Por exemplo, na macieira, os gomos mistos em posição apical diferenciam flores 4-6 semanas antes dos gomos mistos axilares (Nyeki & Soltés 1996). A diferenciação das inflorescências e das flores não é simultânea. Nas videira, a indução floral dá-se em Março e as inflorescências diferenciam-se em Maio; a maior parte das flores forma-se somente no ano seguinte, na altura abrolhamento (Março) (Magalhães 2008). Na maioria das árvores de fruto extratropicais, a diferenciação de flores tem início em Maio-Junho (no ano anterior à floração), prolongando-se durante o repouso vegetativo. A esporogénese e a maturação dos gâmetas ocorre desde um pouco antes do abrolhamento até à ântese.

Nas regiões com variações sazonais da temperatura e/ou precipitação bem marcadas as plantas tendem a ter épocas de floração definidas, que variam de espécie para espécie ou até com o ecotipo. A ausência de sinais ambientais explica a irregularidade dos períodos de crescimento vegetativo, da queda da folha ou da floração nas florestas tropicais húmidas. Este desencontro pode ocorrer entre plantas da mesma espécie ou entre partes da copa. A periodicidade destes fenómenos pode, inclusivamente, ser superior ou inferior a um ano.

Regra de Hofmeister

Os meristemas reprodutivos começam por diferenciar a inflorescência; designam-se nessa fase por **meristemas da inflorescência**. Em seguida, acomodam-se **meristemas florais** na axila das folhas diferenciadas na inflorescência, *i.e.*, das brácteas, por perda evolutiva nem sempre presentes. Cada um destes meristemas, por sua vez, produz uma flor. A produção de flores marca a transformação dos meristemas da inflorescência em meristemas florais. A diferenciação das **peças florais** (sépalas, pétalas, estames e carpelos) segue, geralmente, a **regra de Hofmeister** (Ronse De Craene 2010): os novos primórdios, de qualquer uma das peças dos **órgãos da flor** (cálise,

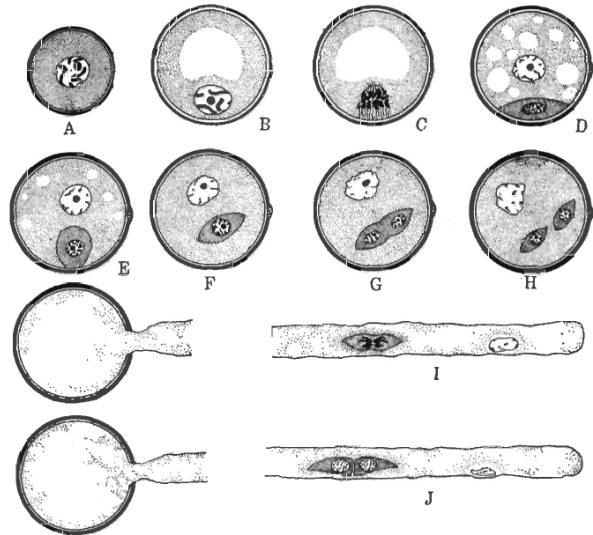


Figura 223. Microgametogénese. A) Micrósporo (grão de pólen uninnucleado). B e C) Estádios posteriores. D) Estádios de 2 células, célula vegetativa (em cima) e generativa (em baixo). E e F) Célula generativa afasta-se da parede e integra-se no citoplasma da célula vegetativa. G e H) Divisão da célula generativa. I e J) Divisão da célula generativa no tubo polínico. [Maheshwari 1950].

corola, androceu e gineceu), formam-se nos espaços mais amplos disponíveis entre os primórdios mais próximos já diferenciados (Figura 222). Por esta razão, por regra, a primeira sépala geralmente emerge no espaço mais distante da bráctea que axila a flor e, nas flores cíclicas, as pétalas alternam com as sépalas e os estames alternam com as pétalas.

ESPOROGÉNESE E GAMETOGÉNESE

Microsporogénese e microgametogénese

Estames com 4 sacos polínicos (tetrasporangiados), 2 sacos por teca, é uma condição ancestral nas angiospérmicas. Secundariamente, algumas famílias têm apenas uma teca e 2 sacos polínicos; *e.g.*, *Cannaceae* e malváceas *Malvoideae* e *Bombacoideae*. Os sacos polínicos são esporângios ♂ (= microsporângios) porque a **microsporogénese**, *i.e.*, a formação dos esporos ♂ (= micrósporos), desenrola-se no seu interior. Cada **microsporócito** (*microsporocyte*) (= **célula mãe dos micrósporos** ou **célula mãe dos grãos de pólen**) dá origem, por meiose, no interior dos sacos polínicos, a 4 micrósporos, todos eles férteis. Os microsporócitos são diploides; os micrósporos haploides. Após a meiose, os micrósporos ficam, temporariamente, aglomerados em **tétradas** (grupos de 4). Um grão de pólen é um micrósporo maduro. Os microsporócitos e os grãos de pólen imaturos são durante algum tempo alimentados por um tecido especializado – o **tapetum** – que reveste o lóculo do saco polínico ("Estru-

tura e função dos estames"). Os grãos de pólen geralmente dispersam-se individualizados. Nas *Ericaceae* são libertados em tetradas, em algumas famílias em grupos de dois (díadas) e nas orquidáceas e nas *Acacia* (*Fabaceae*) em massas de pólen (políadas). As plantas produzem muito mais pólen do primórdios seminais pela mesma razão que os animais diferenciam mais espermatozoides do que oosferas: o pólen é móvel e os estigmas ínfimos portanto a probabilidade de encontro dos sexos está positivamente correlacionada com o número de grãos de pólen libertados.

Nas angiospérmicas, a diferenciação do microgametófito (**microgametogênese**) resume-se a duas divisões celulares sendo o **microgametófito** constituído por apenas 3 células (Figura 223). Num primeiro passo, o micrósporo, protegido no interior de um invólucro de esporopolenina em formação, cinde-se por mitose em duas células também haploides: a **célula generativa**^[101] (*generative cell*) e a **célula vegetativa** (= **célula do tubo**), esta última de muito maior dimensão. Em 70 % das angiospérmicas o pólen é libertado sexualmente imaturo, com duas células (**pólen bicelular**). Nos restantes 30%, o pólen é libertado com três células (**pólen tricelular**) porque, ainda na antera a célula generativa dá origem a duas **células espermáticas** (= gâmetas ♂) (Williams *et al.* 2014). Nos grãos de pólen bicelulares, a divisão da célula generativa verifica-se mais tarde, aquando do alongamento do tubo polínico no interior do estilete da planta polinizada. As células espermáticas, pouco depois da sua diferenciação, são incorporadas no citoplasma da célula vegetativa.

Megasporogênese e megagametogênese

Nas angiospérmicas, uma célula do nucelo, por regra localizada na camada imediatamente inferior à epiderme do primórdio seminal imaturo, diferencia-se numa célula esporogénica primária, conhecida por **célula arquesporrial** (*archesporial cell*). Esta célula distingue-se das restantes pelo tamanho, pelo citoplasma mais denso e pelo núcleo mais proeminente. Nas espécies com primórdios seminais tenuicucelados, a célula arquesporrial alonga-se e polariza-se longitudinalmente dando origem a um **megasporócito** (= **célula-mãe dos megásporos**). Nas angiospérmicas crassinuceladas, a célula arquesporrial sofre um mitose: a célula-filha situada no pólo calazal (oposto ao micrópilo) converte-se num megasporócito, a célula-filha mais exterior diferencia-se na chamada **célula parietal**. A proliferação da célula parietal adiciona camadas

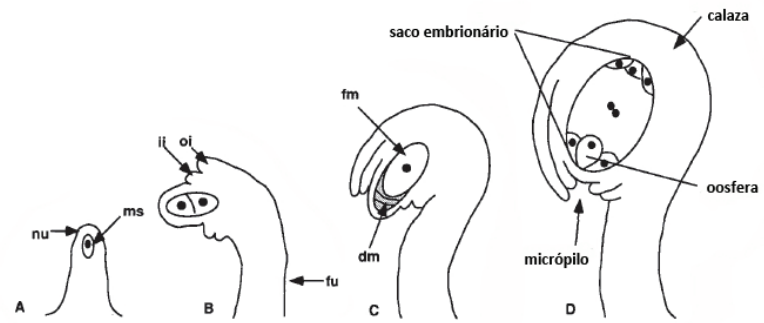


Figura 224. Megasporogênese e megametogênese. Representação muito simplificada da diferenciação do saco embrionário tipo *Polygonum*. A) Diferenciação do megasporócito; B) meiose I do megasporócito; C) Degeneração de 3 megásporos e sobrevivência do megásporo calazal; D) saco embrionário tipo *Polygonum* maduro. Legenda: nu – nucela, ms – megasporócito, dm – megásporos degenerados, fm – megásporo funcional, oi – tegumento externo, fu – funículo. [Adaptado de Reiser & Fischer 1993].

de células ao nucelo formando-se um primórdio crassinucelado (Simpson 2006). Durante a **megasporogênese** (*megasporogenesis*), o **megasporócito** gera por meiose origina 4 megásporos. O destino dos quatro megásporos é variável, geralmente apenas sobrevive o megásporo calazal (Figura 224-C).

O microgametófito é construído com duas mitoses; três mitoses separam o **megásporo funcional** do megametófito maduro. Estão descritas para cima de dez sequências de desenvolvimento do saco embrionário (= gametófito ♀ ou megametófito), *i.e.*, de tipos de **megagametogênese** (Figura 224) nas angiospérmicas. Como foi referido na secção "**Primórdio seminal**", mais de 70 % das angiospérmicas têm um saco embrionário tipo *Polygonum* constituído por 8 núcleos haploides e 7 células (Figura 153): (i) a **oosfera**, (ii) 2 **sinérgidas**, (iii) uma **célula central** cenocítica com 2 núcleos (**núcleos polares**) e (iv) 3 **antípodas** (Figura 224-B). Nas angiospérmicas basais, o megagametófito tem quatro células e quatro núcleos, uma condição interpretada como ancestral (Friedman & Williams 2004). Outras variantes descritas na bibliografia são elaborações evolutivas posteriores do saco embrionário tipo *Polygonum*.

SISTEMAS DE REPRODUÇÃO

Definição de sistema de reprodução

Sob a designação comum de **sistema de reprodução** discutem-se em seguida alguns aspectos da expressão sexual (= sistemas sexuais; *sexual systems*) e os sistemas de cruzamento (*breeding systems*) tendo por referência as plantas-com-flor. Na bibliografia, os sistemas de reprodução são abordados com vários níveis de detalhe e

[101] Também conhecida por **célula espermátogénica** (*spermatogenous cell*), célula espermática, célula germinativa ou **célula anteridial**. Este último termo deve ser rejeitado porque pressupõe uma homologia, não demonstrada, com um anterídio reduzido.

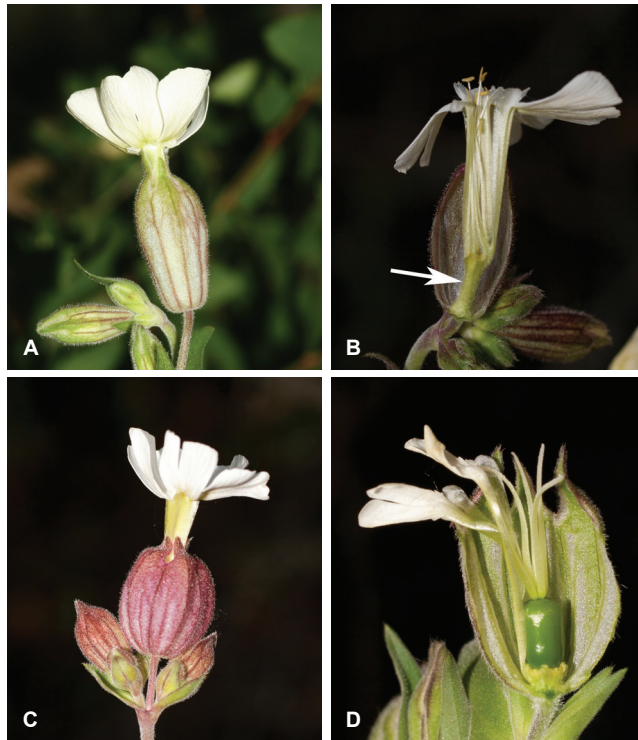


Figura 225. Sistemas sexuais. Dioícia em *Silene latifolia* (Cariophyllaceae). A) e B) flor ♂, n.b., antóforo (indicado por uma seta). C) e D) flor ♀. Monoícia em *Musa x paradisiaca* (*M. acuminata* x *M. balbisiana*) (*Musaceae*) «bananeira» (Guiné-Bissau); n.b. frutos em formação, e flores ♂ na axila de grandes brácteas na extremidade distal da inflorescência. [Fotos do autor].



Figura 226. Sistemas sexuais. Monoícia em *Musa x paradisiaca* (*M. acuminata* x *M. balbisiana*) (*Musaceae*) «bananeira» (Guiné-Bissau); n.b. frutos em formação e flores ♂ na axila de grandes brácteas na extremidade distal da inflorescência. [Foto do autor].

Quadro 41. Sistemas sexuais das plantas-terrestres (Cruden & Lloyd 2005).

Prefixo	Homoícia	Monoícia	Dioícia
Sem prefixo	Homoícia: [f. hermaf.]	Monoícia: [f.♂ + f.♀]	Dioícia: [f.♂] + [f.♀] (Figura 225)
Andro-		Andromonoícia**: [f.♂ + f. hermaf.]	Androdioícia: [f.♂] + [f. hermaf.] ou [f.♂] + [f.♂ + f.♀]
Gino-		Ginomonioícia**: [f.♀ + f. hermaf.]	Ginodioícia*: [f.♀] + [f. hermaf.] ou [f.♀] + [f.♂ + f.♀]
Tri-		Trimonoícia**: [f.♂ + f.♀ + f. hermaf.]	Tridioícia*: [f.♂] + [f.♀] + [f. hermaf.] ou [f.♂] + [f.♀] + [f.♂ + f.♀]

Legenda: [] – indivíduo; f. – flor; hermaf. – hermafrodita.
 * em agronomia é frequente designar por ginoícas as cultivares apenas com flores femininas.
 As plantas **poligâmicas têm flores hermafroditas e flores unissexuais num mesmo indivíduo.

explicitados através de uma nomenclatura especializada, infelizmente nem sempre consistente.

Sistemas sexuais

O **sistema sexual** expressa a distribuição dos órgãos sexuais ao nível do indivíduo, ou da população, de uma dada espécie. No **Quadro 41** estão resumidos os sistemas sexuais identificados por Cruden & Lloyd (2005) no grande clado das plantas-terrestres. A monoícia e a dioícia (**Figura 225**, **Figura 226**) evoluíram, de forma independente para promover a alogamia em muitos grupos de plantas ancestralmente homoícas. ~70% das espécies de angiospérmicas são homoícas, 20% monoícas e apenas 10% dióicas (Geber *et al.* 1999). A monoícia e a dioícia são menos frequentes na natureza porque en-

volvem custos energéticos muito elevados. Ao contrário das plantas homoícas, uma parte significativa das flores (plantas monoícas), ou dos indivíduos (plantas dioícas), não produz semente. A monoícia e a dioícia são mais comuns em regiões áridas e noutros ambientes extremos onde parecem atribuir mais vantagens adaptativas do que nos climas mas benignos para a vida vegetal. Este padrão é bem evidente na flora do SW de Angola. Outras formas de expressão sexual reduzem os custos da monoícia e da dioícia estrita mantendo níveis intermédios de alogamia; *e.g.*, diversas variantes da **poligamia** (indivíduos com flores hermafroditas e flores unissexuais, **Quadro 41**), uma condição muito frequente na Natureza. Veremos, mais adiante, que as angiospérmicas desenvolveram vários mecanismos de promoção da alogamia alternativos à monoícia e à dioícia.

Os sistemas sexuais são particularmente diversos nas cucurbitáceas. Os sete sistemas identificados nesta família variam em função de uma complexa interação entre a genética e fatores ambientais. A melancia e muitas abóboras (*Cucurbita*) cultivadas são monoicas. As cultivares de pepino podem ser monoicas ou exclusivamente ♀ (ginoicas). As plantas exclusivamente ♀ são substancialmente mais produtivas do que as monoicas porque produzem um pepino por flor, em contrapartida exigem solos muito férteis e a presença de plantas polinizadoras. A maioria das cultivares de meloeiro são andromonoicas ou trimonoicas. As primeiras flores do meloeiro são ♂; as flores ♀ e/ou hermafroditas diferenciam-se nos ramos laterais secundários ou terciários. O ramo primário geralmente é podado (capado na terminologia popular) acima da segunda folha verdadeira para acelerar a ramificação e o aparecimento de flores ♀ ou hermafroditas, e dessa forma antecipar e aumentar a produção de frutos.

Sistemas de cruzamento

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de **sistemas de cruzamento**:

- **Autopolinização** (= **autofecundação**; *self-pollination*) – transferência de pólen no interior de uma flor, entre flores de um mesmo indivíduo ou entre flores de indivíduos pertencentes ao mesmo clone;
- **Polinização cruzada** (= **alogamia**, xenogamia; *cross-pollination*) – transferência de pólen entre dois indivíduos distintos.

Nas plantas cultivadas propagadas vegetativamente (e.g., árvores de fruto) a polinização cruzada refere-se à transferência de pólen entre plantas de diferentes cultivares (de diferentes genótipos).

A autopolinização tem dois subtipos:

- **Geitonogamia** (*geitonogamy*) – polinização de flores com o pólen oriundo de outras flores do mesmo indivíduo;
- **Autogamia**^[102] (= **polinização direta**; *autogamy*) – os primórdios seminais e o pólen envolvidos na fecundação procedem da mesma flor.

Em condições naturais, a autopolinização e a polinização cruzada raramente são perfeitas, tanto ao nível do indivíduo como da população. Razanajatovo *et al.* (2016), a partir da literatura, avaliaram em 1752 espécies representativas de todos os grandes grupos de plantas-com-flor dois importantes índices: índice de autofertilidade^[103] e índice de autocompatibilidade^[104]. O valor do índice de

autofertilidade foi próximo de 0 ou próximo de 1, respectivamente, em 25% e 12% das espécies. Quer dizer que a polinização cruzada é perfeita, ou quase, em cerca de 1/4 das plantas-com-flor e que ca. de 1/8 das espécies praticam a autopolinização. O índice de autocompatibilidade seguiu um padrão similar. Portanto, à escala da espécie, a distribuição dos sistemas dos sistemas de cruzamento natureza é contínua e bimodal, com os dois máximos na polinização cruzada perfeita e na autopolinização perfeita.

A autogamia está associada a ciclos de vida anuais ou bienais, e a áreas de distribuição significativas. As plantas naturalizadas são geralmente autogâmicas. Entre as plantas cultivadas, o grau de autogamia é elevado – por definição, <4% das sementes alogâmicas – no trigo-mole, na aveia, na cevada, no arroz, na ervilheira, no fejoeiro-comum, no linho e no trevo-subterrâneo. O algodoeiro, o tomateiro e os pimentos são maioritariamente autogâmicos (>4% de sementes alogâmicas). As plantas lenhosas cultivadas são, geralmente, alogâmicas e, por isso, muito heterozigóticas (Hartmann *et al.* 2014b, "[Vantagens e desvantagens da reprodução assexuada](#)").

As famílias de polinização cruzada perfeita apresentam, frequentemente, mecanismos especializados de polinização, flores zigomórficas e corola simpétala; e.g., *Balsaminaceae*, *Orchidaceae* e muitas *Fabaceae*. As plantas com elevados níveis de autogamia geralmente têm corola actinomórfica e corola dialipétala (Lloyd & Schoen 1992). Retomo estas correlações mais à frente.

Vantagens e desvantagens da polinização cruzada

A polinização cruzada produz progênes superiores. Por outras palavras, os descendentes de eventos de autopolinização são, geralmente, mais débeis e produzem menos semente do que os descendentes de cruzamentos entre indivíduos não aparentados. Gerações sucessivas de cruzamentos autogâmicos podem conduzir uma linhagem à extinção. Os efeitos detrimenais da autopolinização e, implicitamente, as vantagens da polinização cruzada, são uma poderosa força evolutiva. Por isso, a polinização cruzada é francamente mais comum nas plantas-com-semente do que a autopolinização.

Por detrás das vantagens da polinização cruzada (e dos mecanismos que a promovem) estão três conexões causais fundamentais (*vd.* Wright & Spencer 2010); a polinização cruzada:

- Desagrava os efeitos deletérios da depressão endogâmica;
- Aumenta a probabilidade de sucesso de mutações adaptativas;
- Incrementa a variação genética à escala do indivíduo (heterozigotia dos indivíduos) e da população (nas

sementes (ou frutos) em X flores artificialmente polinizadas com pólen alheio.

[102] Na bibliografia, autogamia e autopolinização são muitas vezes usados como sinónimos. Esta imprecisão deve ser evitada.

[103] **Índice de autofertilidade** (*autofertility index*) = nº de sementes (ou frutos) obtidas em X flores isoladas dos agentes polinizadores/ nº de sementes (ou frutos) em X flores artificialmente polinizadas com pólen alheio. As flores são isoladas dos agentes polinizadores, por exemplo, com sacos de papel.

[104] **Índice de autocompatibilidade** (*self-compatibility index*) = nº de sementes (ou frutos) obtidos em X flores autopolinizadas artificialmente/ nº de

componentes diversidade de alelos e heterogeneidade da sua abundância relativa).

Admite-se que a manifestação de genes deletérios recessivos será um dos mecanismos mais importantes [Vol. II] da chamada **depressão endogâmica**, *i.e.*, da redução do sucesso reprodutivo dos indivíduos e populações (*fitness*) causada pela autopolinização. A promoção da variação genética e do sucesso das mutações vantajosas acelera as taxas evolutivas por adaptação, aumenta o potencial evolutivo de populações e espécies e reduz a probabilidade da sua extinção. A polinização cruzada leva ainda mais longe as vantagens da sexualidade. *A natureza detesta a perpetuação da autofecundação*, escrevia Darwin em 1876.

O simples facto de muitas plantas optarem pela autopolinização significa que polinização cruzada nem sempre é vantajosa. A polinização cruzada tem três grandes desvantagens:

- Insegurança reprodutiva – a insegurança reprodutiva das espécies alogâmicas agrava-se em populações muito pequenas (*e.g.*, ambientes insulares), em populações pouco densas (a probabilidade de encontro dos sexos é proporcional à densidade populacional), nos anos climaticamente muito desfavoráveis ou quando rareiam os polinizadores;
- Desmembramento de combinações génicas favoráveis – particularmente prejudicial em ambientes extremos que exigem adaptações, e combinações génicas, muito particulares; *e.g.*, solos tóxicos derivados de rochas ultrabásicas;
- Investimento em mecanismos energeticamente caros – flores atrativas para polinizadores animais e a dioécia são bons exemplos.

A autopolinização é eventualmente proveitosa nas condições em condições muito particulares, como as descritas no **Quadro 42**. A maior parte (ca. 63%) das plantas-com-flor seguem uma solução de compromisso, conciliando, de diferentes modos, a autopolinização e a polinização cruzada (Razanajatovo *et al.* 2016).

POLINIZAÇÃO

Conceitos de biologia floral e de polinização

A hipótese de que as flores promovem a dispersão do pólen por intermédio de vetores externos – *e.g.*, animais ou vento – e que só assim podem ser compreendidas foi originalmente formulada pelo botânico alemão Christian Konrad Sprengel [1750-1816], em 1793. Até à publicação de Sprengel, as flores eram vistas como uma criação divina dirigida à satisfação dos sentidos da humanidade (Vogel 1996). Sprengel é o fundador de uma nova disciplina da botânica, a Biologia Floral, que tem por objeto o

Quadro 42. Condições favoráveis à autopolinização [autores diversos]

Condição	Comentários/exemplos
Habitats muito estáveis	Nestas condições a inovação genética não é determinante.
Habitats muito imprevisíveis	A alogamia pode atrasar excessivamente a polinização incrementando os riscos de insucesso reprodutivo; <i>e.g.</i> , habitats ciclicamente sujeitos a fogos ou condições meteorológicas extremas.
Habitats muito seletivos para as plantas que exigem adaptações muito especializadas	A alogamia pode acarretar um desmembramento de combinações génicas favoráveis diminuindo o sucesso reprodutivo (<i>fitness</i>) dos descendentes.
Espécies com ciclos de vida muito curtos	Por exemplo, a terofítia (ciclo de vida anual) incrementa a insegurança reprodutiva inerente à alogamia; uma sequência de anos maus pode por em causa a sobrevivência de populações ou espécies.
Espécies de floração precoce	Estas espécies enfrentam, geralmente, uma elevada escassez de agentes polinizadores animais e condições meteorológicas desfavoráveis para a fecundação.
Espécies com sistemas de dispersão a longa distância	Teoricamente as plantas autogâmicas são melhores dispersores a longa distância (<i>e.g.</i> em ilhas oceânicas) porque uma planta é suficiente para despoletar um evento de colonização.
Espécies adaptadas a ocupar rápida de habitats com grandes quantidades de recursos disponíveis	Produzir descendentes rapidamente é uma estratégia vantajosa na captura recursos em habitats ricos em recursos, livres de competidores diretos.
Populações pequenas e/ou com indivíduos muito dispersos	A autopolinização reduz a insegurança reprodutiva quando o número de indivíduos que podem trocar gametas entre si é muito pequeno
Quando os polinizadores animais são escassos	Nestas condições a autopolinização reduz a insegurança reprodutiva. A escassez de polinizadores é crítica para os dispersores a longa distância.

funcionamento da flor enquanto estrutura promotora da polinização e da reprodução sexuada. A **biologia floral** como disciplina da biologia evolutiva tem como patrono Ch. Darwin (1862, 1876). A biologia floral envolve duas grandes áreas de estudo: os sistemas reprodução e a biologia da polinização. No ponto anterior estudaram-se os sistemas de reprodução; em seguida abordou alguns tópicos de biologia da polinização.

A **polinização** consiste na transferência de pólen entre uma antera e um estigma nas angiospérmicas, ou entre um saco polínico e a abertura micropilar nas gimnospérmicas. Não há reprodução sexual sem polinização. A formação de embriões não sexuais – **embriões apomíticos e adventícios** – por vezes também necessita do estímulo provido pela germinação estigmática do pólen ("[Reprodução assexuada](#)"). A polinização deficiente é a maior causa de insucesso reprodutivo nas plantas-com-flor. O papel chave deste processo na evolução da estrutura da flor e na

biologia da reprodução de plantas-com-semente permite que, em última instância, a flor seja interpretada como adaptação à polinização.

Modos de autopolinização

Recordo que se reconhecem dois tipos fundamentais de sistemas de cruzamento: autopolinização e polinização cruzada. A autopolinização ocorre em condições naturais de quatro modos (Lloyd & Schoen 1992): (i) cleistogamia; (ii) autogamia facilitada; (iii) autogamia autónoma; e (iv) geitonogamia.

Cleistogamia

Nas angiospérmicas com flores hermafroditas, a abertura das anteras (e a libertação do pólen) pode ocorrer antes (nas **flores cleistogâmicas**) ou depois da abertura das flores ao exterior (nas **flores casmogâmicas**). A ântese faz-se pela deflexão das pétalas e a concomitante exposição de anteras e estigmas ao exterior. As flores cleistogâmicas têm uma morfologia especializada na autopolinização – não fazem polinização cruzada; o nível de autopolinização nas flores casmogâmicas é variável. As flores cleistogâmicas são, geralmente, pequenas, pouco coloridas e sem odor nem néctar; permanecem fechadas ao exterior durante a polinização e as suas anteras situam-se na proximidade dos estigmas. A diferenciação de flores cleistogâmicas consome menos recursos do que a produção de flores casmogâmicas porque o custo do pólen e das estruturas para atrair polinizadores é muito menor. Embora, na maioria das plantas, o pólen represente uma pequena parte da biomassa de todo o aparelho reprodutivo, é mais concentrado em nutrientes (*e.g.*, N e P) do que o perianto ou as sementes (Ashman 1994).

Foram identificadas pelo menos 693 espécies com flores cleistogâmicas, distribuídas por 50 famílias (Culley & Klooster 2007). As espécies ditas cleistogâmicas têm, num mesmo indivíduo, flores cleistogâmicas e flores casmogâmicas; na **cleistogamia obrigatória** todas as flores são cleistogâmicas (Culley & Klooster 2007). A vulgaríssima *Portulaca oleracea* (*Portulacaceae*) «beldroega» é um caso excepcional, com linhagens de flores cleistogâmicas e outras de flores casmogâmicas (Figura 227-A). O trigo-mole, o trevo-subterrâneo e o amendoim são plantas cleistogâmicas obrigatórias. Nas gramíneas casmogâmicas, as lodículas separam as glumelas na ântese; nas espécies cleistogâmicas a morfologia das lodículas inviabiliza esta função. A cleistogamia obrigatória característica do trevo-subterrâneo implica que as suas populações naturais sejam constituídas por linhas puras (Katznelson 1974) e que as características genéticas das cultivares comerciais se mantêm após a sementeira. Pela mesma razão, a probabilidade de ocorrerem trocas genéticas entre as populações indígenas e as cultivares melhoradas é diminuto.

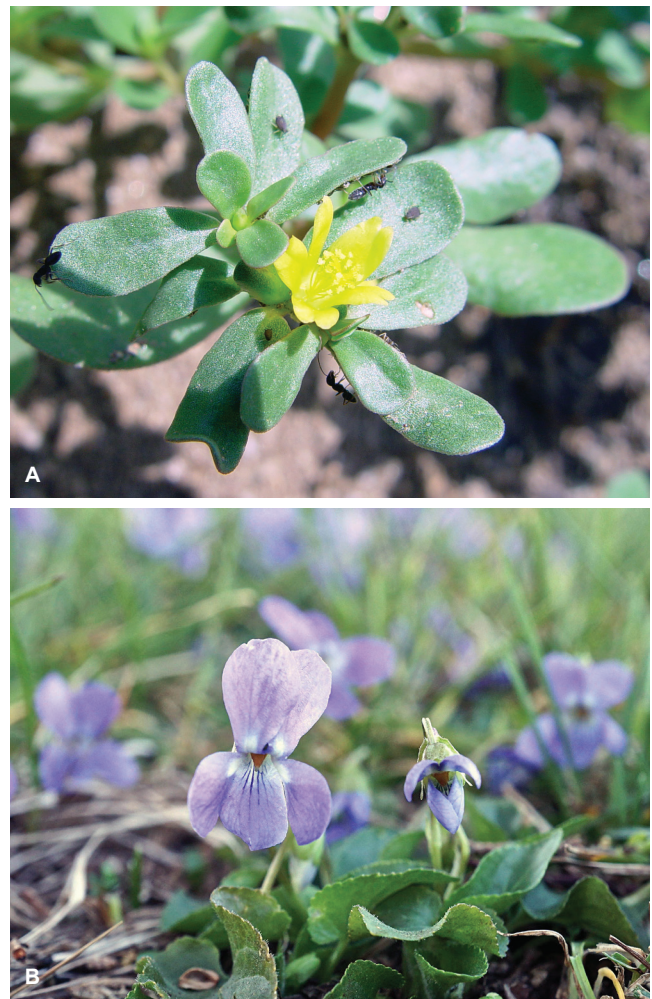


Figura 227. Cleistogamia. Duas espécies com flores cleistogâmicas: **A)** *Portulaca oleracea* (*Portulacaceae*) «beldroega», **B)** *Viola suaveis* (*Violaceae*); *n.b.*, flor casmogâmica à esquerda, e cleistogâmica à direita. [Fotos do autor].

Algumas espécies produzem flores cleistogâmicas e casmogâmicas em diferentes fases do seu desenvolvimento. Em muitas violetas (*Viola*, *Violaceae*), as primeiras flores são grandes, alogâmicas e polinizadas por insetos; um pouco mais tarde surgem umas flores mais pequenas, cleistogâmicas (Figura 227-B). A polinização cruzada é um risco quando a primavera ainda está a começar e os polinizadores escasseiam (as *Viola* são das primeiras plantas a florir na região Holártica). As flores cleistogâmicas são um investimento reprodutivo seguro mas de má qualidade.

Autogamia facilitada

Em muitas plantas-com-flor, o movimento dos polinizadores durante o trabalho de colheita de néctar e pólen facilita a transferência do pólen antera-estigma no interior da flor. A extensão da autogamia mediada pelo movimento dos insetos polinizadores depende da ocorrência de mecanismos de autoincompatibilidade, e da sobreposição temporal e espacial de estigmas receptivos e anteras maduras. Constatou-se ainda que a incidência da autogamia facilitada é maior nas flores visitadas por comunidades diversas de polinizadores do que nas flores

com relações mutualistas especializadas. Vejamos um importantíssimo exemplo: a flor zigomórfica.

A hipótese que melhor explica a evolução recorrente da zigomorfia a partir de flores actinomórficas propõe que a bilateralidade seleciona a comunidade de polinizadores, e restringe o movimento dos polinizadores no interior flor e o seu contacto com as fontes de pólen (Citerne *et al.* 2010). As flores zigomórficas são visitadas por um leque restrito de polinizadores, direcionam o seu movimento e colocam o pólen em locais precisos do corpo dos insetos, de acesso difícil quando os insetos se limpam. Quando comparadas com as flores actinomórficas, as flores zigomórficas capturam mais pólen coespecífico, enfrentam menores riscos de autogamia facilitada e de oclusão do estigma. Simultaneamente, o arrastamento do pólen aumenta (*v.i.*), e cresce a probabilidade de polinização cruzada. Nas flores zigomórficas há mais e melhor pólen para fecundar os primórdios seminiais, com todas as vantagens que daí advêm. Como explico no Vol. II, a zigomorfia acelerou as taxas de especiação e de diversificação das angiospérmicas (Sargent 2004). Interações planta-inseto aparentemente tão simples explicam o tremendo sucesso da zigomorfia nas plantas-com-flor e, em parte, o próprio sucesso das angiospérmicas no âmbito das plantas-com-semente. A evolução recorrente da simpetalia provavelmente envolveu mecanismos evolutivos similares

Autogamia autónoma

Entende-se por **autopolinização autónoma** a autopolinização espontânea causada pela proximidade espacial de anteras deiscentes e estigmas receptivos. Difere da autogamia facilitada por não envolver vetores. Quando ocorre antes da ântese – por exemplo em condições climáticas desfavoráveis à abertura das flores (*e.g.*, tempo frio com tempo inublado) – a autogamia autónoma assemelha-se à cleistogamia. Não esquecer que as flores cleistogâmicas se distinguem por possuírem adaptações particulares. A autogamia autónoma incrementa o sucesso reprodutivo quando, por alguma razão, a polinização-cruzada falha. Em algumas plantas movem-se partes da flor no final da ântese para facilitar a autopolinização. Por exemplo, a queda das corolas com estames epipétalos proporciona o contacto entre anteras e estigmas em algumas espécies (Hagerup cit. Lloyd & Schoen 1992). A explicação da abundância da epipetalia na natureza talvez passe por aqui.

Geitonogamia

A geitonogamia tem as propriedades ecológicas da polinização cruzada (*e.g.*, intervenção de polinizadores animais e a exposição aos mesmos condicionalismos meteorológicos da alogamia) e as características genéticas da autogamia (*e.g.*, risco de depressão endogâmica) (Lloyd & Schoen 1992). A ântese simultânea, total ou parcial, das flores de um indivíduo é um pressuposto da



Figura 228. Constância floral e arrastamento do pólen. Abelha a polinizar *Erica australis* (Ericaceae). A abelha é um polinizador particularmente eficiente porque além de demonstrar uma elevada constância floral, tem uma morfologia que promove o arrastamento do pólen (*e.g.*, abundantes pelos dispersos pelo corpo). [Cortesia de Luís Miguel Moreira].

geitonogamia. A separação espacial de estigmas e estames (hercogamia, *v.i.*) não influi na geitonogamia. A probabilidade da geitonogamia é maior nas plantas isoladas distantes de outras plantas em flor, ou nas plantas que combinam, de diferentes formas, muitas flores grandes e vistosas, ricas em néctar. Aprofundemos um pouco mais. Quando as distâncias entre plantas são grandes, os custos energéticos das deslocações aumentam e as abelhas ficam retidas nas poucas flores que têm à sua disposição (Waser 1986). As flores grandes e vistosas focam a atenção dos polinizadores porque estas características são frequentemente tomadas pelos polinizadores como um indicador da dimensão das recompensas (Delph 1996). A preferência por flores grandes poderá também estar relacionada com a fraca resolução dos olhos compostos dos insetos (Chittka & Raine 2006). Foi também provado que (i) o tempo de permanência de um polinizador numa flor é proporcional à quantidade de recompensa em néctar e (ii) que quanto maior a recompensa menor a distância percorrida e menor a probabilidade mudar de planta (Kadmon & Shmida 1992). Para as plantas é vantajoso atrair polinizadores, mas quanto maior a atratividade das flores maior o risco de geitonogamia. Este *trade-off* evolutivo teve um enorme impacto na evolução da morfologia e da fisiologia da flor.

A geitonogamia é, provavelmente, o modo de autopolinização mais comum na natureza (Lloyd & Schoen 1992). Nas plantas autocompatíveis, a geitonogamia seria ainda mais comum se os insetos polinizadores não partilhassem o hábito, ainda não explicado, de visitar uma pequena fração das flores disponíveis num indivíduo e em seguida mover-se para outra planta vizinha (Kadmon & Shmida 1992). Em condições naturais, a geitonogamia

é mitigada por outros dois mecanismos ao nível do polinizador: (i) o arrastamento do pólen e a (ii) constância floral.

Ainda que os polinizadores polinizem sequencialmente várias flores na mesma planta, o pólen proveniente de outros indivíduos antes visitados não se esgota imediatamente (Marshall & Ellstrand 1985). Designa-se este fenómeno por *pollen carryover*, traduzível em **arrastamento do pólen**. Por conseguinte, dentro de determinados limites, a permanência de um inseto nas flores de um dado indivíduo não impossibilita a polinização cruzada. Aliás, o arrastamento do pólen é uma pré-condição para a coevolução polinizadores-plantas polinizadas e para a evolução de sistemas de promoção da alogamia.

Por causas que adiante se explicam ("**Polinização**"), os casos extremos de dependência entre planta-polinizador são raros na natureza; a maior parte das plantas são visitadas por comunidades de polinizadores mais ou menos generalistas. Constatou-se, no entanto, que muitos polinizadores, e em particular a abelha-doméstica (Figura 228), mostram uma elevada **constância floral** (*floral constancy*)^{[105][106]}, *i.e.*, têm tendência a visitar flores da mesma espécie ao longo de uma jornada de colheita de néctar e pólen rejeitando, eventualmente, flores mais ricas em recompensas (Waser 1986). Consequentemente, o pólen coespecífico, arrastado de flor em flor, e entre plantas da mesma espécie, não se dilui com o pólen proveniente de outras espécies. E, atenção, muito importante, os riscos de **oclusão do estigma** com pólen de outras espécies é também menor (o pólen de outras espécies pode ser tanto que não há espaço para a germinação do pólen coespecífico). Portanto, as abelhas das colmeias introduzidas para polinizar cebolas híbridas ou pomares de amendoeiras, por exemplo, não se distraem com ervas daninhas nem com os arbustos das sebes. Estão publicadas várias teorias para explicar a constância floral. Os autores da **hipótese do investimento em aprendizagem** (*learning investment hypothesis*) defendem que a mudança de espécie exige um período de aprendizagem por parte do polinizador, com assinaláveis perdas de eficiência. Os custos energéticos da mudança de espécie serão, por sua vez, agravados por limitações cognitivas dos polinizadores (a memória de experiências passadas com outras flores é limitada nos insetos) (Chittka *et al.* 1999). A tendência para mudar de planta, o arrastamento do pólen e a constância floral, entre outros mecanismos, ajudam a explicar por que razão tantas espécies investem em flores muito atrativas ou em inflorescências densas com muitas flores, e/ou produzem grandes quantidades de néctar (Robertson 1992). As vantagens de cativar polinizadores sobrepõem-se aos riscos de geitonogamia ou de oclusão do estigma.



Figura 229. Hercogamia e dicogamia. (A) Anteras dorsifixas extrorsas mais compridas que o pistilo em *Lilium martagon* (Liliaceae). **(B)** Espigas de *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), uma espécie protogínica. [Fotos do autor].

Teoricamente, os riscos de geitonogamia são maiores nas plantas de grande dimensão (*e.g.*, em árvores). Foi demonstrado em amendoal que as trocas de pólen mediadas pelas abelhas ocorrem, maioritariamente, entre flores da mesma árvore ou entre árvores adjacentes pertencentes à mesma cultivar (Jackson 1996). Consequentemente, nos pomares de fruteiras autoincompatíveis (*v.i.*) é preciso o maior cuidado na proporção entre cultivares base (dirigidas à produção de fruto) e cultivares polinizadoras, e na sua disposição espacial. A proporção de árvores polinizadoras, e a proximidade destas à cultivar base, tem de ser bem maior nas plantas entomófilas do que nas árvores autoincompatíveis polinizadas pelo vento, como a nogueira. O elevado risco de geitonogamia nas árvores explica a elevada frequência de árvores monoicas e dioicas (em relação às plantas de menor porte) em muitas regiões do globo.

Polinização cruzada

Em condições naturais, os estigmas das flores não especializadas são polvilhados com uma mistura hetero-

[105] Atenção: não confundir constância floral com a preferência de determinadas espécies de polinizadores por determinados tipos de flores.

[106] A designação **fidelidade floral** é às vezes usada com o mesmo significado.

génea de pólen de diferentes proveniências, na qual geralmente preponderam pólenes coespecíficos. Pese embora a ação dos mecanismos explicados no ponto anterior, nestas plantas, cativar os polinizadores com uma profusão de flores e gordas compensa garante o abastecimento em pólen mas incrementa a probabilidade de autopolinização. Consequentemente, a seleção trabalhou, em muitos grupos de plantas, **mecanismos de promoção da alogamia** de modo a elevar a incidência da polinização cruzada.

De acordo com o que ficou dito nos pontos anteriores, a autopolinização é facilitada pela hermafroditia, actinomorfa, flores/inflorescências muito atrativas, cleistogamia, ausência de estruturas que isolem os estigmas das anteras, proximidade entre as anteras e o pistilo, deiscência introrsa, maturação simultânea dos órgãos sexuais ♀ e ♂, e ausência de mecanismos de incompatibilidade. A promoção da alogamia nas angiospérmicas envolve, em diferentes combinações, diversos mecanismos classificáveis do seguinte modo: a (i) expressão sexual, a (ii) zigomorfa, os (iii) mecanismos espaciais (hercogamia), (iv) mecanismos temporais, os (v) sistemas de autoincompatibilidade e os (vi) sistemas de polinização. A expressão sexual e a zigomorfa foram estudadas anteriormente; os sistemas de polinização são abordados um pouco mais à frente ("[Vetores e sistemas de polinização](#)"). Segue-se uma curta análise dos quatro mecanismos restantes.

Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia

A **hercogamia**^[107] consiste na separação espacial de estigmas e estames. Vários mecanismos promovem esta separação, por exemplo, (i) a presença de estruturas físicas especiais (*e.g.*, hipanto nas rosáceas ou rostelo nas flores das *Orchidaceae* «orquídeas»), (ii) estames e pistilos de diferente tamanho ou (iii) anteras deiscentes para o exterior (anteras extrorsas); *e.g.*, *Lilium* (*Liliaceae*) «lírios e açucenas» (Figura 229-A).

Os mecanismos temporais de promoção da alogamia atuam separando, agora no tempo, a deiscência das anteras dos estigmas receptivos. Na bibliografia reconhecem-se dois tipos principais destes mecanismos: (i) alteração ontogénica de sexo, e a (ii) dicogamia. A **alteração ontogénica de sexo** consiste na produção de flores unisexuais de sexo distinto ao longo do ciclo fenológico; *e.g.*, iniciação do ciclo fenológico com flores ♂, mais tarde substituídas por flores ♀ (*e.g.*, muitas cucurbitáceas). O termo **dicogamia** refere-se ao desfazimento temporal na maturação dos órgãos sexuais ♀ e ♂ em flores hermafroditas. Na Natureza correm dois tipos de dicogamia:

- **Protandria** – ântese anterior à maturação dos estigmas; *e.g.*, *Asteraceae* e a maioria das *Lamiaceae*;

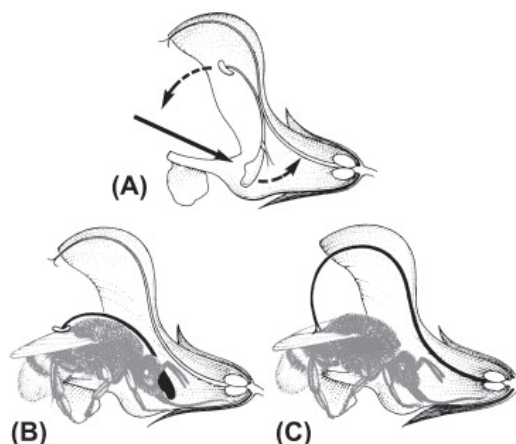


Figura 230. Transferência do pólen em *Salvia pratensis* (*Lamiaceae*). Representação da secção longitudinal da flor. **A)** Sistema de alavanca dos estames. **B)** Estames de uma flor jovem pressionados por um polinizador; o inseto liba néctar na base do tubo da corola ao mesmo tempo que é carregado com pólen no dorso. **C)** Flor mais velha funcionalmente feminina (estames não representados da figura). [Meeuse & Morris *cit.* Claßen-Bockhoff *et al.* 2004].

- **Protoginia** – estigmas receptivos antes da ântese; *e.g.*, *Plantago* (*Plantaginaceae*) (Figura 229-B).

A protandria é mais frequente do que a protoginia. Para a dicogamia ser eficaz é necessário que todas as flores de uma mesma planta libertem pólen em simultâneo, ou quase.

Nas labiadas evoluíram vários sistemas mecânicos muito elaborados de polinização (Figura 233-E, Figura 230). Por exemplo, no género *Salvia* (*Lamiaceae*) «salvia» – uma espécie melitófila – os estames desenham um pequena alavanca apoiada num fulcro (Figura 157-C)). A pressão realizada pelos apídeos polinizadores na base dos estames das flores jovens movimenta a alavanca, e obriga as anteras a roçarem e a depositarem pólen no dorso do inseto, uma região do corpo de difícil limpeza. Nas flores mais velhas, os estames deixam de reagir à pressão e o estilete encurva-se; os insetos que aterrem no lábio inferior em busca de néctar, impelem o movimento do estilete que roçará no seu dorso (Claßen-Bockhoff *et al.* 2004). As flores das *Salvia* são protândras, *i.e.*, as flores mais jovens são funcionalmente ♂ e as mais velhas funcionalmente ♀.

Sistemas de autoincompatibilidade

Nas plantas com **sistemas de autoincompatibilidade** (*plant self-incompatibility systems*) os pistilos são capazes de distinguir o seu próprio pólen do de outros indivíduos não aparentados. Os indivíduos portadores de combinações genéticas incompatíveis não produzem sementes, ou esta produção é escassa e de fraca qualidade, porque a germinação estigmática do pólen, o crescimento do tubo polínico, a fertilização dos primórdios seminais ou o desenvolvimento do embrião são neutralizados pela planta

[107] Num sentido clássico a hercogamia refere-se à presença de dispositivos especiais que impedem a autopolinização.

Quadro 43. Exemplos de autoincompatibilidade gametofítica e esporofítica.

Tipo	Exemplos
Autoincompatibilidade gametofítica	Plantaadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S2 → grãos de pólen S1 ou S2 → todos os tubos polínicos bloqueados → não ocorre formação de semente.
	Plantaadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S3S4 → grãos de pólen S1 ou S2 → S1 bloqueado, S2 formação de tubo polínico → descendência S2S1 e S2S3.
	Plantaadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S3S4 → grãos de pólen S1 ou S2 → todos os tubos polínicos potencialmente viáveis → descendência S1S3, S1S4, S2S3 e S2S4.
Autoincompatibilidade esporofítica	Plantaadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S2 → grãos de pólen S1 ou S2 mas com expressão simultânea dos dois alelos → tubos polínicos bloqueados → não ocorre formação de semente.
	Plantaadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S3 → grãos de pólen S1 ou S2 mas com expressão simultânea dos dois alelos → tubos polínicos bloqueados → não ocorre formação de semente.
	Plantaadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S3S4 → grãos de pólen S3 ou S4 mas com expressão simultânea dos dois alelos → todos os tubos polínicos potencialmente viáveis → descendência S1S3, S1S4, S2S3 e S2S4.

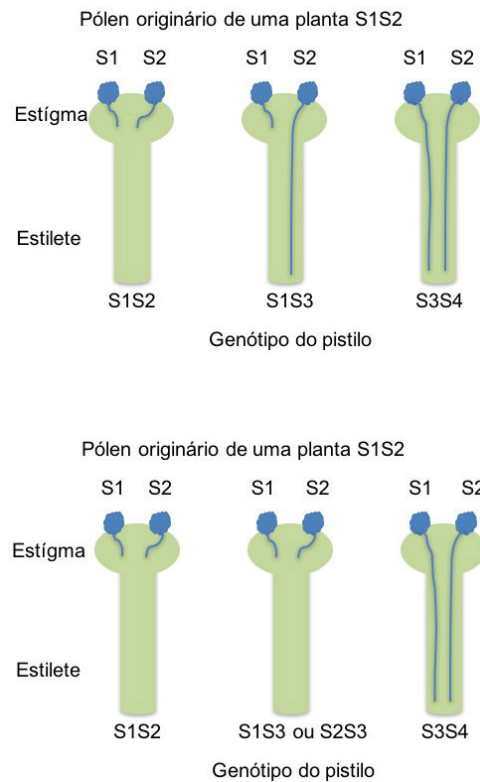


Figura 232. Sistemas de autoincompatibilidade. A) Autoincompatibilidade gametofítica. B) Autoincompatibilidade esporofítica. [Original inspirado em diversas fontes].

recetora. As plantas hermafroditas **autoincompatíveis** dizem-se também **autoestéreis**; as plantas autogâmicas e geitonogâmicas são, necessariamente, **autocompatíveis** (= **autoférteis**).

Os **sistemas de autoincompatibilidade** repartem-se por dois grandes tipos (Kao & Tsukamoto 2004):

(i) **Sistemas de autoincompatibilidade heteromórfica** – aliam um mecanismo fisiológico a um mecanismo morfológico de prevenção da autopolinização;

(ii) **Sistemas de autoincompatibilidade homomórfica** – o mecanismo fisiológico de autoincompatibilidade não tem uma expressão morfológica.

A **heterostilia** é de longe o mecanismo morfológico com mais frequência associado à autoincompatibilidade heteromórfica; e quase todas as plantas heterostílicas são autoincompatíveis. Nas populações das espécies heterostílicas coabitam dois (**distília**) ou três (**tristília**) tipos morfológicos de flor, que condicionam as trocas de gâmetas entre indivíduos. Nas plantas distílicas coexistem indivíduos com flores de estames longos e pistilo curto, e indivíduos com flores de estames curtos e pistilos longos (Figura 231). As polinizações compatíveis verificam-se apenas entre indivíduos com anteras e estigmas do mesmo comprimento. A distília ocorre, por exemplo, em *Primula* (*Primulaceae*), *Lithodora* (*Boraginaceae*) «primaveras» e *Linum usitatissimum* (*Linaceae*) «linho». A tristília, não discutida neste texto, observa-se em *Lythrum*



Figura 231. Distília em *Primula acaulis* (*Primulaceae*). [Foto do autor].

salicaria (*Lythraceae*) «salgueirinha» e *Oxalis* sp.pl. (*Oxalidaceae*), entre outras espécies.

Nas angiospérmicas são muito frequentes dois sistemas de autoincompatibilidade homomórfica, regulados por um único *locus* (*locus S*) polimórfico (alelos S1, S2, S3, etc.) (Quadro 43, Figura 232)^[108]. Na **autoincompatibilidade gametofítica** apenas um dos alelos da planta mãe dos gâmetas masculinos é expresso no pólen. Para haver produção de sementes é preciso que o alelo presente no grão de pólen esteja ausente da planta que o

[108] As gramíneas apresentam um sistemas de autoincompatibilidade gametofítica com dois *loci* (Baumann *et al.* 2000).

Quadro 44. Sistemas de polinização	
Tipo	Descrição
Tipos maiores	
Polinização anemófila	Polinização pelo vento.
Polinização hidrófila	Água como vetor de polinização.
Polinização zoófila	Polinização por animais
Tipos de polinização biótica ou zoófila	
Polinização entomófila	Polinização por insetos.
Polinização ornitófila	Polinização por aves.
Polinização quiropterófila	Polinização por morcegos.
Polinização malacófila	Polinização por caracóis.

acolhe. Este tipo de incompatibilidade é frequente nas famílias *Fabaceae*, *Papaveraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae* e *Solanaceae*. Na **autoincompatibilidade esporofítica** a produção de sementes é barrada quando qualquer um dos genes presentes no dador de pólen está presente na planta polinizada. Embora o gametófito ♂ seja haploide, neste sistema ambos os alelos (caso a planta seja heterozigótica) do esporófito que cede o pólen estão expressos no pólen. A autoincompatibilidade esporofítica é frequente nas *Asteraceae*, *Betulaceae*, *Brassicaceae* e *Convolvulaceae*.

Os sistemas de autoincompatibilidade são exclusivos das angiospérmicas – *n.b.* que a seleção dos tubos polínicos é realizada por um tecido esporofítico (2n) feminino, constituído pelos tecidos do estigma e do estilete, ausente nas gimnospérmicas. Foi sugerido que além da proteção dos primórdios seminiais, a evolução de carpelos fechados é uma consequência das vantagens seletivas atribuídas pelos sistemas de autoincompatibilidade, enquanto mecanismo de promoção da polinização cruzada (Zavada & Taylor 1986). Foi também sugerido que a dicogamia ou os sistemas de autoincompatibilidade foram um pré-requisito para a evolução de estróbilos bissexuais, dos quais a flor é o melhor exemplo (Batman *et al.* 2011), e que os sistemas de autoincompatibilidade contribuíram para a radiação das angiospérmicas no Cretácico (Zavada & Taylor 1986).

Os sistemas autoincompatibilidade têm grande importância prática agrícola, sobretudo em arboricultura. Os pomares comerciais concentram o mesmo clone (genótipo) em vastas áreas por razões económicas; *e.g.*, diminuição dos custos de colheita e processamento, e dos tratamentos fitossanitários. Para aumentar a produtividade e a qualidade dos frutos usam-se **cultivares polinizadoras**, compatíveis e de floração coincidente com o clone comercial (**cultivar base**); *e.g.*, em macieira, pereira e amendoeira.

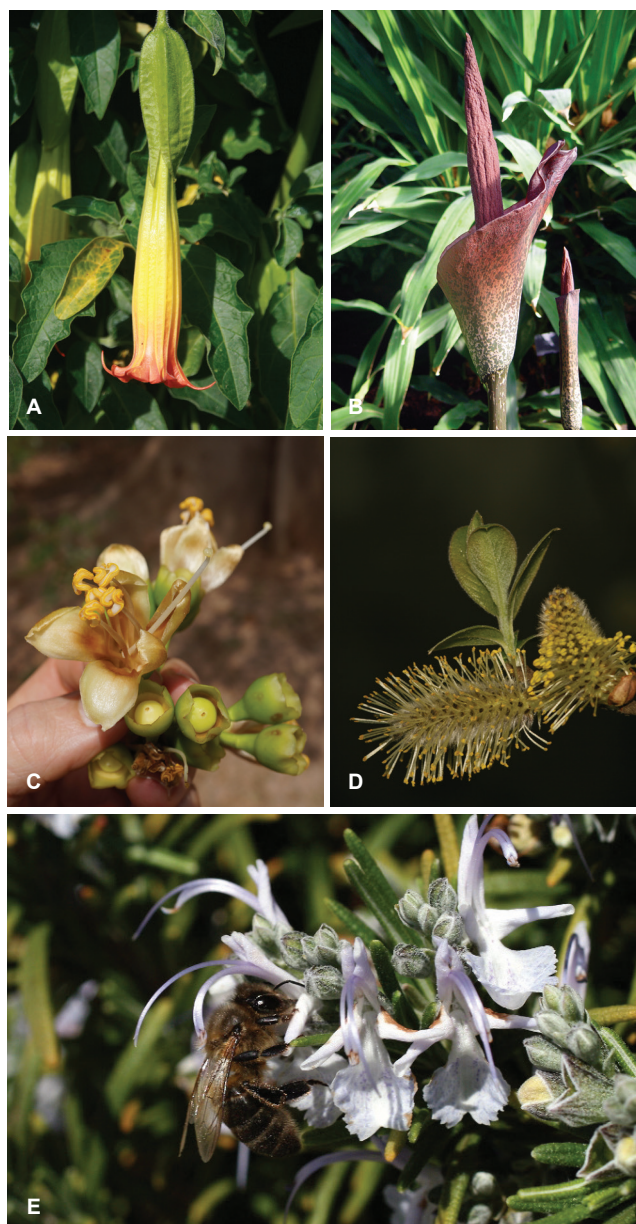


Figura 233. Sistema de polinização. A) A *Brugmansia sanguinea* (*Solanaceae*) é polinizada por beija-flores (ornitófila), porém a maior parte das espécies do género serve-se de borboletas noturnas (falaenofilia), libertando um forte odor ao entardecer. B) Miofilia em *Amorphophallus rivieri* (= *A. konjac*) (*Araceae*); a inflorescência desta aráceo proveniente do E da Ásia liberta um odor desagradável que atrai moscas polinizadoras; o género *Amorphophallus* inclui a planta com a maior inflorescência não ramificada do mundo, o *A. titanum*. C) Flores quiropterófilas de *Ceiba pentandra* (*Malvaceae*, *Bombacoideae*). D) Inflorescência ♂ de *Salix atrocinerea* (*Salicaceae*), uma planta anemófila. E) *Rosmarinus officinalis* (*Lamiaceae*) «alecrim» é polinizado por abelhas e insectos afins (melitofilia); a flor da imagem é funcionalmente ♂. [Fotos do autor].

Xenia e metaxenia

Foi demonstrado que a polinização cruzada pode aumentar a produção e a qualidade de frutos e sementes em plantas autocompatíveis, cultivadas ou não domesticadas. O efeito da origem do pólen nas características de frutos e semente divide-se em dois tipos: xenia e metaxenia (Denney & Martin 1990). A **xenia** refere-se ao efeito do pólen nas propriedades do embrião e do endosperma, *i.e.*, nas partes do diásporo produzidos a partir de uma singamia. A **metaxenia** compreende os efeitos do pólen no fruto ou nas partes de origem maternal da semente

(tegumento e perisperma). Por exemplo, foi provado que a qualidade do pólen afeta a cor dos citrinos, castanhas, uvas, maçãs, dióspiros e pêras, o teor em açúcares e o diâmetro de maçãs e pêssegos, e as datas da maturação do algodoeiro, pistáchio (Denney 1992). Embora o pessegueiro seja uma planta autogâmica, só é possível obter boas produções promovendo a polinização cruzada com a cooperação de abelhas polinizadoras. As cultivares autocompatíveis de amendoeira também beneficiam da presença de abelhas (Torre Grossa *et al.* 1994). Nestas espécies a alogamia aumenta o vingamento (retenção dos frutos após a fecundação).

Vetores e sistemas de polinização

Depois de maturados, os grãos de pólen disseminam-se em tétradas^[109], aglomerados em número variável (*e.g.*, polinídias das orquidáceas) ou isoladamente (condição mais frequente). Nas flores autogâmicas, o pólen acede ao estigma por gravidade (condição mais frequente), pelo contacto direto das anteras com os estigmas ou é transportado no interior da flor pelo vento ou por vetores animais (autogamia facilitada). A polinização cruzada depende da ação de **vetores polínicos** (= **agentes polínicos**)^[110]. O conceito de **sistema de polinização** (= **mecanismo de polinização**, *pollination systems*) expressa a estratégia de polinização evolutivamente adquirida pela planta polinizada. Os sistemas de polinização são classificados em função do vetor polínico (Quadro 44, Figura 233).

Polinização biótica

87,5% das espécies de angiospérmicas são polinizadas por animais – **polinização biótica** (= polinização zoófila, *biotic pollination*). A proporção de espécies polinizadas por animais aumenta de *ca.* de 78% nas regiões de clima temperado para 94% nos trópicos (Olerton *et al.* 2011). A razão do declínio da polinização abiótica (sobretudo pelo vento) nas regiões tropicais não é conhecida. Nas regiões tropicais são também mais frequentes plantas com tipos especializados de polinização; *e.g.*, plantas polinizadas por um único tipo funcional de polinizador, como sejam as aves ou de esfingídeos (borboletas da família *Sphingidae*) (Olerton *et al.* 2011).

A polinização biótica envolve, geralmente, uma relação mutualista, *i.e.*, uma interação biológica com vantagens recíprocas: o vetor animal recebe uma recompensa alimentar em troca do serviço polinização. As recompensas alimentares repartem-se por três tipos:

- Néctar – o néctar é essencialmente uma fonte de energia para os polinizadores; a concentração em açúcar do néctar está correlacionada com o tipo de

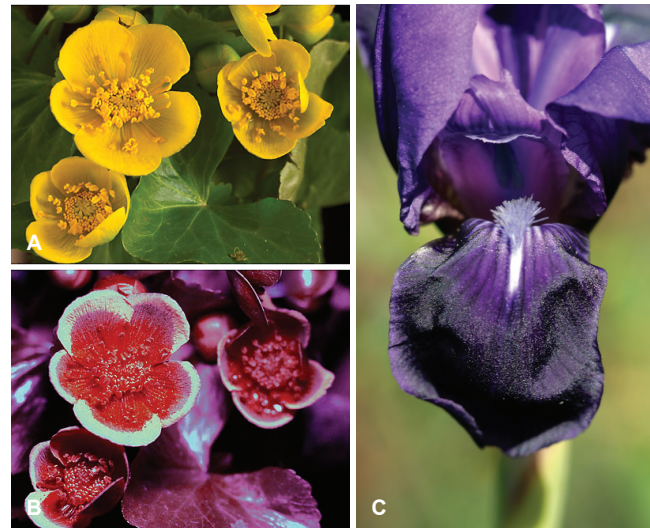


Figura 234. Guias nectaríferas. *Caltha palustris* (Ranunculaceae), fotografia no espectro visível (A) e ultravioleta (B) (http://www.naturfotograf.com/UV_CALT_PAL.html); n.b. marcas ultra. C) No *Iris subbiflora* (Iridaceae), um endemismo calcícola lusitano, os insectos aterram numa das três tépalas externas, para não escorregarem apoiam-se nos pêlos e seguem as guias nectaríferas que apontam o centro da flor.

polinizador;

- Pólen – o pólen fornece proteínas; algumas espécies produzem dois tipos de pólen, um tipo viável e um segundo tipo estéril mais agradável para os polinizadores;
- Peças da flor – o consumo de peças da flor está associado a relações mutualistas pouco evoluídas (*e.g.*, polinização cantarófila de muitas magnoliídeas); os estames são as peças mais consumidas.

As plantas dependentes de sistemas de polinização biótica servem-se de sinais visuais, olfativos ou tácteis para publicitar a sua presença junto da comunidade de vetores animais. Os **sinais visuais** expressam-se no perianto (*e.g.*, pétalas coloridas das *Liliaceae*, pétalas com marcas e pêlos nos *Iris* e **guias ultravioletas** em *Caltha* [Ranunculaceae], Figura 234), estames (*e.g.*, estames coloridos das *Myrtaceae* e *Mimosoideae* e estaminódios de *Zingiberaceae* e *Cannaceae*) ou na inflorescência (*e.g.*, inflorescências comosas de *Lavandula* [Lamiaceae] «rosmaninhos» (Figura 126-B). Os osmóforos, normalmente sediados no perianto (*e.g.*, na coroa dos *Narcissus*), libertam substâncias voláteis – **sinais olfativos** – de composição química variável consoante as espécies polinizadoras; *e.g.*, odores doces para atrair abelhas, ou semelhantes a proteínas em decomposição (odor a carne podre) para atrair moscas. Os **sinais tácteis** envolvem, por exemplo, linhas de pelos ou papilas. As chamadas **guias nectaríferas** são sinais periânticos, visuais e/ou tácteis, que fazem uma sinalização de proximidade da localização das recompensas em néctar e, desse modo, encaminham os insetos na sua direção (Figura 234-C).

A presença desta elaborada e energeticamente cara sinalização pressupõe que (i) os polinizadores são capazes de a ler, interpretar e memorizar, e que (ii) geralmente

[109] Grupos coesos com 4 grãos de pólen, descendentes do mesmo microsporócio.

[110] Polínicos ou de polinização.

Quadro 45. Síndromes de polinização (fontes bibliográficas diversas).

Sistema de polinização	Morfologia da flor (síndrome de polinização)	Pólen, odor e néctar	Exemplos
Anemofilia – polinização pelo vento	Flores numerosas, pequenas, nuas, frequentemente unissexuais e com poucos primórdios seminais (uniovuladas em muitas espécies); estames com filetes longos; estigmas de grande superfície.	Pólen produzido em grande quantidade; grãos de pólen pequenos, leves e isolados. Flores sem odor nem néctar.	<i>Quercus</i> , <i>Salix</i> «salgueiros», <i>Betula</i> «bidoeiros».
Hidrofilia – polinização pela água	Flores pequenas e inconspícuas (submersas ou flutuantes); estigmas de grande superfície, por vezes flutuantes.	Produção de muito pólen; grãos de pólen pequenos, por vezes flutuantes. Flores sem odor nem néctar.	Em <i>Vallisneria</i> (<i>Hydrocharitaceae</i>) o pólen navega na superfície da água; em <i>Zostera</i> (<i>Zosteraceae</i>) e em outras plantas marinhas flutua no interior na massa de água.
Ornitofilia – polinização por aves	Flores de cores vivas, geralmente vermelhas, actinomorfas, tubulosas e com pétalas distalmente recurvadas; ovário frequentemente lenhoso. Ântese diurna.	Sem odor ou pouco odoríferas. Néctar produzido em maior quantidade do que nas flores entomófilas.	<i>Fuchsia</i> (<i>Onagraceae</i>) «fúchsias», <i>Aloe</i> (<i>Asphodelaceae</i>) «aloés», <i>Strelitzia</i> (<i>Strelitziaceae</i>) «estrelícias».
Quiropterofilia – polinização por morcegos.	Flores de cores mortas (brancas, acastanhadas, etc.), robustas, longamente pedunculadas, grandes, acampanuladas e estames e estigmas exertos ou então flores pequenas e agrupadas em inflorescências densas. Ântese noturna.	Odor desagradável (e.g., cheiro a ranço). Néctar abundante.	<i>Musa</i> sp.pl. (<i>Musaceae</i>) «bananeiras», <i>Adansonia digitata</i> (<i>Malvaceae</i> , <i>Bombacoideae</i>) «embondeiro» e <i>Kigelia africana</i> (<i>Bignoniaceae</i>) «arvore-salsicha»
Entomofilia – polinização por insectos.	Perianto bem diferenciado e colorido, por vezes simulando formas ♀ (e.g., labelo das <i>Orchidaceae</i>). Localização das recompensas de modo a obrigar ao contacto entre inseto e estames e/ou estigma, e.g. nectários quase ocultos no fundo da flor.	Produção de pouco pólen; grãos de pólen grandes, frequentemente pegajosos, ornamentados e aglomerados em massas. Odor mais ou menos intenso, variável com o grupo de insectos polinizadores. O néctar é a recompensa mais importante.	Vd. quadro seguinte.

Quadro 46. Síndromes de polinização entomófila (fontes bibliográficas diversas).

Tipos	Características do insecto-vetor	Característica da flor (síndrome de polinização)	Exemplos
Melitofilia – polinização por abelhas (<i>Apis mellifera</i>) e espécies afins (e.g., abelhas solitárias, abelhões [gén. <i>Bombus</i>])	As abelhas não vêem o vermelho, em contrapartida vêem o ultravioleta (UV). Armadura bucal de média dimensão capaz de lidar com alimentos sólidos e líquidos. Geralmente visitam repetidamente a mesma espécie de planta.	Flores de cores vivas, frequentemente amarelas ou azuis, se vermelhas então com cor UV; flores grandes ou pequenas e então agrupadas em inflorescências densas; flores mecanicamente fortes, de tubo da corola ou garganta (nas flores dialipétalas) curtos, zigomórficas ou actinomorfas, regra geral com uma plataforma de apoio aos insectos (e.g., um lábio); presença de guias nectaríferas UV na superfície das pétalas a indicar posição dos nectários. Odor adocicado e suave; néctar de fácil acesso; libertação do pólen estimulada pelas vibrações produzidas pelos insectos.	Numerosas <i>Lamiaceae</i> – e.g., <i>Salvia</i> «sálvias», <i>Rosmarinus officinalis</i> «alecrim», <i>Thymus</i> «tomilhos».
Psicofilia – polinização por borboletas diurnas	Insectos diurnos; boa visão e pouco olfato; vêem o vermelho. Armadura bucal longa e tubulosa, adaptada à aspiração de líquidos.	Flores frequentemente coloridas (azuis, amarelas ou vermelhas), actinomorfas e de tubo comprido e estreito, por vezes providas de esporões; flores frequentemente organizadas em inflorescências e/ou com uma plataforma de apoio aos insectos; sem guias nectaríferas. Odor pouco intenso embora agradável; néctar geralmente pouco abundante e de difícil acesso. Ântese diurna.	<i>Lavandula</i> «rosmaninhos» (<i>Lamiaceae</i>), <i>Lantana camara</i> (<i>Verbenaceae</i>), <i>Trifolium</i> «trevos» (<i>Fabaceae</i>), <i>Viola</i> «violeatas» (<i>Violaceae</i>).
Falaenofilia – polinização por borboletas noturnas	Insectos noturnos; bom sentido do olfato, por vezes com capacidade de voo imobilizado (fam. <i>Sphingidae</i>). Armadura bucal longa e tubulosa, adaptada à aspiração de líquidos.	Flores de cores pálidas, frequentemente tubulosas, horizontais ou pendentes, zigomórficas ou actinomorfas e de pétalas distalmente recurvadas para apoio dos insectos; sem guias nectaríferas. Frequentemente com odores fortes (pela tardinha ou noite); néctar geralmente pouco abundante e de difícil acesso; ântese noturna.	<i>Brugmansia</i> «brugmânsias» (<i>Solanaceae</i>), <i>Datura</i> (<i>Solanaceae</i>) «figueiras-do-inferno», <i>Oenothera</i> (<i>Onagraceae</i>).
Miofilia – polinização por moscas	Atraídos por carne em decomposição (sapromiofilia). Armadura bucal curta preparada para absorver líquidos ou sólidos previamente liquefeitos.	Flores frequentemente claras, amarelas, alaranjadas ou de cores mortas, com desenhos quadrículados e actinomorfas. Odor desagradável (a proteínas em decomposição); sem néctar. N.b. nem todos os grupos de moscas polinizadoras são atraídos por carne em decomposição, facto com reflexos na estrutura das flores polinizadas; e.g., as flores polinizadas por moscas da família <i>Syrphidae</i> apresentam síndromes de polinização semelhantes às flores polinizadas por abelhas.	Numerosas <i>Araceae</i> e <i>Apiaceae</i> .
Cantarofilia – polinização por coleópteros	Armadura bucal pouco especializada de tipo triturador. Polinizadores pouco especializados; alimentam-se indiscriminadamente de várias partes da flor.	Flores frequentemente esverdeadas ou de cores escuras; geralmente grandes, actinomorfas, com partes numerosas e carnudas (e.g., muitas pétalas e estames), não tubulosas, com os órgãos sexuais muito expostos. As pétalas e os estames atuam como recompensa e são consumidos pelos polinizadores. Produção de grandes quantidades de pólen; sem néctar; odor forte, por vezes a carne podre (coprofilia).	<i>Magnolia</i> «magnólias», <i>Nymphaeaceae</i> .

(mas nem sempre) esteja correlacionada com a presença de recompensas. A capacidade de distinguir corretamente as flores pela forma (incluindo simetria), cor ou odor é adaptativa; os indivíduos ou as colônias (no caso dos insetos sociais como as abelhas) mais eficientes a quantificar as recompensas das plantas têm mais recursos para a reprodução.

As interações entre as plantas-com-flor e os insetos polinizadores geram pressões seletivas recíprocas – inseto *vs.* planta e planta *vs.* inseto – porque a polinização é um passo essencial na reprodução das angiospérmicas, e o pólen e/ou o néctar são importantes na dieta alimentar dos insetos. Cerca de 65% das angiospérmicas atuais são entomófilas e mais de 20% das espécies de insetos dependem das flores para se alimentarem (Dietz 1982). A seleção natural favoreceu a emergência de adaptações e contra-adaptações, nas flores e nos insetos. Enquanto nas plantas evoluíram sistemas de atração, de recompensa de polinizadores e de redução do desperdício de pólen, os animais adquiriram morfologias – *e.g.*, pêlos nas patas e armaduras bocais singulares – e comportamentos especializados. A coevolução entre plantas polinizadas e insetos polinizadores originou uma estreita dependência entre plantas e animais polinizadores. Consequentemente, o atual declínio das populações de abelhas e outros polinizadores está a pôr em risco a sobrevivência de muitas espécies de plantas, sobretudo nas regiões tropicais. Os mecanismos da coevolução entre insetos polinizadores e as plantas-com-flor são retomados no Vol. II porque muito ficou aqui por contar.

Polinização abiótica

A **polinização abiótica** pelo vento e pela água desenrola-se de forma passiva. Das duas, a polinização anemófila é de longe mais comum. Famílias tão significativas como as poáceas, as ciperáceas, as juncáceas, as salicáceas e as fagáceas são total ou maioritariamente anemófilas. A zoofilia é mais frequente em número de espécies; a anemofilia ganha relevância se se tomar em consideração que as comunidades pratenses dominadas por gramíneas (inc. tundra) cobrem cerca de 40,5% da superfície emersa do globo (White *et al.* 2002).

A polinização anemófila é secundária nas angiospérmicas, *i.e.*, desenvolveu-se em linhagens primitivamente entomófilas, pelo menos 68 vezes (Linder 1998). Pelo contrário, é um carácter ancestral (plesiomorfia) nas gimnospérmicas. A migração para a polinização anemófila é óbvia em alguns grupos de plantas predominantemente entomófilos; *e.g.*, *Fraxinus* «freixos» nas *Oleaceae* ou *Sanguisorba* nas *Rosaceae*. Alguns clados anemófilos retornaram à entomofilia; *e.g.*, os ancestrais de *Castanea* (*Fagaceae*) «castanheiros» e de *Buxus* (*Buxaceae*) «buxos» eram polinizados pelo vento.

As plantas anemófilas têm de produzir grandes quantidades de pólen para assegurar a polinização. Mesmo

assim estão sujeitas a sérias contingências climáticas; *e.g.*, chuva, total ausência ou ventos excessivos. E a produção de grandes massas de pólen eventualmente compromete o investimento em primórdios seminais e sementes. Se os custos da produção de pólen são tão elevados por que razão existem tantas plantas anemófilas? *Com a ajuda dos sentidos e dos instintos dos insetos, o pólen seria transportado com incomparável maior segurança do que através o vento*, referia Darwin (1876). Para evoluir, a polinização pelo vento tem de conferir mais vantagens do que a polinização biótica. Julga-se que a anemofilia é vantajosa em habitats de vegetação esparsa com poucos riscos de chuva na altura da polinização, em particular nas regiões extratropicais (Culey *et al.* 2002). Numa floresta tropical densa, a anemofilia é de pouca valia. Os riscos de autopolinização são particularmente elevados nas plantas anemófilas autocompatíveis. Este facto explica por que razão a incidência da dioiccia e da dicogamia perfeita é tão elevada nas plantas anemófilas (Lloyd & Schoen 1992).

Síndromes de polinização

Entende-se por **síndrome de polinização** o conjunto de adaptações ao nível da flor resultantes de evolução convergente, partilhadas, em maior ou menor grau, pelas plantas com um mesmo vetor de polinização (Faegri & van der Pijl 1979). De forma muito resumida, descrevo no **Quadro 45** as adaptações florais mais frequentes aos vetores de polinização de maior relevância na natureza. No **Quadro 46** resumo as síndromes de polinização associadas aos tipos mais comuns de entomofilia. As abelhas e espécies afins são os polinizadores animais mais importantes na natureza.

Os vetores polínicos exercem uma grande pressão de seleção nas estruturas reprodutivas das plantas-com-flor. Se as plantas com o mesmo vetor de polinização, ainda que evolutivamente não aparentadas, tendem a possuir flores morfológicamente similares (por convergência evolutiva), então é possível inferir os polinizadores a partir da simples observação das flores. Esta hipótese foi testada e corroborada por Rosas-Guerrero *et al.* (2014). Os mesmos autores avançaram com três outras conclusões a reter: (i) a convergência evolutiva dos fenótipos das flores faz-se em relação aos polinizadores mais importantes; (ii) a previsibilidade dos polinizadores a partir das características da flor é maior nos casos de maior dependência polinizador/planta polinizada e nas plantas tropicais; (iii) muitas espécies possuem polinizadores secundários que, frequentemente, correspondem aos polinizadores ancestrais. O conceito de síndrome de polinização é, ainda assim, objeto de um acalorado debate científico (*vd.* Ollerton *et al.* 2015). Embora pedagógica e útil, a hipótese do síndrome de polinização envolve uma simplificação excessiva uma realidade bem mais complexa (Ollerton *et al.* 2009).

Coevolução plantas-com-flor – insetos polinizadores. Alguns exemplos

Reduzir o risco e evitar o desperdício

As plantas e os visitantes das flores vivem em permanente conflito. As plantas procuram reduzir a remoção de pólen e néctar mantendo o serviço de polinização cruzada; os polinizadores procuram maximizar o consumo de pólen e néctar (proteínas e energia), comprometendo o transporte de pólen entre flores. As flores correm o risco de serem visitadas por ladrões de pólen ou por maus polinizadores (e.g., espécies de baixa constância floral). O desencontro de interesses de plantas e polinizadores explica a evolução de mecanismos de redução de desperdício de pólen e de néctar que passam, por exemplo, (i) por esconder as anteras em locais da flor que passam despercebidos ou são inacessíveis aos visitantes, (ii) acumular néctar em locais que só os polinizadores conseguem aceder, (iii) pela abertura de anteras durante a visita de espécies adequadas, (iv) a colocação do pólen em locais inacessíveis do corpo dos polinizadores e (v) sistemas precisos de captura do pólen pelos estigmas. O controlo dos movimentos dos polinizadores nas flores através de flores zigomórficas tem um papel importante em muitas destas soluções ("*Geitonogamia*"). Vejamos alguns exemplos.

A *Strelitzia reginae* (*Strelitziaceae*) «estrelícia», uma planta ornamental rizomatosa sul-africana, muito apreciada nos jardins de regiões tropicais ou de invernos moderados, exhibe um mecanismo singular de polinização por aves. Nesta espécie, uma ou duas flores emergem de uma bráctea grande, rija e aguda, com forma de uma quilha (Figura 236). As três tépalas exteriores, cor-de-laranja, em forma de penacho, atraem os polinizadores. Uma das tépala interiores está reduzida a uma escama azulada. Esta escama esconde um neotário que recompensa, em néctar, as aves polinizadoras. Uma estrutura azul, semelhante a uma seta, constituída pela justaposição das duas tépalas interiores restantes, encerra no seu interior cinco estames férteis. Na extremidade da "seta" emerge um estilete filiforme. As aves apoiam-se nesta estrutura, pressionam-na com o seu peso contra a bráctea, e forçam a separação das tépalas e a extrusão dos estames e do estigma. Quando as aves se alimentam de néctar, os estames roçam e depositam pólen nas suas patas. Durante o ato, o estigma toca nas patas das aves podendo capturar pólen proveniente de outros indivíduos da mesma espécie. O melhor local para as aves polinizadoras pousarem e se equilibrarem na "seta" é também o mais adequado para acederem ao néctar e para polinizarem eficientemente as flores (Frost & Frost 1981). Os riscos de autopolinização são baixos porque a aves não se movem enquanto libam o néctar (Johnson & Brown 2004). Fora do seu centro de origem na África do Sul, a *S. reginae* tem de ser polinizada manualmente para produzir semente porque as aves locais são incompetentes para o efeito.



Figura 236. Polinização ornitófila em *Strelitzia reginae* (*Strelitziaceae*) «estrelícia». **A)** Inflorescência com uma única flor. **B)** Dissecção de uma flor de estrelícia desenhada por Ch. Darwin, em 1826. *N.b.*, na figura e no desenho, estrutura em forma de seta constituída por duas tépalas (azuis), que protege no seu interior os estames e o estilete; o estigma emerge na extremidade desta estrutura; a terceira tépala interna reduzida a uma escama na base da "seta". [A] Foto do autor. [B] AMNH Darwin Manuscripts Project (2017)].

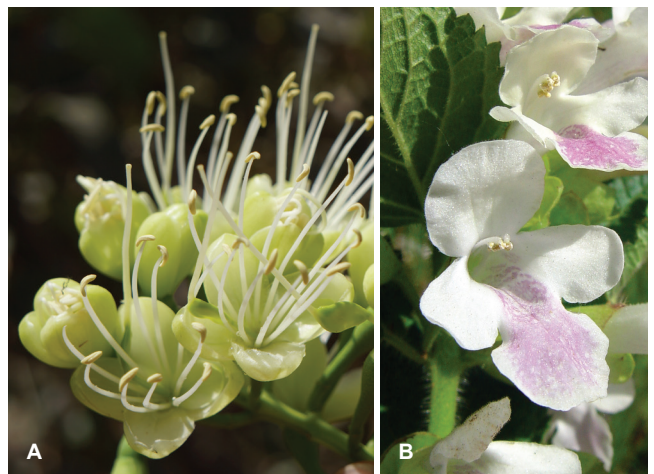


Figura 235. Escapar aos hábitos de limpeza dos animais polinizadores. **A)** A *Daniellia oliveri*, e muitas outras caesalpinióideas tropicais, inserem o pólen no ventre dos polinizadores; *n.b.*, estames arqueados para cima. **B)** *Melittis melissophyllum* (*Lamiaceae*) carrega o pólen no dorso dos polinizadores; *n.b.*, estames arqueados para baixo. [Fotos do autor; A) Guiné Bissau; B) Serra de Nogueira, Portugal].

Os hábitos de limpeza dos insetos polinizadores são um risco para as plantas entomófilas. Se os polinizadores conseguem varrer o pólen do corpo, a compra do serviço polinização transforma-se numa oferta, sem proveitos, de um concentrado de energia química – o néctar. Consequentemente, a seleção natural forçou as plantas a

colocarem o pólen numa parte do corpo dos insetos que estes tenham dificuldade em limpar. As orquídeas inserem massas de pólen com um pé viscoso na cabeça dos polinizadores. As labiadas (*Lamiaceae*) de flores zigomórficas (com um plano de simetria), esfregam as anteras no dorso dos insetos que visitam as suas flores. A alcaparra, os *Echium* (*Boraginaceae*) e muitas leguminosas colocam o pólen no ventre dos polinizadores (Figura 235).

As anteras do tomateiro, da batateira, da beringela e de muitas ericáceas, e muitas outras espécies (ca. 8% das angiospérmicas, Buchmann 1983), libertam o pólen quando vibradas pelo vento ou por insetos (Figura 157-B). Espécies há em que as anteras só reagem às vibrações de determinados insetos. Este mecanismo de polinização, conhecido por **polinização por vibração** (*buzz-pollination*), diminui o risco do pólen ser carregado por "maus polinizadores" ou que a deiscência das anteras se faça em dias de calma, desfavoráveis à polinização cruzada. Para se obterem boas polinizações na cultura do tomate e de beringela em estufa introduzem-se colmeias de *Bombus terrestris* ou agitam-se as plantas com jatos de ar forçado.

A ação mecânica dos insetos vetores é igualmente necessária na polinização das giestas dos géneros *Cytisus* e *Genista*, ou na *Medicago sativa* «luzerna», entre outras leguminosas (Figura 156). Nas flores destas espécies os estames e o estilete estão enrolados como a mola de um relógio-de-pulso, contidos pela quilha. Quando um abelhão ou uma abelha inserem a sua armadura bucal na flor, as pétalas que constituem a quilha são pressionadas para baixo, separam-se, e a cabeça do vetor é repentinamente fustigada pelos estames e estilete. Os estames depositam pólen; o estilete, eventualmente, captura pólen trazido pelo polinizador de outra planta da mesma espécie.

Polinização por engano

A polinização cruzada oferece grandes vantagens com riscos assinaláveis, tanto para as plantas polinizadas como para os polinizadores. Dei vários exemplos de caracteres florais com a função de diminuir a probabilidade do pólen e do néctar serem assaltados sem proveito (*e.g.*, simpetalia), ou dos polinizadores se excederem e consumirem os primórdios seminiais (*e.g.*, hipanto e ovário ínfero). O inverso é também real. Em todos os grandes grupos de angiospérmicas evoluíram plantas que exibem sinais visuais, tácteis ou odoríferos para atrair polinizadores, sem oferecerem nada em troca (Renner 2006). Enquanto o polinizador não evolui novos sistemas de deteção de mentiras, o engano é uma aposta vantajosa. A evolução tanto facilita a cooperação mutualista, como a ingratidão e o embuste mais descarado.

Existem dois grandes tipos de polinização por engano:

- **Polinização por engano alimentar** (*food deceit*) – as flores assinalam a presença de recompensas alimentares inexistentes; as espécies que seguem esta estratégia imitam a forma e os odores de espécies que



Figura 237. Polinização por engano. **A)** *Plumeria rubra* (*Apocynaceae*), espécie falanófila com uma polinização por engano alimentar. **B)** *Aceras anthropophorum* (*Orchidaceae*) «orquídea-do-homem-enforcado», assim designada porque o labelo tem a forma de um homem, como muitas outras orquídeas segue uma estratégia de polinização por engano. **C)** *Ophrys speculum*, outra orquídea que simula corpo de uma vespa e emite feromonas femininas: a - labelo; b - superfície estigmática; c - polinídia alojada na bursícula; d - retináculo; e - rostelo. N.b., o rostelo forma um rebordo que isola as polinídias da superfície estigmática; a coluna onde se inserem as polinídias, o estigma e o rostelo é conhecida por ginostemo. [Fotos do autor].

oferecem recompensas;

- **Polinização por engano sexual** (*sexual deceit*) – as flores mimetizam as feromonas sexuais e/ou os sinais visuais e tácteis de insetos fêmeas; os insetos machos são usados como veículo de pólen quando visitam e tentam copular (pseudocópula), por engano, com a flor.

Uma das árvores ornamentais mais cultivadas nos trópicos, a *Plumeria rubra*, uma apocinácea de origem centro-americana, não oferece recompensas às borboletas noturnas polinizadoras; engana-as mimetizando o odor e a forma de outras espécies falanófilas com recompensas alimentares (Figura 237-A) (Haber 1984). Pelo menos 38 géneros de orquídeas servem-se do mesmo subterfúgio (Jersáková *et al.* 2006).

Cerca de 18 géneros de orquídeas, concentrados na Europa, Norte de África e na Austrália, seguem uma estratégia de polinização por engano sexual (Figura 237-B, C) (Jersáková *et al.* 2006). Nestas orquídeas as flores libertam odores quimicamente próximos às feromonas femininas de determinadas espécies de vespas (*Hymenoptera*) e exibem labelos semelhantes a fêmeas, na forma, cor e pilosidade. A polinização é realizada pelas vespas macho quando tentam copular com a flor (**pseudocópula**). Cada espécie de orquídea depende dos serviços de uma a poucas espécies de vespas. Os machos atraídos pelas flores pousam no labelo e, inadvertidamente, contactam com as **bursículas**, duas cavidades onde se alojam duas polinídias (uma por bursícula). As **polinídias** são massas de pólen suportadas por um pequeno pé, com uma massa viscosa na base – o **retináculo**. As polinídias aderem à cabeça ou ao abdómen do inseto macho pelo retináculo. A impossibilidade de realizar a cópula obriga o inseto macho a procurar novamente uma fêmea. Ao pseudocopular com outra flor existe uma grande probabilidade inserir as polinídias, completas ou não, no estigma de uma flor não polinizada. Esta estratégia de polinização estabelece uma dependência absoluta, e de elevado risco, da planta em relação a um ou um a escasso cortejo de espécies polinizadoras. Cada pseudocópula tem custos em tempo e energia que se refletem numa redução do sucesso reprodutivo (*fitness*). Os polinizadores aprendem com a experiência a distinguir as fêmeas dos labelos das orquídeas. A polinização e a persistência de uma espécie de orquídea ficam em perigo se os seus polinizadores se extinguirem, ou se nestes evoluir a capacidade de evitar orquídeas “mentirosas”. As espécies que apostam no engano alimentar correm o mesmo risco. De facto, foi demonstrado que algumas vespas polinizadoras evitam visitar habitats de orquídeas (Peakall cit. Schiestl & Schlüter 2009).

1/3 das orquídeas conhecidas segue uma estratégia de engano alimentar ou sexual. Onde estão os ganhos que compensam tamanho risco? Tanto o engano alimentar como sexual poupam os gastos em recompensas energeticamente caras. Teoricamente, sobram mais recursos para investir em sementes. O engano sexual tem outros ganhos. Por exemplo, os desperdícios de pólen em indivíduos coespecíficos são menores, a oclusão do estigma com pólen de outras espécies é também menor, e a polinização cruzada mais eficiente.

Polinização das plantas do género *Ficus* (*Moraceae*)

A polinização entomófila é particularmente complexa e evoluída em duas famílias representadas nas floras europeia, africana e sul-americana tropical: moráceas e orquídeas. A polinização das orquídeas foi examinada no âmbito da "[Polinização por engano](#)".

O género *Ficus* (*Moraceae*) apresenta um engenhoso sistema de polinização que envolve uma simbiose

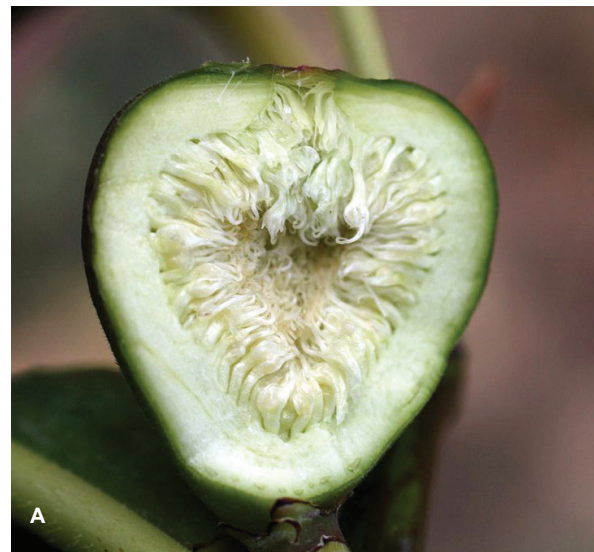


Figura 238. Polinização da figueira. A) Frutificação (sícono) de uma cultivar partenocárpica de figueira só com flores femininas; *n.b.* ostíolo no topo da imagem. Indivíduos ♂ B) e ♀ C) de *Blastophaga psenes* (Agaonidae), o agente polinizador dos caprifigos, a abandonar flores femininas parasitadas. [A] foto do autor; B e C cortesia de Manuel Bernal, <http://www.asafona.es/revista/?p=3100>.

com pequenas vespas sem ferrão da família *Agaonidae* (classe *Hymenoptera*). Para o explicar exploro, baseado em Flaishman *et al.* (2008), a biologia da polinização da *Ficus carica*, a vulgar figueira cultivada. A figueira tem origem no Mediterrâneo Oriental. As plantas selvagens, indígenas ou escapadas de cultura, de figueira, conhecidas por «caprifigos» ou «figueiras-selvagens», são monoicas e polinizadas por uma única espécie de vespa, a *Blastophaga psenes* (Figura 238-B,C). O interior do sícono dos caprifigos está revestido por flores ♀ de estilete curto; as flores ♂ concentram-se em menor número na vizinhança do ostíolo, um pequeno poro situado na extremidade distal do sícono. As ♀ de *B. psenes* entram nos síconos imaturos dos caprifigos pelo ostíolo, perfuram com um ovopositor especializado o estigma das flores ♀ e depositam um ovo no seu interior. As larvas de *B. psenes* alimentam-se dos tecidos ovarianos das flores ♀. Finda a fase larvar e de pupa, os adultos rompem as paredes do ovário e abandonam as flores. Os ♂ são ápteros; emergem antes das ♀, fecundam-nas de imediato ainda no interior dos ovários

das flores ♀ dos caprifigos, e morrem em seguida sem provar um alimento ou ver a luz do sol. Têm um único propósito: fazer sexo. As vespas ♀ fecundadas são “carregadas” de pólen pelas flores ♂ ao abandonarem o figo. Visitam então mais do que um sícono para depositar ovos polinizando, inadvertidamente, as flores ♀. Os caprifigos têm três gerações de síconos por ano coincidentes com outras tantas gerações de *B. psenes*. Os síconos dos caprifigos não são edíveis porque a maioria das flores ♀ é parasitada pela *B. psenes* – “produzem” mais vespas do que frutos. As figueiras domesticadas são unissexuais: têm apenas flores ♀, todas de estilete longo. Potencialmente, qualquer das flores destes síconos pode evoluir para fruto porque o ovopositor da *B. psenes* é demasiado curto para atingir, a partir do estigma, o ovário das flores de estiletos longos (Figura 238-A). Grande parte das cultivares comerciais de figueira são partenocárpicas não necessitando, por isso, de ser polinizadas. As flores de um grupo de cultivares conhecido por figueiras-de-esmirna, pelo contrário, não dispensam a vespa polinizadora. Para tal são cultivados caprifigos na sua vizinhança ou dispersam-se pelo figueiral ramos colhidos em caprifigos, antes da eclosão da *B. psenes*. Esta última prática, conhecida por **caprificação**, é tradicionalmente realizada no Algarve (Portugal) e em algumas regiões do Brasil. As vespas ♀ emergem dos caprifigos no início da Primavera (abril, no hemisfério norte). Uma vez no exterior, embora só consigam parasitar as flores de estiletos curtos, tanto podem visitar, e polinizar, caprifigos como figos-de-esmirna. A coevolução entre *Ficus* e vespas *Agaonidae* é uma longa história com ~60 M.a. (Rønsted *et al.* 2005).

Betts *et al.* (2015) descreveram um caso extremo de coevolução planta-polinizador na *Heliconia tortuosa* (*Heliconiaceae*), uma planta comum nas florestas da América Central, muito apreciada em jardinagem. As plantas desta espécie são capazes de discriminar os beija-flor mais adequados no papel de vetores de polinização. Quanto maior o bico dos beija-flor maior a extração de néctar. Perante este sinal os grãos de pólen transportados pelas espécies de bico longo são positivamente selecionados pela planta recetora, e emitem um maior número de tubos polínicos. Os investigadores demonstraram que os beija-flor de bico comprido exploram territórios mais vastos do que as espécies de bico curto, e, com maior probabilidade, transportam pólen de alta qualidade, proveniente de um maior número de plantas dadoras de pólen.

Importância económica da polinização entomófila

Klein *et al.* (2007) reviram as características da polinização em 105 plantas alimentares cultivadas. Das plantas estudadas 87 eram entomófilas; 28 espécies não dependiam de polinização animal (Quadro 47). A polinização entomófila perde relevância quando a análise é efetuada em volume de produção, e não em número de espécies.

Quadro 47. Algumas plantas cultivadas estritamente, a muito dependentes da polinização por insectos (Junqueira *et al.* 2001, Klein *et al.* 2007)

Cultura	Sistema de reprodução	Polinizador
<i>Citrullus lanatus</i> «melancia»	Monoica auto-compatível.	Abelhas (<i>Apis mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (gén. <i>Bombus</i>).
<i>Cucumis melo</i> «melão»	Monoica ou andromonoica, auto-compatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (gén. <i>Bombus</i>).
<i>Cucurbita maxima</i> , <i>C. moschata</i> , <i>C. pepo</i> «abóboras»	Monoica auto-compatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>) e abelhas solitárias (vários grupos).
<i>Cucumis sativus</i> «pepino»	Monoica ou andromonoica, auto-compatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (gén. <i>Bombus</i>).
<i>Fagopyrum esculentum</i> «trigo-sarraceno»	Hermafrodita, auto-incompatível, distílica.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>).
<i>Actinidia chinensis</i> «kiwi»	Dioica.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (gén. <i>Bombus</i>).
<i>Annona squamosa</i> «anoneira»	Hermafrodita.	Escaravelhos (fam. <i>Nitidulidae</i>).
<i>Averrhoa carambola</i> «caramboleira»	Hermafrodita, auto-incompatível, distílica.	Abelhas (gén. <i>Apis</i>).
<i>Eriobotrya japonica</i> «nespereira»	Hermafrodita, auto-incompatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>) e abelhões (gén. <i>Bombus</i>).
<i>Malus domestica</i> «macieira»	Hermafrodita, geralmente auto-incompatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias, abelhões (gén. <i>Bombus</i>) e sirfídeos (fam. <i>Syrphidae</i>).
<i>Mangifera indica</i> «mangueira»	Andromonoica, auto-compatibilidade variável consoante as cultivares.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas sem ferrão (gén. <i>Trigona</i>), dípteros, formigas e vespas.
<i>Passiflora edulis</i> «maracujazeiro» e <i>P. alata</i> «maracujazeiro-doce»	Hermafrodita, maioria das cultivares auto-incompatíveis.	Os apídeos do gen. <i>Xylocopa</i> são os polinizadores mais eficientes. A abelha doméstica tem um efeito contraproducente.
<i>Persea americana</i> «abacateiro»	Hermafrodita, auto-incompatível, dicogâmica.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas sem ferrão e abelhas solitárias.
<i>Prunus</i> sp.pl. «prunoideas»	Hermafrodita, geralmente auto-compatíveis.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias, abelhões (gén. <i>Bombus</i>) e dípteros.
<i>Pyrus communis</i> «pereira»	Hermafrodita, auto-incompatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhões (gén. <i>Bombus</i>) e abelhas solitárias.
<i>Rubus</i> sp.pl. «silvas»	Hermafrodita, auto-compatível.	Abelhas (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias, abelhões (gén. <i>Bombus</i>) e sirfídeos (fam. <i>Syrphidae</i>).
<i>Theobroma cacao</i> «cacaueiro»	Hermafrodita, auto-incompatibilidade variável consoante as cultivares.	Abelhas (gén. <i>Apis</i>), dípteros das fam. <i>Cecidomyiidae</i> e <i>Ceratopogonidae</i> .

60% da produção global de alimentos em volume provém de culturas que não dependem da polinização animal, entre as quais se destacam os cereais (os cereais são todos anemófilos). Ainda assim, 30% da área agrícola cultivada à escala planetária depende de polinizadores animais.

A eficiência dos insetos polinizadores está, em larga medida, relacionada com a luz, a precipitação e a temperatura do ar. A abelha, o mais importante polinizador das plantas entomófilas com interesse económico das regiões de clima temperado e mediterrânico, só voa com luz. Por exemplo, dada a precocidade da floração da amendoeira, as abelhas têm menos horas de luz para a sua polinização do que para as restantes espécies frutícolas lenhosas. À latitude de Lisboa, as abelhas têm mais 1h52m para polinizar uma pereira 'Rocha' no dia 1 de Abril, que uma amendoeira a 15 de Fevereiro (Aguiar 2017). A precipitação inibe o voo dos insetos, assim como as temperaturas excessivas, sejam elas altas ou baixas. No início da época da primavera, a atividade da abelha é máxima com temperaturas superiores a 18-21°C; a eficiência da polinização decresce acentuadamente abaixo dos 13°C e deixam de voar com temperaturas do ar inferiores a 9°C (Burrill & Dietz 1981, Sagili & Burgett 2011). Curiosamente, no pino do Verão só forrageiam com temperaturas acima dos 21°C. Os abelhões (*Bombus*, *Apidae*) voam com temperaturas um pouco mais baixas do que a abelha. O frio deprime, em simultâneo, a atividade dos insetos, a libertação do pólen (sobretudo se acompanhado de humidades relativas elevadas) e o desenvolvimento do tubo polínico. Humidades relativas muito elevadas, o vento e o tempo encoberto são também prejudiciais. O vento tende a diminuir a velocidade dos voos e o número de voos por dia. A abelha não voa com ventos superiores a 24 km/h (Sagili & Burgett 2011). A tomada de consciência da dependência da produção de alimentos dos insetos polinizadores, conjugada com os relatos recorrentes de declínio das populações de abelhas e outros polinizadores, está a gerar sérias preocupações à escala global (Potts *et al.* 2010). Estaremos perante uma "crise de polinizadores"?

O homem como vetor de polinização

Por fim uma referência ao papel do homem como agente polinizador. A baunilha (*Vanilla planifolia*) é uma orquídea (*Orchidaceae*) lianoide de frutos aromáticos de origem mexicana; nas plantações comerciais, as flores são polinizadas manualmente até 12 horas após a antese (Figura 239). Na falta de polinizadores eficientes (apídeos do gen. *Xylocopa*), nos pomares comerciais de maracujazeiros (*Passiflora* sp.pl.) não há outra alternativa senão a polinização manual. No kiwi, o tamanho do fruto é proporcional ao número de sementes e um fruto de qualidade tem de atingir 1.000 a 1.400 sementes (Pyke & Alspach 1986). Além de necessitar de enormes quantidades de pólen por flor, o kiwi é dioico, produz flores pouco



Figura 239. Polinização artificial da planta da baunilha (*Vanilla planifolia*, *Orchidaceae*). A polinização entomófila é insuficiente nas plantações comerciais. Para proceder à polinização manual, os operadores afastam o rostelo com um pequeno estilete; em seguida dobram com os dedos as polínidas pondo-as em contacto com a superfície estigmática; a "vagem" é colhida 9 meses depois. [Cortesia de C. Dunk, www.spicelines.com].

atrativas para os insetos polinizadores (as flores ♀ oferecem pólen estéril em vez de néctar) e, frequentemente, está sujeito a um desfazamento nas datas de abertura das flores ♂ e ♀. Para evitar a competição pelos polinizadores aconselha-se um controlo apertado das infestantes com flores ou inflorescências atrativas. A polinização pode também ser melhorada introduzindo colmeias e aumentando o rácio plantas ♂/plantas ♀ (com perdas na produção potencial por unidade de área). Uma solução mais radical passa pela polinização complementar das plantas femininas com pólen comercial projetado com polvilhadores.

Pese embora a evolução de novas técnicas (*e.g.*, transmissão horizontal de genes com vetores adequados), o melhoramento de plantas continua a depender da obtenção de indivíduos superiores selecionados a partir de progénies (*i.e.* dos descendentes) resultantes de polinização cruzada entre indivíduos parentais escolhidos. A variação genética introduzida pela sexualidade é um passo fundamental da maioria dos programas de melhoramento de plantas, ainda que as cultivares obtidas sejam posteriormente propagadas vegetativamente, como acontece nas árvores de fruto. Para que as progénies descendam de indivíduos parentais conhecidos é preciso controlar a polinização. Com esse fim, no trigo-mole, cevada e aveia e outras plantas autogâmicas emasculam-se (extração manual dos estames) as flores antes da antese. Nas espécies alogâmicas obrigatórias eliminam-se os riscos de polinizações naturais isolando as flores com sacos de papel ou redes com uma malha inferior ao diâmetro do pólen. Em todos os casos, as flores são em seguida polinizadas artificialmente pincelando à mão os estigmas com pólen selecionado ou colocando o pólen no interior de um saco que é agitado com as flores a polinizar no seu interior.

A flor depois de polinizada

Em muitas espécies, a corola senesce logo após a polinização porque a manutenção de sinais pode atrair insetos herbívoros. Noutras, a corola persiste e muda de cor; a produção de néctar diminui, assim como as visitas de polinizadores. Nas boragináceas, por exemplo, é frequente a corola mudar de azul para cor-de-rosa. A explicação evolutiva da persistência das flores polinizadas com mudança de cor é surpreendente (Brito *et al.* 2015). A retenção da corola das flores polinizadas aumenta a atratividade a longa distância das inflorescências e, por conseguinte, a visitação das flores não polinizadas; a curta distância, a eficiência da colheita de néctar e pólen pelos insetos polinizadores aumenta porque o número de visitas supérfluas, a flores sem recompensas, diminui (os insetos distinguem as flores com e sem néctar pela cor a corola). Os insetos são enganados com os sinais a longa distância, mas a curta distância a mensagem das flores é honesta. Tanto os polinizadores como as plantas polinizadas têm ganhos.

GERMINAÇÃO DO GRÃO DE PÓLEN E DESENVOLVIMENTO DO TUBO POLÍNICO

A capacidade do pólen cumprir a sua função reprodutiva designa-se por **viabilidade**. A duração da viabilidade do pólen depende (i) das características genéticas da planta, (ii) do estágio de desenvolvimento do microgametófito e (iii) de variáveis ambientais, sobretudo da temperatura e da humidade relativa. O pólen das *Poaceae* é viável durante poucas horas; noutras espécies, sobretudo nas plantas entomófilas, a viabilidade pode prolongar-

-se por várias semanas. O pólen bicelular normalmente é viável durante mais tempo do que o pólen tricolular. Temperaturas muito altas podem induzir a formação de grãos de pólen estéreis; humidades relativas muito altas dificultam a deiscência das anteras. Temperaturas elevadas e humidades relativas baixas reduzem o período de viabilidade do pólen. O tempo muito quente e húmido prejudica a aderência do pólen aos estigmas. A humidade relativa muito baixa (< 50%) tem o mesmo efeito em muitas árvores de fruto. Em algumas espécies, a radiação elevada tem um efeito positivo na germinação do grão de pólen.

O estigma é um órgão especializado na captura e seleção do pólen; o estilete faz uma triagem dos gametas ♂ ("[Estrutura e função dos carpelos. Conceito de pistilo](#)"). Logo após a abertura das flores os estigmas estão sujeitos a uma intensa e permanente chuva de pólenes estranhos. As plantas-com-flor desenvolveram mecanismos eficazes, ainda não completamente esclarecidos, que apenas autorizam a germinação de pólenes coespecíficos. Desde que os estigmas estejam **recetivos**, o pólen seja viável e o dador e o recetor de pólen compatíveis, menos de uma hora após a captura pelo estigma, o grão de pólen hidrata-se e germina. Em muitas espécies é suficiente colocar o pólen numa solução açucarada, ou até em água pura, para despoletar a germinação e observar tubos polínicos.

Os gametas ♂ dos espermatófitos são imóveis atuando um tubo polínico como veículo de transporte através dos tecidos da planta dadora de gametas ♀. O **tubo polínico** (*pollen tube*) irrompe por uma abertura da esporoderme do grão de pólen e invade os tecidos estigma (Figura 240). Para atingir os gametas ♀ encapsulados no primórdio seminal, tem de vencer uma distância de poucos milímetros numa pequena planta anual, a mais de 30 cm no milho-graúdo. Nos estiletos sólidos, o tubo

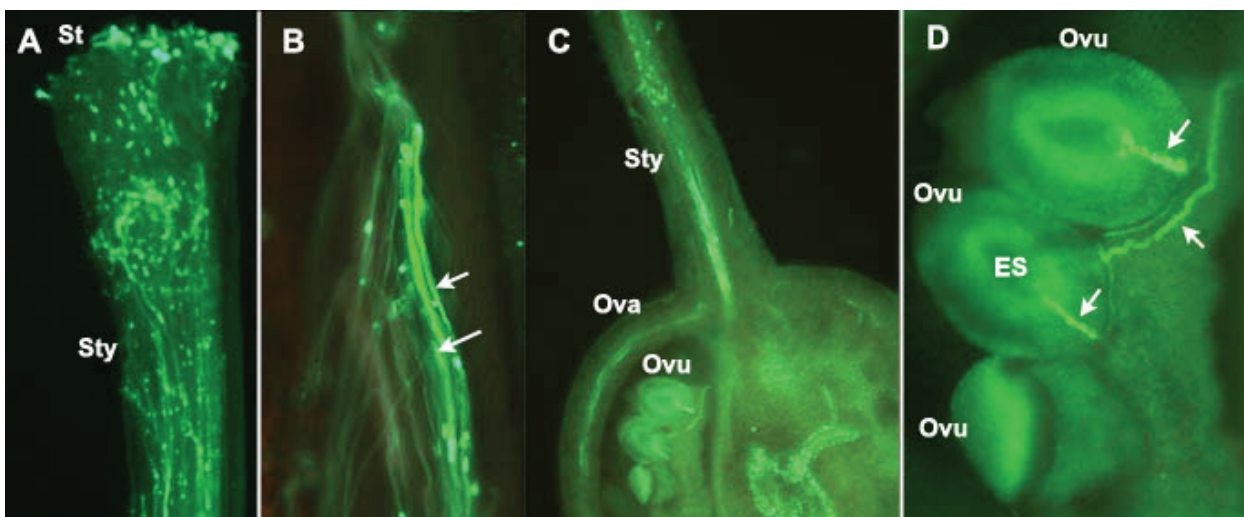


Figura 240. Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico. Tubos polínicos num pistilo de tomate (*Solanum lycopersicum* cv. Money maker). **A)** Tubos polínicos em crescimento através do estigma (St) e do estilete (Sty). **B)** Detalhe dos tubos polínicos (setas) no estilete; os pontos brilhantes são tampões de calose (ma proteína) que separam a parte viva e em crescimento do tubo polínico da parte remanescente em degeneração. **C)** Tubos polínicos fluorescentes podem ser observados na parte inferior do estilete (Sty) e no ovário (Ova) contendo primórdios seminais (Ovu). **D)** Detalhe de três primórdios seminais (Ovu); os dois primórdios seminais foram penetrados pelos tubos polínicos (seta) que crescem em direção ao saco embrionário (ES, correspondem à forma escura da fotografia); cada tubo polínico contém dois gametas masculinos que serão envolvidos na dupla fecundação. [Extraído de <http://www.vcbio.science.ru.nl/en/virtuallessons/angiosperma/>].

polínico cresce pelos espaços intercelulares do tecido de transmissão; nos estiletos fistulosos mergulha numa mucilagem. O tubo polínico é alimentado pelos tecidos do estigma e do estilete; o seu metabolismo e alongamento são controlados pelo núcleo da célula vegetativa ("[Microsporangéese e microgametogéese](#)"). A célula vegetativa desce pelo estilete contida no interior do tubo polínico arrastando consigo duas células espermáticas (= gâmetas ♂) incorporadas no seu citoplasma. Como referi anteriormente, nos grãos de pólen bicelulares a divisão da célula generativa em duas células espermáticas decorre durante a formação do tubo polínico; nos grãos de pólen trice-lulares este processo ocorre antes, ainda na antera. Na maioria das angiospérmicas, o tubo polínico demora 1 a 7 dias a atingir os primórdios seminiais. A temperatura ambiente tem um efeito marcado na taxa de germinação dos grãos de pólen no pistilo e na velocidade de crescimento do tubo polínico.

Designa-se por **período efectivo de polinização** (*effective pollination period*) a diferença, medida em dias, entre a viabilidade dos primórdios seminiais após a ântese, e o tempo que o pólen necessita para germinar no estigma, mais o tempo que o tubo polínico demora a percorrer o estilete e a atingir os primórdios seminiais. A polinização tardia e o frio encurtam significativamente o período de polinização efetiva e, por isso, são dois importantes fatores de risco no sucesso reprodutivo das plantas. Em agricultura, a polinização tardia pode-se dever, por exemplo, a uma sobreposição incompleta da ântese das cultivares polinizadoras e das cultivares base, ou a condições ambientais desfavoráveis ao voo dos polinizadores (*e.g.*, tempo frio e/ou encoberto ou chuvoso). Tomemos a macieira como exemplo. A viabilidade dos primórdios seminiais da macieira é de 2-9 dias (Sanzol & Herrero 2001). A velocidade de crescimento do tubo polínico aumenta linearmente de 0-40°C; em condições normais de temperatura, o pólen de macieira demora 12 h para germinar no estigma, e mais 48h para atingir os primórdios seminiais (*vd.* Ramírez & Davenport 2013). Percebe-se facilmente que uma primavera fria pode ter um efeito devastador na produção de maçã, e de muitas outras fruteiras temperadas, sobretudo se forem alogâmicas obrigatórias.

FECUNDAÇÃO

Geralmente o saco embrionário está maduro no momento da polinização. Na amendoeira a polinização e o crescimento do tubo polínico ao longo do estilete são indispensáveis para estimular o desenvolvimento do saco embrionário, ocorrendo a maturação do saco embrionário cerca de uma semana depois da ântese (Pimienta & Polito 1983). A penetração do primórdio seminal pelo tubo polínico faz-se, geralmente, pelo micrópilo. Nas

Cucurbitaceae o tubo polínico perfura os tegumentos. Na última fase da sua caminhada, o tubo polínico é orientado em direção à oosfera pelas sinérgidas (Dresselhaus *et al.* 2016). O tubo polínico rodeia uma das sinérgidas e rebenta pela extremidade, libertando os dois gâmetas. A fusão de um gâmeta ♂ com a oosfera, e de outro com a célula central, dá-se poucos minutos depois, praticamente em simultâneo. Novamente à escala do minuto segue-se a cariogamia (fusão do material genético maternal e paternal).

Reprodução sexual nas angiospérmicas é um complexo processo com dois gâmetas ♂, dois gâmetas ♀ e duas **singamias**^[111] designado por **dupla fecundação** (Figura 278). A fusão de um núcleo espermático com a oosfera dá origem ao **zigoto**. O zigoto é a primeira célula da geração esporofítica seguinte, cujo desenvolvimento gera o embrião. A célula triploide resultante do encontro do segundo núcleo espermático com os dois núcleos polares^[112] é o ponto de partida da diferenciação do endosperma^[113]. Entretanto, a célula vegetativa do microgametófito perde a sua função e desorganiza-se. As restantes células do saco embrionário – as sinérgidas e as antípodas – têm o mesmo destino, servindo o seu conteúdo, provavelmente, de alimento ao embrião em formação (Chun-Gang & Xiang-Yuan 1992). A singamia provoca a libertação de moléculas repelentes que bloqueiam o crescimento de outros tubos polínicos em desenvolvimento no estilete (Dresselhaus *et al.* 2016). Se uma ou as duas fecundações falharem, um novo tubo polínico, sob o controlo da sinérgida sobrevivente, pode penetrar o gametófito ♀ (Kasahara *et al.* 2012) – um mecanismo notável de maximização do sucesso reprodutivo.

O endosperma é um tecido temporário que envolve e alimenta o embrião durante a formação da semente. Nas sementes endospérmicas essa função mantêm-se até à emergência das plântulas. O endosperma atua como a placenta nos animais (van Djijk 2009). O endosperma triploide é um dos muitos enigmas que envolvem as angiospérmicas. Foi sugerido que a semente ancestral produzia dois embriões de outras tantas oosferas; um dos embriões terá evoluído num endosperma estéril com a função de tecido de reserva (Sargent cit. Linkies *et al.* 2010). O porquê da evolução da triploidia do endosperma é ainda mais misterioso. O endosperma é diploide nas angiospérmicas mais antigas (angiospérmicas basais), por esta razão Friedman & Williams (2004) admitiram que o endosperma triploide foi adquirido por um antepassado comum das magnoliídeas, monocotiledóneas e eudicotiledóneas.

[111] O termo **fertilização** é geralmente usado com este mesmo sentido.

[112] Na **heterofecundação** os dois núcleos espermáticos têm origem em dois tubos polínicos distintos, um evento raro na biologia reprodutiva das angiospérmicas.

[113] Nas angiospérmicas poder-se-ão utilizar os termos **zigoto primário** e **zigoto secundário** para designar, respetivamente, as células resultantes da fusão do primeiro núcleo espermático com a oosfera e do segundo núcleo espermático com os dois núcleos polares.

DESENVOLVIMENTO DA SEMENTE E DO FRUTO

Etapas do desenvolvimento da semente

Terminada a fecundação, o primórdio seminal sofre um conjunto de modificações que desembocam na formação da semente madura. O desenvolvimento da semente, embora contínuo, comporta três etapas (Bewley *et al.* 2013): fase I histodiferenciação (*histodifferentiation*); fase II, expansão celular (*celular expansion*)^[114]; fase III, maturação (*seed maturation*).

A **histodiferenciação** da semente caracteriza-se por uma intensa atividade mitótica e metabólica. O peso fresco sobe rapidamente atingindo um patamar pouco depois da transição para a fase II. A sensibilidade ao stress hídrico da semente em formação é elevado. No final histodiferenciação estão formados os tecidos e a maior parte das células que compõem a semente madura; o embrião atinge o estágio cordiforme (*v.i.*). A divisão celular diminui bruscamente no início da fase de **expansão celular** (fase II). A água das células dos tecidos de reserva é pouco a pouco substituída por substâncias de reserva e o efeito do déficit de água no solo na formação da semente reduz-se consideravelmente. Embora o peso fresco se mantenha mais ou menos constante, o peso seco sobe aceleradamente. Na maturação (fase III), a perda de água nas **sementes ortodoxas** (*orthodox seeds*) sofre uma brusca aceleração, o peso fresco contrai-se, a atividade metabólica diminui acentuadamente, e a tolerância à dessecação e a temperaturas extremas atinge um máximo. A capacidade de germinação, *i.e.*, a **maturação fisiológica**, é adquirida antes do final da fase de maturação. A maturação fisiológica corresponde um máximo do peso seco. No final da maturação as sementes ortodoxas entram em **quiescência** (*quiescence*) ou ficam dormentes. Recordo que este termo significa “suspensão do crescimento” por causas externas; é um sinónimo de **latência** e de ecodormência. Nas **sementes ortodoxas dormentes** o embrião é incapaz de prosseguir, de imediato, em condições ambientais favoráveis à germinação, o seu desenvolvimento e dar origem a uma nova planta (["Dormência e germinação da semente"](#)).

As **sementes recalcitrantes** (*recalcitrant seeds*) não entram em dormência e mantêm elevados teores em água na maturação, o que as torna sensíveis à dessecação e a temperaturas baixas (geralmente abaixo dos 10°C) (Vozzo 2002). E a germinação pode ocorrer sem a prévia embebição em água. A maturação (fase III) não é um estágio de desenvolvimento claro neste tipo de sementes. 7% das espécies de angiospérmicas têm sementes recalcitrantes, sendo mais frequentes em territórios húmidos (Bewley *et al.* 2013). Produzem sementes recalcitrantes os *Quer-*

cus, o castanheiro, o cacaueteiro, o abacateiro, a mangueira e o coqueiro. Ao contrário das sementes ortodoxas, não podem ser conservadas congeladas e permanecem viáveis durante um curto período de tempo. Por exemplo, a semente da mangueira tem de ser semeada 10-15 dias depois a colheita do fruto; a castanha bem conservada mantém-se viável até 3-4 meses.

Embriogénese

Diferenciação do embrião

O embrião diferencia-se a partir do zigoto sendo para tal nutrido pelo nucelo, tecido que na grande maioria das angiospérmicas acaba por desaparecer (excepto nas sementes perispérmicas). A embriogénese prolonga-se, geralmente, até ao final da maturação (fase III) e desenrola-se em paralelo com a formação do endosperma.

O primeiro passo da embriogénese envolve uma divisão assimétrica do zigoto em duas células-filha: a **célula basal** (*basal cell*) e a **célula apical**^[115] (*apical cell*), a primeira voltada para o micrópilo (pólo micropilar) e a segunda para a calaza (pólo calazal) (Maheshwari 1950) (Figura 241-A). Logo na primeira divisão celular fica definida uma polaridade apical-basal que não mais abandona a planta. A célula basal é substancialmente maior e mais vacuolizada do que a célula apical; dá origem ao **suspensor**, nas angiospérmicas uma coluna com uma ou mais células que tem por função transferir nutrientes e reguladores de crescimento da planta mãe para o embrião em formação. O suspensor empurra o embrião para a cavidade onde está alojado o endosperma, razão pela qual o embrião surge embebido neste tecido nas sementes endospérmicas (excepto nas gramíneas). O número de células do suspensor varia de espécie para espécie. Pontualmente, a célula basal pode contribuir com algumas células para o embrião. Nas monocotiledóneas a célula basal dá origem à célula mais basal do suspensor; o embrião e as restantes células do suspensor têm origem na célula apical (Bewley *et al.* 2013). Nos ‘pteridófitos’ e nas gimnospérmicas o suspensor tem um metabolismo pouco ativo.

O embrião diferencia-se a partir da célula apical. Primeiro forma-se uma cadeia mais ou menos linear de células, característica do **estádio de pró-embrião**, que em seguida evolui numa forma globular (**estádio globular**), todavia sem tecidos diferenciados (Figura 241-A). No final do estágio globular ficam definidos os domínios celulares (grupos contíguos de células) que irão originar os meristemas radicular e apical, e os cotilédones (Bewley *et al.* 2013). Nas plantas com dois cotilédones, o embrião toma então a forma de um coração estilizado (**estádio cordiforme**), um prenúncio da diferenciação de dois cotilédones (Figura 241-B,C). Nas monocotiledóneas o embrião progride para uma forma cilíndrica (**embrião**

[114] Fase de expansão celular para outros autores.

[115] Ou célula axial (*axial cell*).

cilíndrico) porque dispõe de apenas um cotilédono (Maheshwari 1950). Os estádios cordiforme e cilíndrico dispõem já de tecidos meristemáticos especializados. Mais para o final da embriogênese, o embrião alonga-se significativamente (**estádio de torpedo**) completando-se a diferenciação dos meristemas primários, apical radicular e apical caulinar. Durante este estágio as células do suspensor degeneram naturalmente ou por efeito da compressão do embrião em crescimento. A embriogênese entretanto é suspensa e a semente entra em quiescência/dormência.

Diferenciação do endosperma

Numa fase inicial, o endosperma cresce mais rapidamente do que o embrião. Nas plantas com **endosperma nuclear** (*nuclear endosperm*), o tipo dominante nas angiospérmicas, o crescimento deste tecido de reserva faz-se, em grande parte através do aumento do volume de células que acumulam vários núcleos sem citocinese (**células cenocíticas**). A taxa de crescimento da semente decai no momento da celularização dos núcleos (Sundaresan 2005). No **endosperma celular** (*cellular endosperm*) as células são uninucleadas desde o início (e.g., *Magnolia* e várias monocotiledóneas). A gimnospérmicas têm também um endosperma celular (Taylor *et al.* 2009). O tamanho da semente das angiospérmicas está correlacionado com o volume de endosperma acumulado, quer ele persista ou não na semente madura (Sundaresan 2005).

Nas angiospérmicas, o endosperma pode (sementes albuminosas) ou não (sementes exalbuminosas) permanecer na semente madura. As monocotiledóneas são geralmente albuminosas (pontualmente perispérmicas), e as dicotiledóneas *s.l.* exalbuminosas (com exceções) ("Constituição da semente. Tecidos de reserva."). As sementes muito grandes geralmente têm reservas endospérmicas. A formação de cotilédones de grande dimensão com abundantes reservas faz-se, em grande parte, à custa da desmobilização de reservas acumuladas no endosperma no início da formação da semente. As sementes cotilédones tendem a germinar mais rapidamente do que as sementes albuminosas porque transferem mais rapidamente as suas reservas para o embrião.

Diferenciação do tegumento

Recordo que os tegumentos do primórdio seminal dão origem ao episperma, *i.e.*, à "casca" que envolve e protege a semente ("Episperma"). O episperma das angiospérmicas tem um ou dois tegumentos (cada um com uma ou mais camadas de células) consoante o primórdio seminal possua um ou dois tegumentos. O tegumento acompanha o crescimento da semente. O endurecimento e maturação do tegumento ocorre em simultâneo com as restantes partes da semente.

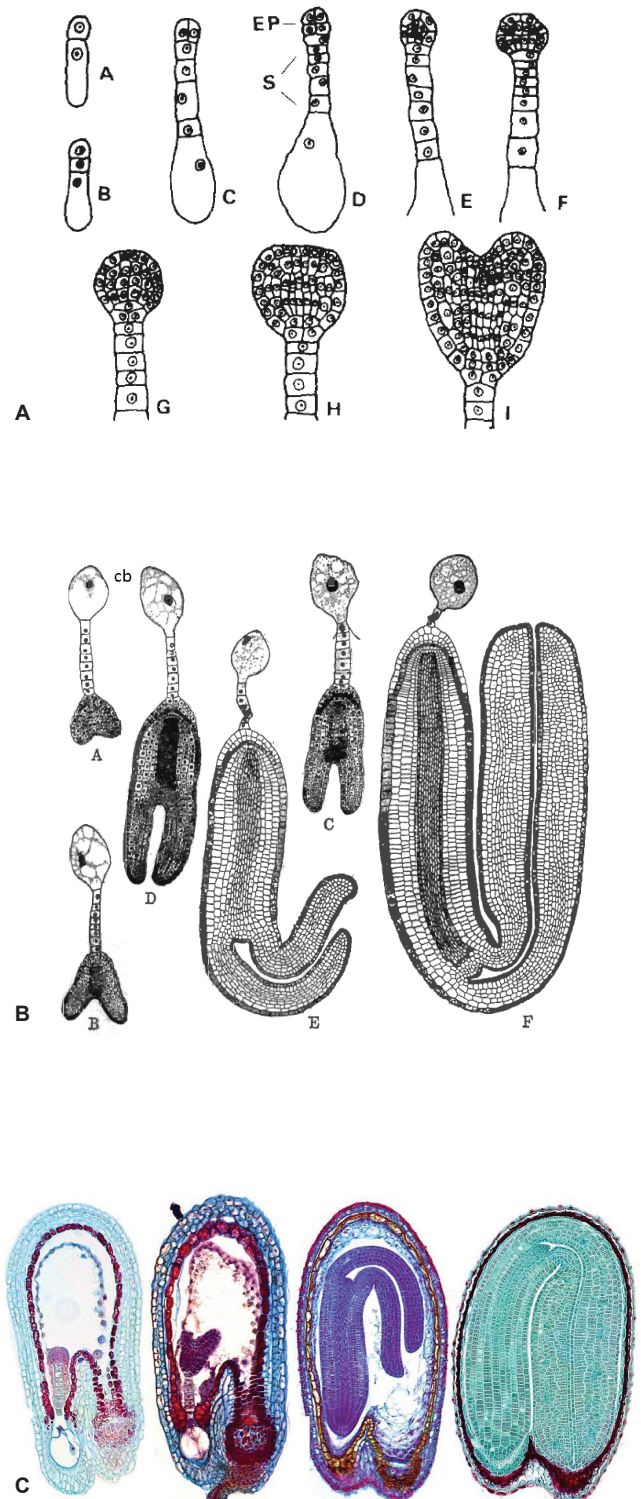


Figura 241. Embriogênese nas dicotiledóneas. A) Do zigoto ao embrião cordiforme: estágio de pró-embrião (A a D) – o zigoto divide-se em duas células, as células basal (mais alongada) e apical (A); o suspensor (S) desenvolve-se a partir da célula-basal e o embrião a partir da célula apical; estádios globular e cordiforme – à medida que o embrião se desenvolve o suspensor ganha uma forma filamentososa e o embrião passa pelos estádios globular (F, G) e cordiforme (I); as figuras E e H representam condições de transição; embrião de *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*). B) Do estágio cordiforme ao embrião maduro: estágio cordiforme (A-B), torpedo (C-E) e embrião maduro com o suspensor em vias de degeneração (F); célula basal (cb); embrião de *C. bursa-pastoris*; *n.b.*, embrião representado sem os restantes tecidos da semente. C) Fotografias dos estádios representados na figura B. [A] adaptado de Yeung & Meinke (1993); B) adaptado de Maheshwari (1950); C) extraído da Plant Teaching Collection da University of Wisconsin, <http://botit.botany.wisc.edu>].

Tamanho da semente

Até 30 cm de comprimento e 25 kg de peso – a *Lodoicea maldivica* (*Areaceae*) «coco-do-mar», uma palmeira originária do litoral das Ilhas Seychelles, no Oceano Índico (Figura 242), detem o recorde da maior semente do mundo. No lado oposto do espectro estão as orquídeas, com sementes com 0,2-0,8 mm. As sementes das orquídeas não têm reservas energéticas e dependem da cooperação com fungos simbióticos para germinar. O tamanho da semente é um tema muito estudado pelos ecologistas. As sementes tendem a ser maiores nas zonas tropicais e em plantas que, pelo menos numa fase inicial do seu ciclo de vida, crescem em habitats sombrios (Moles *et al.* 2007). A elevada frequência de sementes grandes em regiões tropicais tem a mesma explicação: as florestas tropicais húmidas são hiperdiversas e sombrias; consequentemente, as plantas atingem a autossuficiência fotossintética tardiamente; para se estabelecerem precisam de reservas energéticas abundantes. Por outro lado, as sementes grandes são dispersas por animais grandes, e nas regiões tropicais os dispersores são substancialmente maiores do que nas regiões extratropicais. As áreas tropicais (savana) e mediterrânicas com uma estação seca bem marcada são propícias a leguminosas e gramíneas de sementes grandes. Nestas ecologias é vantajoso investir em plântulas que ocupem rapidamente o espaço livre, construídas a partir de reservas abundantes, mal caíam as primeiras chuvas. Alguns dos cereais (e.g., trigo, centeio e cevada) e as leguminosas (e.g., ervilha, lentilha e feveira) mais cultivados no planeta têm origem numa destas regiões – o sudoeste da Ásia. O potencial para a domesticação destas espécies tem uma explicação climática.

Formação do fruto

Fases da formação do fruto

A fecundação dos primórdios seminais geralmente despoleta a conversão do ovário em fruto. A diferenciação do fruto depende de estímulos de fisiologia mal compreendida, produzidos durante a germinação do pólen, o crescimento do tubo polínico, ou durante ou depois da fecundação (Gillaspy *et al.* 1992). Regra geral, as flores não fecundadas abortam: o ovário para de crescer e a flor senesce. Para testar o sucesso da fecundação, após a queda das pétalas seccionam-se longitudinalmente várias flores: os pistilos estão verdes nas flores fecundadas e enegrecidos nas flores abortadas. A transição da flor para o fruto designa-se por **vingamento**. Pouco depois da iniciação do fruto, são desviadas grandes quantidades de fotoassimilados e nutrientes em direção à semente e ao fruto nascente. Quanto mais frutos tiver uma planta mais deprimido é o crescimento vegetativo pela reprodução, um princípio utilizado nos modernos sistemas de poda em arboricultura.



Figura 242. Tamanho da semente. Semente de *Lodoicea maldivica* (*Areaceae*) «coco-do-mar», a maior semente do mundo (Kew Gardens, Reino Unido). [Foto do autor].

Distinguem-se três **fases de formação do fruto** (Monselise 1986):

- **Fase I/multiplicação** – caracterizada por uma intensa proliferação celular;
- **Fase II/crescimento** – a divisão celular abranda e o volume das células cresce acentuadamente;
- **Fase III/maturação** – a divisão celular e a expansão das células cessam, e alteram-se a cor, a estrutura e a composição química do fruto.

A duração das três fases varia de espécie para espécie, e entre cultivares. No tomate, por exemplo, a fase I dura 7-10 dias e a fase II 6-7 semanas, em média (Varga & Bruinsma 1986). Nas prunóideas – fruteiras da subfamília *Prunoideae* (*Rosaceae*) – a lenhificação do endocarpo (diferenciação do caroço) ocorre na transição entre as fases I e II, verificando-se, nessa altura, um acentuado abrandamento no crescimento do fruto (Augustí 2010). Durante a fase II, o fruto cresce à custa do aumento de volume das células, até atingir o tamanho definitivo. A rápida expansão do fruto na fase II não é acompanhada por um crescimento igualmente intenso do embrião. Durante esta fase do crescimento do fruto, o embrião evolui do estágio globular até ao estágio de torpedo.

As dimensões do fruto dependem de múltiplos fatores. Quanto mais células contiver o ovário e intensa a divisão celular na fase I maior o fruto. Estes dois fatores têm um forte controlo genético. Quanto mais sementes e maior a superfície foliar por fruto mais recursos este pode capturar para crescer. Por conseguinte, polinizações deficientes são a causa de vingamentos fracos e de frutos pequenos ou deformados. Em muitas culturas mondram-se os frutos porque o número de flores e o vingamento estão correlacionados com a dimensão dos frutos.

Na fase III, os frutos carnudos acumulam grande quantidade de açúcares e mudam de cor; os frutos secos perdem água e as suas células senescem. O amadureci-

mento dos frutos é iniciado depois das sementes terem atingido a maturação fisiológica (Gillaspy *et al.* 1992). É um processo muito distinto da senescência das folhas porque não há uma mobilização de metabolitos, antes uma conversão. Os frutos maduros (fase III) ou senescentes (após o final da fase III) destacam-se, geralmente, da planta mãe por uma zona de abscisão, situada na base do pedúnculo do fruto, identificável através de uma pequena articulação. O desenvolvimento dos frutos tem uma forte regulação hormonal – o etileno tem aqui um papel fundamental – extensamente discutida nos livros texto de fisiologia vegetal.

Partenocarpia

Os frutos sem semente formam-se por dois mecanismos: (i) partenocarpia ou (ii) estenospermia (Varoquaux *et al.* 2000). Na **partenocarpia**, o fruto diferencia-se sem fecundação, como acontece no ananás, na bananeira e em algumas cultivares de citrinos (*e.g.*, laranjeira ‘Baía’). São partenocárpicas os pequenos bagos verdes sem semente (bagoinha verde) tão frequentes nos cachos maduros de uvas (Magalhães 2008). Algumas plantas partenocárpicas necessitam do estímulo da germinação do pólen para produzir fruto (**partenocarpia estimulada**); outras dispõem estímulos externos para iniciar a formação do fruto (**partenocarpia autónoma**). A **estenospermia** requer a fecundação do primórdio seminal, porém, os embriões não se desenvolvem, ou abortam a dado momento do ciclo floral. Este fenómeno é conhecido em algumas cultivares de melancia e de videira (*e.g.*, ‘Sultani-na’). Na prática raramente se distingue estenospermia de partenocarpia. Ambos os fenómenos são promovidos por temperaturas e humidades relativas elevadas. A indução da partenocarpia *s.l.*, através da aplicação de reguladores de crescimento ou de alterações genéticas, tem sido usada para aumentar a produtividade de algumas culturas em condições adversas à polinização; *e.g.*, tomate e meloa em regiões frias ou com muitos dias encobertos. A falta de sementes pode aumentar a qualidade dos frutos porque é valorizada pelos consumidores, facilita o seu processamento e em alguns casos aumenta a vida em prateleira (*e.g.*, beringela) (Knapp *et al.* 2016).

DISPERSÃO

Vantagens e desvantagens da dispersão

A diversidade e complexidade dos mecanismos de dispersão das angiospérmicas não tem equivalente nas plantas-terrestres. Esta constatação é, por si só, uma forte evidência de que é evolutivamente vantajoso dispersar a longa distância diásporos e propágulos. A dispersão para longe dos indivíduos parentais incrementa o sucesso re-

produtivo das plantas através de três mecanismos maiores:

- Aumenta da probabilidade de colonização de micro-habitats adequados à germinação das sementes e ao estabelecimento das plântulas;
- Incrementa a distância das plântulas a indivíduos coespecíficos hospedeiros de doenças e pragas;
- Reduz os riscos de endogamia nas plantas alogâmicas.

Em resumo, longe dos indivíduos parentais há, potencialmente, micro-habitats não preenchidos, livres de doenças, pragas e competidores, e ricos em recursos, onde gerar filhos geneticamente saudáveis. Em alguns casos, a dispersão sintoniza a germinação com condições ambientais propícias – outra importante vantagem. As muitas espécies **ombro-hidrocóricas** das regiões de clima mediterrânico (*e.g.*, numerosas gramíneas anuais) e dos semidesertos e desertos tropicais (*e.g.*, muitas *Aizoaceae* do SW de África) soltam-se da planta-mãe e dispersam-se pela ação das gotas da chuva, sem a qual a germinação é impossível.

Porém, a dispersão tem custos. Por exemplo, os frutos carnudos são energeticamente caros, e a dispersão a longa distância em vez de oferecer o Éden pode conduzir os diásporos ao desastre (*vd.* Bonte *et al.* 2011). Em muitas plantas não evoluíram diásporos com características facilitadoras da dispersão a longa distância. Estes diásporos são geralmente pesados e sem grandes irregularidades superficiais; dispersam-se por barocoria na vizinhança da planta mãe.

Unidades e vetores de dispersão

A **unidade de dispersão**, *i.e.*, o que se dispersa, varia de espécie para espécie (Figura 243). Nos *Cytisus* (*Fabaceae*) «giestas» e nos *Ulex* (*Fabaceae*) «tojos» dispersam-se as sementes, em *Quercus* (*Fagaceae*) um fruto com uma semente inclusa, em *Coronilla* (*Fabaceae*) pedaços (mericarpós) de uma vagem esquizocárpica com uma semente inclusa, em *Trifolium cherleri* (*Fabaceae*) e no trevo-subterrâneo toda a infrutescência, em muitos *Allium* (*Alliaceae*) «alhos» bolbilhos formados na inflorescência, em *Cynodon dactylon* (*Poaceae*) «grama» sementes ou fragmentos de rizoma e em *Hydrangea* (*Hydrangeaceae*) «hidrângea» sementes ou fragmentos do caule (estacas). Em casos extremos a planta, como um todo, atua como unidade de dispersão; *e.g.*, *Lemna minor* (*Araceae*) «lenticilha-de-água». Reconhecem-se dois tipos de unidades de dispersão:

- **Diásporo**^[116] – embrião mais o conjunto das estruturas que o acompanham (*e.g.*, restantes estruturas da semente e tecidos do fruto); a semente é o diásporo das plantas com frutos deiscantes e o fruto, ou

[116] Muitos autores usam um conceito lato de diásporo que engloba o conceito de propágulo.

Quadro 48. Sistemas de dispersão e síndromes de dispersão (fontes bibliográficas diversas).

Sistema	Estrutura dos diásporos (síndrome)	Exemplos
Autocoria – dispersão por gravidade (barocoria) ou presença de mecanismos autônomos de dispersão	Os diásporos barocóricos são estruturalmente muito variáveis. Os mecanismos autônomos de dispersão de diásporos envolvem o enterramento ativo ou sistemas de projeção.	Por gravidade (barocoria), sem mecanismos especiais, <i>e.g.</i> , <i>Quercus</i> (Fagaceae) (carvalhos); enterramento ativo de diásporos, <i>e.g.</i> , amendoim, <i>Trifolium subterraneum</i> (Fabaceae) «trevo-subterrâneo» e muitas gramíneas e geraniáceas; projeção de sementes, <i>e.g.</i> , <i>Echallium elaterium</i> (Cucurbitaceae) «pepino-de-são-gregório» (Figura 244) e muitas <i>Balsaminaceae</i> , <i>Geraniaceae</i> e <i>Euphorbiaceae</i> .
Anemocoria – dispersão pelo vento	Diásporos pequenos, leves e com estruturas aerodinâmicas para facilitar o transporte pelo vento; <i>e.g.</i> , asas, pelos, estruturas em forma de balão.	Frutos alados em <i>Ailanthus altissima</i> (Simaroubaceae) «ailanto» e <i>Ulmus</i> (Ulmaceae) «ulmeiros»; sementes com pelos em <i>Chorisia speciosa</i> (Malvaceae, Bombacoideae) e <i>Salix</i> (Salicaceae) «salgueiros»; cálice em forma de balão em alguns <i>Trifolium</i> «trevos». Na maior das <i>Asteraceae</i> o cálice está reduzido a um papilho de pelos que funciona como um pára-quadras.
Hidrocoria – dispersão pela água	Diásporos resistentes à submersão em água doce ou marinha; por vezes com capacidade de flutuação.	Frequente nas plantas litorais, aquáticas e anfíbias; <i>e.g.</i> , <i>Pancratium maritimum</i> (Liliaceae, Amaryllidoideae) «narciso-das-areias» e coqueiro, ambos dispersos pela água do mar. A dispersão pela chuva (ombro-hidrocoria) é um tipo particular de hidrocoria comum nas regiões com uma estação seca prolongada.
Zoocoria – dispersão apoiada em vetores de dispersão animais	Os diásporos das plantas endozoocóricas são coloridas, de odor agradável e/ou “oferecem” recompensas alimentares aos vetores de dispersão; <i>e.g.</i> , polpa de um fruto carnudo, sarcotesta ou excrescências carnudas várias na superfície do episperma. As espécies ectozoocóricas têm diásporos viscosos ou providos de espinhos ou ganchos.	Sementes com excrescências nutritivas, <i>e.g.</i> , rícino; plantas com frutos carnudos, <i>e.g.</i> , muitas <i>Rosaceae</i> e <i>Solanaceae</i> ; plantas com diásporos viscosos, espinhosos ou com ganchos, <i>e.g.</i> , numerosas espécies de <i>Apiaceae</i> e do género <i>Medicago</i> (Fabaceae) «luzernas».

parte do fruto com sementes inclusas, é o diásporo dos frutos indeiscentes; são também diásporos os esporos dos ‘briófitos’ e ‘pteridófitos’;

- **Propágulo** – qualquer estrutura que permita a reprodução vegetativa de uma planta; *e.g.*, fragmentos de estolhos e rizomas.

As unidades de dispersão podem dispersar-se por gravidade ou serem transportadas por **vetores** ou **agentes de dispersão**; *e.g.*, animais, vento e água.

Sistemas e síndromes de dispersão

Seguindo as mesmas lógicas terminológica e evolutiva da polinização, também se reconhecem sistemas de dispersão (= **mecanismos de dispersão**) e síndromes de dispersão. Os sistemas são definidos pelos vetores de dispersão; entende-se por **síndrome de dispersão** o conjunto das adaptações, geralmente expressas ao nível da semente e ou do fruto, partilhadas pelas plantas com um mesmo vetor de dispersão (Quadro 48 e Figura 244). A maior parte das plantas combina mais que um sistema de dispersão porque é demasiado arriscado “apostar” num único mecanismo eventualmente falível. Por exemplo, os *Quercus* além de autocóricos, são dispersos por aves (*e.g.*, *Corvus corone* «gralha-preta» e *Garrulus glandarius* «gaio») e por mamíferos (*e.g.*, *Apodemus sylvaticus* «rato-do-campo»).

Os diásporos zoocóricos podem ser transportados, por exemplo, no bico uma ave ou nas maxilas de uma formiga, suspensos no corpo de um mamífero ou no interior aparelho digestivo de uma ave. Estes exemplos enquadram-se em tipos fundamentais de zoocoria: ectozoocoria e endozoocoria (Quadro 48). A **ectozoocoria** (= **epizoocoria**) envolve o transporte de diásporos suspen-



Figura 243. Unidade de dispersão. A) Disseminação por estaca, sob o efeito do vento, de *Hydrangea macrophylla* (Hydrangeaceae) «hidrângea» (Ilha das Flores, Açores). B) Dispersão de inflorescências de *Trifolium cherleri* (Fabaceae). C) Vagem esquizocárpica de *Coronilla glauca* (Fabaceae); nesta espécie dispersam-se fragmentos da vagem com uma semente inclusa. [Fotos do autor].

Quadro 49. Tipos de zoocoria definidos função dos agentes de dispersão.

Tipo	Importância, adaptações e exemplos
Ictiocoria – dispersão por peixes	Com alguma expressão em florestas tropicais húmidas. Mecanismo importante na dispersão da <i>Bertholletia excelsa</i> (Lecythidaceae) «castanha-do-maranhão» e de outras grandes árvores amazônicas.
Mamalocoria – dispersão por mamíferos	Sobretudo mamíferos ungulados (<i>Artiodactyla</i>). Adaptações muito variáveis consoante os grupos taxonómicos; frequentemente envolvem a ornamentação das sementes com ganchos ou espinho, e.g., <i>Daucus</i> (Apiaceae) «cenouras-bravas» e <i>Medicago</i> (Fabaceae) «luzernas».
Ornitocoria – dispersão por aves	Muito frequente. Frutos com frequência carnudos, verdes e ácidos enquanto imaturos (para evitar ingestão antes da maturidade das sementes), com endocarpo lenhoso (para evitar a digestão das sementes) e coloridos e nutritivos (para promover a ingestão) quando maduros (e.g., drupas e nukulânio); e.g., <i>Rubus</i> (Rosaceae) «silvas» e <i>Rhamnus</i> (Rhamnaceae).
Mirmecoria – dispersão por formigas	Muitas sementes mirmecóricas possuem excrescências nutritivas na superfície do tegumento da semente que atuam como de recompensa; e.g., muitas <i>Polygalaceae</i>
Quiroptercoria – dispersão por morcegos	Importante em áreas tropicais. Espécies tropicais com frutos carnudos dos géneros <i>Cecropia</i> (Urticaceae), <i>Piper</i> (Piperaceae) e <i>Ficus</i> (Moraceae) (Lobova & Mori 2005).

tos na superfície do corpo ou no aparelho bucal de animais. A **endozoocoria** envolve muitas vezes uma relação mutualista: as plantas pagam a dispersores animais o “serviço dispersão” com **recompensas alimentares** acumuladas nos frutos ou constituídas pela biomassa aérea (inc. infrutescências). A zoocoria pode também ser classificada em função do grupo taxonómico a que pertence agente de dispersão (Quadro 49).

Os dispersores animais eventualmente melhoram as condições ambientais usufruídas pelas plantas germinantes através do enterramento das sementes e/ou do aumento tópico da fertilidade do solo, pela deposição simultânea de sementes e excrementos. O vulgaríssimo trevo-branco é disperso por bovinos germinando em massa nos excrementos destes animais. Fischer *et al.* (1996) contaram mais de 8500 diásporos de 85 espécies de plantas nos excrementos de uma única ovelha.

Muitas sementes endozoocóricas desenvolveram tegumentos duros e necessitam de ser escarificadas pelo sistema digestivo dos agentes de dispersão antes de adquirirem capacidade germinativa. Por exemplo, os elefantes vergam com o seu peso as plantas adultas de *Hyphaene petersiana* (Arecaceae) «palmeira-marfim» – uma palmeira comum no sul de África cujas sementes são comercialmente talhadas como se de marfim se tratasse – consomem os seus frutos, digerem o pericarpo e expelem as sementes escarificadas, prontas a germinar, envoltas numa pilha de estrume (Sneed 1983).

O mecanismo de dispersão do trevo-subterrâneo – a mais importante leguminosa das pastagens semeadas de sequeiro das regiões de clima mediterrânico – é particularmente interessante porque associa vários tipos de dispersão. Finda a ântese, os pedúnculos infletem em direção ao solo na tentativa de enterrar as sementes retidas no interior das infrutescências, conhecidas por **glomérulos** (Figura 246). Um caso de autocoria, portanto. Os glomérulos são exteriormente revestidos por flores estéreis reduzidas ao cálice, fletidas para trás, com a quádrupla função de amortecer agressões físicas, e de facilitar a ectozoocoria, a ancoragem ao solo e o enterramento dos glomérulos (com frutos e sementes inclusos). Os glomérulos

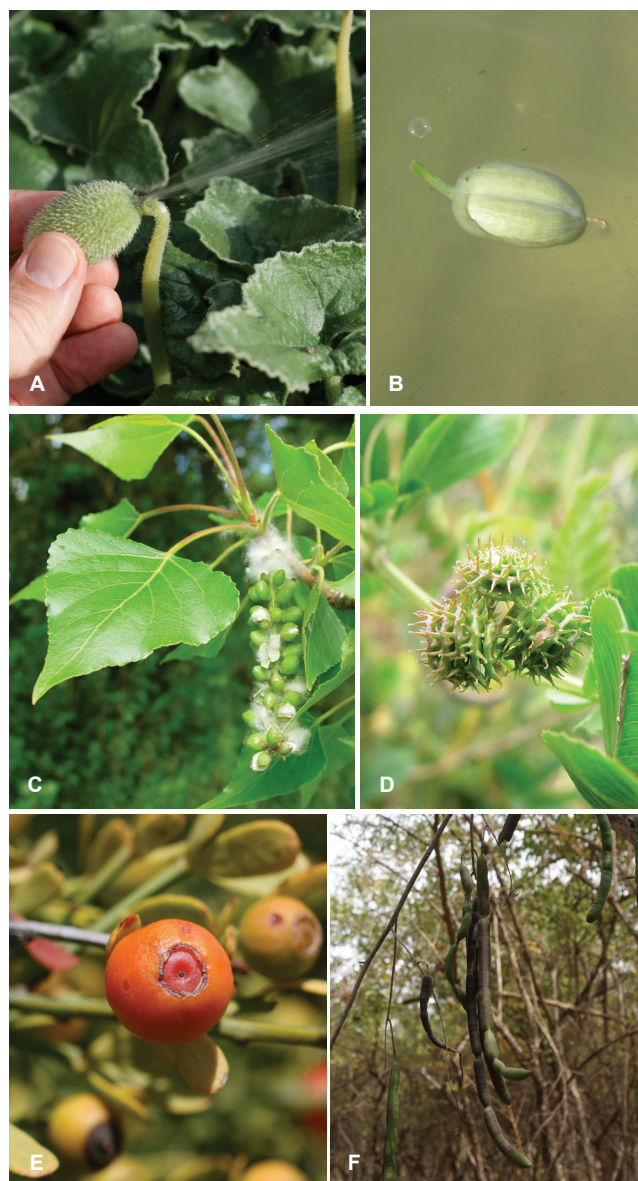


Figura 244. Sistemas de dispersão de diásporos. A) Autocoria em *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae) «pepino-de-são-gregório». B) Cápsula de dispersão hidrocórica de *Pancratium maritimum* (Liliaceae, Amaryllidoideae). C) Sementes anemocóricas de *Populus nigra* (Salicaceae) «choupo-negro». D) Vagem ectozoocórica de *Medicago polymorpha* (Fabaceae), n.b. espinhos. E) Pseudofrutos carnudos (pseudobagas) de dispersão endozoocórica de *Osyris alba* (Santalaceae); n.b. cicatriz circular resultante da queda do perianto em torno da cicatriz que marca a inserção do estilete. F) Vagens de *Cassia singueana* (Fabaceae) (Guiné-Bissau), indeiscentes, ricas em nutrientes, em condições naturais dispersas por grandes mamíferos africanos (e.g. elefantes). [Fotos do autor].

maduros com facilidade ficam retidos entre as unhas ou pendurados no pelo dos ungulados (*e.g.*, ovelhas e vacas), que os dispersam a longa distância. Uma parte das sementes eventualmente ingeridas pelos animais é devolvida inteira ao solo, escarificada (com a dureza atenuada), pronta a germinar com as primeiras águas do Outono. O trevo-subterrâneo tem, simultaneamente, uma dispersão autocórica (por mecanismos próprios), ectozoocórica (sementes no exterior do corpo dos animais) e endozoocórica (por ingestão e posterior expulsão pelas fezes animais).

A distribuição dos síndromes de dispersão é, muitas vezes, difícil de correlacionar com o coberto vegetal. Refiro alguns padrões recorrentes (Ozinga *et al.* 2004): a polinização hidrófila é mais frequente, claro, na vizinhança de cursos de água; a dispersão pelo vento ganha importância nos solos menos férteis e nas comunidades vegetais mais abertas; a epizoocoria é mais provável em áreas de vegetação esparsa (*e.g.*, pastagens); nas comunidades arbustivas ou florestais abundam espécies endozoocóricas dispersas por aves frugívoras.

A extinção dos vetores de dispersão pode colocar em causa a sobrevivência no longo prazo de plantas zoocóricas dependentes de dispersores muitos especializados. Várias espécies de plantas com grandes sementes endêmicas da ilha de Madagascar ficaram, aparentemente, sem dispersores, em consequência da extinção de pelo menos 17 espécies de lemures nos últimos milhares de anos (Ferdman *et al.* 2016). Algumas espécies africanas de sementes duras correm o mesmo risco.

DORMÊNCIA E GERMINAÇÃO DA SEMENTE

Tipos e vantagens da dormência

A redução do teor em água no final da ontogénese das sementes ortodoxas força a entrada em **quiescência do embrião** e, implicitamente, da semente. Quiescência não é um sinónimo de dormência (Considine & Considine 2016). As **sementes dormentes**, ao contrário das **sementes não-dormentes** (= **quiescentes**, **latentes** ou **ecodormentes**), são incapazes de germinar sob uma combinação apropriada de fatores ambientais. Consoante o momento em que se inicia a dormência esta pode ser (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006):

- **Dormência primária** – sementes disseminadas já dormentes;
- **Dormência secundária** – dormência adquirida por exposição a condições ambientais desfavoráveis, após a disseminação.

A dormência, por sua vez, é dividida em 5 grandes tipos (Quadro 50).



Figura 245. Agentes de dispersão. O tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae), um peixe indígena da bacia do Amazonas muito apreciado na culinária brasileira, pode dispersar sementes a mais de 5 km de distância (Anderson *et al.* 2011). [Cortesia de Danyllo S. Dias].



Figura 246. Autocoria em *Trifolium subterraneum* (Fabaceae). Na foto o trevo-subterrâneo prepara-se para enterrar os glomérulos no solo. *N.b.*, a posição axilar das infrutescências. [Foto do autor].

A dormência aporta três grandes vantagens: (i) evita a germinação da semente em períodos climaticamente desfavoráveis (*e.g.*, demasiado frios ou demasiado secos); (ii) permite a manutenção de um **banco de sementes** (*seed bank*) viáveis no solo quando as plantas germinadas no período favorável forem incapazes por razões climáticas, por doença ou herbivoria de se reproduzir; e (iii) alarga a janela temporal disponível para a dispersão das sementes, aumentando a probabilidade do sucesso da dispersão a longa distância e a ocupação de um **microsítio** favorável para a germinação. A maior parte das plantas cultivadas propagadas por semente foram artificialmente selecionadas para germinarem rapidamente e em sincronia – produzem sementes não dormentes ou dormentes durante um escasso período de tempo, como veremos em seguida. Algumas plantas pratenses melhoradas, sobretudo leguminosas, apresentam, no entanto, uma acentuada dormência. Neste caso os melhoradores retiveram esta característica porque a dormência favorece a sua persistência no agroecossistema pastagem melhorada.

Quebra de dormência

O fator tempo, por si só, enfraquece a dormência e, eventualmente, promove a transição das sementes dor-

mência para um estado de quiscência. A quebra da dormência fisiológica em condições naturais envolve, isoladamente, ou em diferentes combinações, a exposição a temperaturas altas, temperaturas baixas, a exposição à luz, um aumento da concentração de O₂ ou de CO₂ na atmosfera do solo, ou a lixiviação (arrastamento) de inibidores presentes no tegumento pela ação da água da chuva. Em condições de campo, as dormências fisiológica e morfofisiológica são mais prolongadas do que a dormência morfológica. A inibição da germinação na dormência morfológica é de curta duração porque o embrião apenas precisa de tempo para maturar no interior da semente. As sementes com embriões rudimentares, como acontece nas *Ericaceae* e *Orchidaceae*, não cabem no conceito de dormência morfológica porque precisam de estímulos ambientais particulares para germinar que não desenvolverei neste texto (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). A dormência morfofisiológica é particularmente difícil de quebrar. A quebra da dormência física depende da permeabilização o tegumento à água que pode passar por temperaturas altas, temperaturas baixas, flutuações de temperatura, ciclos de congelamento/descongelamento, fogo, *secura*, e/ou a passagem pelo trato digestivo de animais.

Nos clima extratropicais, grande parte das plantas anuais de outono-inverno demonstram um dormência de tipo fisiológico quebrada por temperaturas elevadas (ou pelo menos não muito frias). As sementes das plantas anuais de germinação primaveril precisam de ser submetidas ao frio invernal para germinarem na primavera do ano seguinte à sua formação (Baskin & Baskin 1998). As sementes das rosáceas temperadas arbóreas – *e.g.*, macieira ou cerejeira – e muitas outras plantas lenhosas extratropicais são **estratificadas** antes da sementeira, *i.e.*, expostas ao frio (0 a 10°C) em condições de elevada humidade durante um período variável de tempo.

A resposta das sementes à luz é outro mecanismo frequente para prevenir a germinação em sítios ou períodos do ano desfavoráveis. Baseado no livro de Fenner & Thompson (2004) resumo em seguida os aspetos essenciais da biologia da germinação das sementes **fotoblásticas** (*photoblastic seeds*), *i.e.*, das sementes que requerem luz para germinar. Este tipo de dormência fisiológica é muito frequente em plantas anuais de sementes pequenas. As sementes pequenas são facilmente deslocadas para camadas demasiado profundas solo (a partir das quais é impossível germinar com sucesso), por exemplo, pelo pisoteio de animais, pela mobilização do solo, ou pela contração e expansão do solo em consequência dos ciclos de humedecimento/secagem ou de congelamento/descongelamento do solo (*frost heaving*). Um sensor de luz foi a grande solução encontrada pela evolução para aumentar a probabilidade das sementes germinadas alcançarem a superfície do solo e, ao mesmo tempo, garantir um banco de sementes estável no solo. As sementes fotoblásticas não germinam às escuras. Para quebrar a dormência

Quadro 50. Tipos de dormência (Baskin & Baskin 1998).

Tipo	Descrição e exemplos
Dormência fisiológica (<i>physiological dormancy</i>)	Com origem na presença de inibidores químicos (<i>e.g.</i> , ácido abscísico), na expressão de determinados genes, ou na ausência de promotores da germinação (<i>e.g.</i> , giberelinas); tipo dominante nas gimnospermas e angiospermas. Comum nas <i>Poaceae</i> , <i>Brassicaceae</i> , <i>Rosaceae</i> , <i>Amaranthaceae</i> , <i>Lamiaceae</i> e <i>Asteraceae</i> .
Dormência morfológica (<i>morphological dormancy</i>)	Dormência causada pela imaturidade do embrião. Comum, entre outras famílias, nas <i>Apiaceae</i> , <i>Araaceae</i> , <i>Liliaceae</i> , <i>Magnoliaceae</i> e <i>Ranunculaceae</i> .
Dormência morfofisiológica (<i>morphophysiological dormancy</i>)	Associa a imaturidade do embrião com mecanismos fisiológicos. Tipo pouco frequente.
Dormência física (<i>physical dormancy</i>)	Dormência imposta pelo tegumento ou pelo fruto que inibe da absorção de água, as trocas gasosas com o exterior, ou constrange mecanicamente o embrião, impedindo a extrusão da radícula e plúmula. <i>E.g.</i> , <i>Anacardiaceae</i> , <i>Bombacaceae</i> , <i>Cannaceae</i> , <i>Cistaceae</i> , <i>Cucurbitaceae</i> , <i>Malvaceae</i> , muitas <i>Fabaceae</i> e <i>Sapindaceae</i> .
Dormência combinada (<i>combinational dormancy</i>)	Combina pelo menos dois tipos de dormência. <i>E.g.</i> , <i>Trifolium subterraneum</i> (<i>Fabaceae</i>).

podem ser suficientes curtos períodos de exposição à luz, ou intensidades de radiação muito baixas (*e.g.*, o luar ou até à luz de uma noite estrelada). A luz do sol penetra poucos milímetros abaixo da superfície do solo, apenas 2-3 mm – a profundidade certa para sementes pequenas –, tanto mais profundamente quanto mais abundantes as partículas de quartzo e arenosa a textura do solo. Algumas espécies têm um mecanismo adicional: a exposição direta ao sol intensifica a dormência evitando a germinação das sementes na superfície do solo nu.

Antes da introdução de herbicidas, a preparação do solo para a cultura dos cereais nas regiões de clima mediterrânico seguia as práticas ancestrais da agricultura clássica grega e romana. Faziam-se duas ou três mobilizações com arado: a primeira, a decrua, no final do inverno, e a chamada vima na primavera. As duas mobilizações tradicionais eram complementadas, se necessário, por uma outra de preparação da sementeira no outono (Aguiar & Azevedo 2012). A manutenção da superfície do solo na vinha e nos pomares seguia um calendário similar. A decrua eliminava as infestantes germinadas durante o outono antes de produzirem semente, e estimulava a germinação de outras através da exposição à luz de camadas do solo previamente mantidas às escuras. Algumas espécies daninhas têm que experimentar um período às escuras para se tornarem sensíveis à luz (Milberg & Andersson 1997). A vima tinha por função destruir a segunda vaga de infestantes. Duas mobilizações na altura certa eram essenciais para controlar os estragos causados pela competição das infestantes num sistema de agricultura já de si pouco produtivo.

Nas *Poaceae* a intensidade da dormência fisiológica e o número de sementes dormentes varia com a espécie, a posição das sementes nas inflorescências, a temperatura e o stresse ambiental, entre outros fatores. A quebra da dormência dos cereais de outono-inverno é conseguida após um período de armazenamento num ambiente seco à temperatura ambiente (**pós-maturação**, *afterripening*) ou pela embebição em água sob temperaturas relativamente baixas (estratificação) (Baskin & Baskin 1998). Nas sementes de gramíneas não domesticadas quanto mais longo e quente o período de quiescência/dormência no solo por falta de humidade para germinar durante o estio, mais enérgica a quebra de dormência com a chegada das chuvas. A remoção das peças bracteolares que envolvem a semente (glumelas) favorece a germinação de algumas espécies (*e.g.*, *Avena fatua*) (Hsiao *et al.* 1983).

Muitas leguminosas, sobretudo pratenses e árvores de origem tropical, produzem uma percentagem significativa de sementes com dormência física. Neste tipo de sementes – **sementes duras** – o tegumento impede a absorção da água e inibe a germinação, de poucas semanas a muitos anos, consoante as espécies. A dormência física é um mecanismo particularmente apropriado para evitar que em territórios com uma estação seca pronunciada (*e.g.*, mediterrânico e regiões tropicais com estação seca), as sementes enterradas no solo germinem com uma chuvada ocasional, insuficiente para o posterior sustento das plântulas. Em condições naturais, as sementes duras precisam de atravessar o trato digestivo de um herbívoro ou serem sujeitas a temperaturas extremas para germinar. A submersão em água quente, por vezes fervente, é um tratamento padrão na reprodução destas espécies por semente em viveiro (Figura 247). A **escarificação de sementes** pode também ser artificialmente realizada com um abrasivo (*e.g.*, areia ou lixa), pela submersão em soluções ácidas ou pela sujeição a tratamentos térmicos em fornos. As sementes em dormência física dos *Cistus* (*Cistaceae*) «estevas» germinam rapidamente após uma queimada porque o tegumento fendilha pela ação do fogo, uma característica que contribui para a sua extraordinária abundância nas terras baixas de clima mediterrânico, ciclicamente percorridas pelo fogo, na Península Ibérica. As sementes de oliveira são tratadas com uma solução arrefecida de soda cáustica para saponificar as gorduras que impregnam e impermeabilizam o endocarpo (caroço).

O trevo-subterrâneo reúne numa só planta muitos dos mecanismos de dormência (dormência combinada) e de quebra de dormência estudados neste ponto (Smetham 2003). As cultivares comerciais de trevo-subterrâneo produzem uma elevada percentagem de sementes duras, geralmente superior a 80%, no início do verão. A quebra da dormência, medida pela redução da percentagem de sementes duras, é favorecida por variações acentuadas da temperatura diária. Os ciclos diários de contração e expansão dos tecidos da semente geram fendas no tegumento que, por sua vez, facilitam a embebição da semen-



Figura 247. Quebra de dormência de sementes com tratamento térmico. **A)** Sementes de *Leucaena leucocephala* (*Fabaceae*, *Mimosoideae*), uma importante leguminosa arbórea forrageira tropical, depois de quebrada a dormência com água quente. **B)** Sementeira em sacos de plástico; plantas já germinadas ao fundo. [Guné-Bissau; fotos do autor].

te em água e a germinação. A exposição a temperaturas diurnas elevadas, acima dos 50-60°C, é particularmente eficiente na quebra da dormência física. Por conseguinte, a remoção mecânica ou o pastoreio da biomassa pratense seca no estio, reduz o ensombramento do solo e diminui o número de sementes duras no final do verão-início do outono. O enterramento profundo das sementes tem um efeito inverso. As sementes de trevo-subterrâneo somam à dormência física uma dormência fisiológica governada pelos teores de CO₂ no solo, pela temperatura e pela presença de substâncias inibitórias no tegumento. Baixos teores de CO₂ na atmosfera do solo e temperaturas superiores a 20°C prolongam a dormência. Chegado o período húmido outonal, a atividade biológica do solo aumenta e o teor de CO₂ na atmosfera do solo sobe. A temperatura desce, a água da chuva arrasta os inibidores acumulados no tegumento, e as sementes de trevo-subterrâneo com o tegumento fendilhado germinam em massa. As dormências física e fisiológica desempenham um papel essencial na regulação do ciclo biológico desta espécie pratense porque reduzem o risco de germinações estivais, por exemplo após trovoadas intensas. A dormência física serve ainda para lidar com as flutuações climáticas interanuais porque o seu efeito prolonga-se por mais de um ano dando origem a um banco de sementes. A germinação estival das sementes – as chamadas falsas partidas – representa um enorme risco porque nesta altura do ano as plântulas terão pela frente, com grande probabilidade, um longo período quente e seco. A morte de plântulas no verão prejudica as emergências no outono e compromete a persistência do trevo-subterrâneo no longo prazo. Por isso, a produção de sementes duras é uma característica positivamente selecionada pelos melhoradores.

Germinação da semente

A **germinação** pode ser entendida como a retoma do crescimento do embrião de uma semente madura. As condições exigidas para a germinação das sementes são análogas às requeridas pelos gomos quiescentes ou

dormente. Como referi no ponto anterior, as sementes dormentes só germinam se a dormência for quebrada. As sementes quiescentes ("Etapas do desenvolvimento da semente") necessitam apenas de uma combinação apropriada de água, temperatura e oxigénio para germinar.

As condições ambientais necessárias para a germinação das sementes quiescentes são determinadas pelo genótipo: variam de espécie para espécie, ou mesmo entre proveniências ou cultivares da mesma espécie. As sementes não germinam sem água, e água a mais impede a difusão do O₂, aumenta a concentração de CO₂ (um inibidor frequente da germinação) no solo e favorece ataques fúngicos ou bacterianos. Muitas plantas aquáticas, pelo contrário, germinam submergidas em água. A luz deprime ou inibe a germinação de muitas sementes; *e.g.*, de grande parte das árvores de fruto. A **taxa de germinação** das sementes – número de sementes germinadas por unidade de tempo, geralmente expressa em percentagem – varia com a temperatura. As plantas extratropicais geralmente germinam com temperaturas mais baixas do que as plantas tropicais. Em agricultura, quanto mais pequenas as sementes menor a profundidade de sementeira, e mais importante o esmiuçamento da camada de solo onde se encontram (**cama da semente**, na terminologia agrónomica) de modo a garantir um contacto estreito entre as partículas do solo e a semente. A formação de uma crosta na superfície do solo pela ação mecânica da chuva nas partículas do solo, sobretudo nos solos de textura fina, é uma importante causa de germinações deficientes em muitas culturas agrícolas (*e.g.*, milho-graúdo). O pH do solo também influencia a germinação da semente.

A germinação principia com a **embebição em água** (= humectação) da semente, segue-se o aumento do volume do embrião, a ativação dos meristemas embrionários e a mobilização das reservas acumuladas nos cotilédones ou em tecidos de reserva em direção ao embrião. O embrião ao aumentar de volume pressiona o perisperma e este rompe-se. Guiada por um geotropismo positivo, a raiz primária emerge da semente, geralmente pelo micrópilo, e afunda-se no solo. No extremo oposto do embrião, o meristema caulinar tem um geotropismo positivo e produz caule e folhas. O alongamento dos primeiros entrenós caulinares encaminha a plúmula para a superfície do solo. Nas espécies de **germinação epígea**, os cotilédones são arrastados para fora do solo pelo alongamento do hipocótilo. Nas sementes de **germinação hipógea**, o entrenó hipocotilar alonga-se muito pouco e os cotilédones permanecem enterrados ou à superfície do solo. São epígeos o feijão-comum, as couves, a macieira, a pereira, a cerejeira, a oliveira ou os cafeeiros; os cereais, o pessegueiro, a amendoeira e os citrinos são hipógeos. A manifestação das plântulas à superfície do solo designa-se por **emergência**. Muitos autores consideram que a germinação da semente termina com a emergência da radícula, outros alargam este período até à emergência de folhas acima da superfície solo. São **plântulas** as plantas recém-

-germinadas que ainda apresentam os cotilédones; depois da queda dos cotilédones diz-se que são **plantas jovens** (L. Caixinhas, com. pessoal).

A germinação implica a desorganização da proteção conferida ao embrião pelas estruturas da semente, em particular pelo tegumento. A reativação do catabolismo aumenta o consumo de energia e reduz a relação C/N (relação carbono-azoto) na semente. Caso existam, verifica-se uma diminuição da concentração de substâncias químicas para deter a herbivoria; *e.g.*, alcaloides quinolizidínicos das sementes de *Lupinus* (*Fabaceae*) «tremoceiros». A germinação das sementes é, portanto, um período particularmente sensível do ciclo de vidas plantas – a competição com as plantas vizinhas, os patogéneos ou a herbivoria podem causar taxas de mortalidade muito elevadas, quer em populações naturais de plantas, quer nos agroecossistemas.

As reservas das sementes suportam a germinação, emergência e a diferenciação das primeiras folhas. As sementes sem reservas – **microsementes** – adquirem energia parasitando plantas (plantas parasitas, *e.g.*, lantáceas) ou fungos (**plantas micoparasitas**, *e.g.*, orquídeas). Em condições naturais, as microsementes não germinam sem a presença do hospedeiro (Eriksson & Kainulainen 2011), razão pela qual são difíceis de propagar. A sementeira em vaso, na proximidade da planta mãe é o processo mais prático de propagar orquídeas por semente. Em alternativa, a sementeira pode ser feita em turfa, junto com pedaços de raiz de plantas da mesma espécie, para inocular o substrato com fungos simbiotes. Estas técnicas são pouco eficientes, ou mesmo impossíveis de aplicar a muitas espécies. Comercialmente a propagação de orquídeas por semente é realizada *in vitro*.

Na impossibilidade de fazer uma revisão profunda do tema germinação da semente, nas duas secções que se seguem estudam-se duas espécies – a *Z. mays* «milho-graúdo» e o *Phaseolus vulgaris* «feijoeiro-comum» (Figura 248) – que servem de modelo para as duas das mais importantes famílias de plantas cultivada, respetivamente, as gramíneas e as leguminosas.

Semente e germinação do milho-graúdo

A semente do milho-graúdo, como as restantes sementes de cereais, contém 12-14 % de água. Embora sujeito a algumas variações, o endosperma, o embrião e o tegumento da semente+pericarpo correspondem, respetivamente, a 85 %, 10 % e 5% do peso seco da cariopse de milho-graúdo. A germinação no milho-graúdo principia com uma rápida embebição de água. As sementes têm de absorver pelo menos 30% do seu peso em água para que a germinação possa prosseguir (Nielsen 2014). Após um sinal hormonal emitido pelo embrião, a camada de aleurona produz enzimas capazes de desdobrar o amido. Começa, então, a mobilização dos nutrientes do endos-

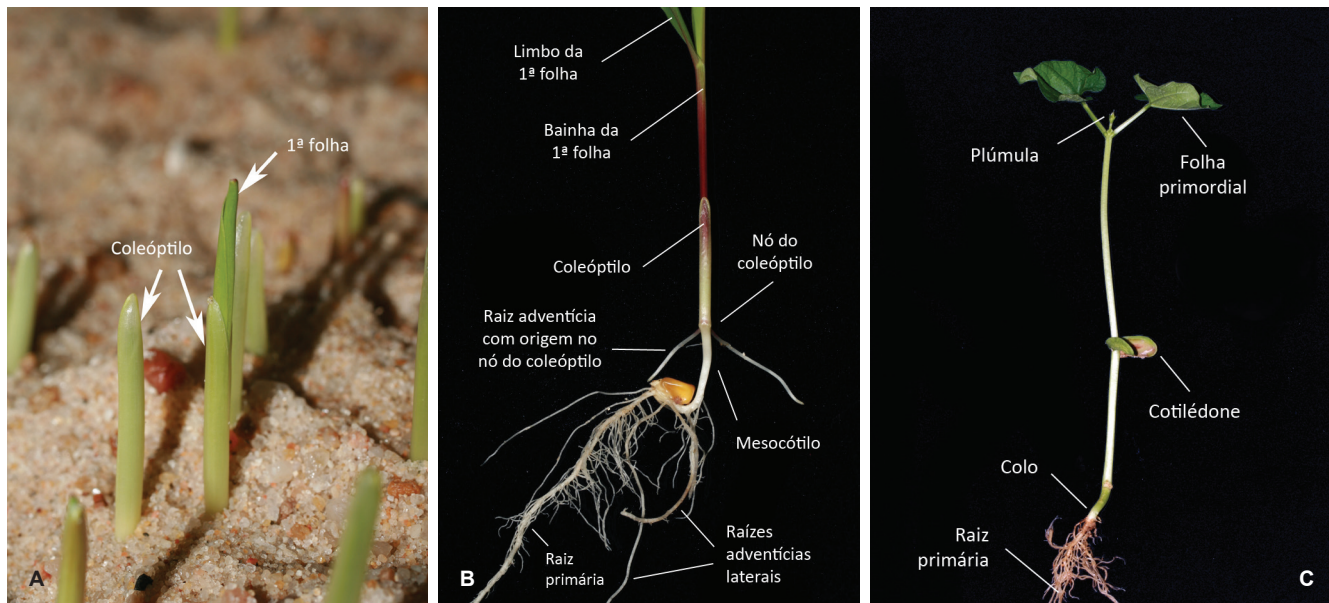


Figura 248. Germinação da semente em mono e dicotiledóneas. A) Plântulas recém-germinadas milho-graúdo. B) Plântula de milho-graúdo. C) Plântula de feijoeiro-comum. [Fotos do autor].

perma para o embrião mediada pelo escutelo, e a divisão e o alongamento das células com capacidade meristemática.

O milho-graúdo é uma espécie hipógea: a semente permanece inumada no solo. Em condições ideais a coleorriza emerge da base da semente 2-3 dias depois da embebição protegendo, temporariamente, a radícula no seu interior. No mesmo dia, ou vários dias depois em solos frios, emerge a raiz primária e em seguida um número variável de **raízes seminais laterais** (geralmente duas) mais o coleóptilo. As raízes seminais laterais têm uma origem adventícia no nó do escutelo estando ausentes em muitas espécie de gramíneas. No milho-graúdo, a raiz primária e as raízes seminais têm a particularidade, de desempenhar um papel determinante da absorção de água durante uma parte significativa do ciclo de vida da espécie (Navara 1987).

O coleóptilo protege a plúmula durante o seu percurso no solo. O entrenó que liga o coleóptilo à semente – o **mesocótilo**^[117] – alonga-se nas sementes muito enterradas e empurra o coleóptilo em direção à superfície do solo. O comprimento do coleóptilo e do mesocótilo, e a profundidade a partir da qual uma semente é capaz de germinar, estão relacionados com a quantidade de reservas armazenadas no endosperma, ou seja, dependem do peso da semente. O milho pode ser semeado até 7 cm de profundidade. Em condições ótimas, o intervalo de tempo entre a sementeira e a emergência ronda 1 semana (Nielsen 2014). Atingida a superfície do solo, o coleóptilo cessa de se alongar, rompe-se e do seu interior emerge a primeira folha (Figura 248-A). Esgotadas as reservas, o que resta da semente senesce e acaba por se destacar da planta, no interior do solo. Cerca de 10 dias depois

da germinação despontam raízes adventícias no nó do coleóptilo e em seguida dos restantes nós subterrâneos. Estas raízes vão constituir o sistema radicular da planta jovem e adulta de milho porque tanto a raiz primária como as raízes laterais seminais morrem precocemente. As raízes escora, inseridas em nós aéreos, formam-se cerca de 6 semanas após a germinação (Feldman cit. Hochholtinger *et al.* 2004).

Semente e germinação do feijoeiro-comum

As leguminosas exigem mais água no solo para germinar e a embebição é mais lenta do que a das gramíneas. O feijoeiro-comum tem uma germinação epígea; muitas outras leguminosas são hipógeas (*e.g.*, ervilheira). O sistema radicular é de tipo aprumado, estando a raiz principal já diferenciada na semente. As raízes secundárias são pós-embriónicas: diferenciam-se a partir da raiz primária. O alongamento do hipocótilo sucede a emergência da raiz. Numa fase inicial, o hipocótilo alonga-se e arqueia-se acentuadamente, formando-se um **arco hipocotilar**. Quando atinge a superfície do solo, sob a influência da luz, o arco hipocotilar apruma-se transportando os cotilédones e a plúmula para fora do solo. O arco hipocotilar protege a plúmula de eventuais danos mecânicos causados pelas partículas do solo. Atingida a superfície do solo, os cotilédones desempenham, temporariamente, a função fotossintética antes de senescerem. Nos *Lupinus* «tremoceiros», os cotilédones continuam funcionais e fotossintéticos até ao princípio da primavera (Figura 7). A germinação do feijoeiro-comum, sobretudo nos solos de textura fina, é irregular; com frequência os cotilédones soltam-se no trajecto a caminho da superfície do solo. Para obviar este problema, tradicionalmente semeiam-se 2-4 sementes por covacho, ou semeia-se denso, em linha, para depois desbastar.

[117] Os *Triticum* e demais *Poaceae* da subfamília *Pooideae* não alongam o mesocótilo. Esta capacidade é exclusiva das plantas das subfamílias *Chloridoideae* e *Panicoideae* (Grass Phylogeny Working Group 2001).

2. REPRODUÇÃO ASSEXUADA

VANTAGENS E DESVANTAGENS DA REPRODUÇÃO ASSEXUADA

A **reprodução assexuada** oferece várias vantagens frente ao seu equivalente sexuado, quer em condições naturais e semi-naturais, quer no âmbito dos sistemas de agricultura. Da lista resumida no **Quadro 51** destaco, pela sua importância agronómica e silvícola, a conservação das características genéticas dos indivíduos parentais.

A maioria das plantas cultivadas propagadas por via sexual é anual ou bienal. São também propagadas por semente sexuais as plantas lenhosas de uso florestal. Nos programas de melhoramento de plantas agrícolas e florestais procura-se obter populações de fenótipo superior (*e.g.*, mais produtivas e resistentes a doenças), uniforme (plantas similares entre si) e estável (constante de geração para geração). Uma forma corrente de "estabilizar o fenótipo" nas plantas propagadas por semente passa pelo desenvolvimento de **cultivares de linhas puras** (*pure lines*), constituídas por indivíduos **homozigóticos**^[118], geneticamente similares entre si (Hartmann *et al.* 2014b). As linhas puras são muito usadas em plantas autogâmicas como sejam os cereais e várias hortícolas (*e.g.*, alface e feijoeiro-comum).

Os indivíduos de cultivares multiplicadas assexuadamente – **cultivares clonais**^{[119][120]} – têm, igualmente, uma ascendência comum próxima e um genoma similar. Em contrapartida são, geralmente, muito **heterozigóticos**, *i.e.*, a percentagem de genes representados com dois alelos^[121] é elevada. Nestas plantas, a reprodução sexuada dá origem a populações fenotipicamente heterogêneas,

[118] A homozigotia nunca é total. Nas linhas puras >90% dos *loci* têm apenas um alelo (Brown *et al.* 2014).

[119] Os **clones** são indivíduos geneticamente iguais obtidos assexuadamente a partir de uma planta mãe.

[120] Existem outros tipos de cultivares além das cultivares de linhas puras e clonais; *e.g.*, cultivares sintéticas, cultivares híbridas e cultivares transgênicas. O seu estudo está para além dos objetivos deste livro.

[121] Maior número de alelos das espécies poliploides.

Quadro 51. Vantagens da reprodução assexuada frente à reprodução sexuada.

Vantagem	Comentários/exemplos
Dispensa polinizadores e os riscos daí inerentes	As condições climáticas adversas ao voo dos polinizadores têm, geralmente, um efeito menos negativo a neutro na reprodução assexuada.
Evita o desmembramento pela sexualidade de combinações génicas favoráveis	A recombinação genética de origem sexual pode ser contra-adaptativa em habitats muito especializados (<i>e.g.</i> , rochas ultrabásicas) [Vol. II]. A maior parte das plantas propagadas assexuadamente são heterozigóticas e produzem descendência sexual muito distinta dos indivíduos parentais, de menor interesse agronómico.
Possibilita a reprodução de indivíduos estéreis bem adaptados e/ou com características agronómicas desejáveis	A bananeira é um exemplo bem conhecido: as cultivares mais difundidas são triploides e estéreis.
Evita a necessidade de quebrar a dormência de sementes	A quebra da dormência da semente tem custos e consome tempo. De qualquer modo, a dormência de propágulos é um fenómeno frequente.
Permite ultrapassar limitações ambientais, bióticas e abióticas	Os porta-enxertos tolerantes a diferentes pragas e doenças são indispensáveis em citrinos ou no castanheiro. Existe toda uma panóplia de porta-enxertos de videira adaptados a diferentes condições de solo (<i>e.g.</i> , solos secos vs. solos húmidos, ou solos ácidos vs. com elevados teores de calcário ativo). A multiplicação vegetativa permite curto-circuitar estádios fenológicos iniciais da propagação por semente (<i>e.g.</i> , germinação e plântula) muito sensíveis às condições ambientais e a pragas e doenças.
Permite manipular a arquitetura das plantas	A enxertia em porta-enxertos ananizantes revolucionou a fruticultura moderna (<i>e.g.</i> , macieira, pereira e cerejeira).
Antecipa o investimento no crescimento vegetativo, com eventuais ganhos competitivos	A germinação e a plântula são estádios fenológicos demorados porque as reservas da semente são escassas, e as plântulas têm uma superfície fotossintética exígua. Uma estaca de videira ou um tubérculo de batateira dispõem de mais recursos para investir em crescimento, antecipando-se as produções com plantas mais competitivas frente às infestantes.
Antecipa a floração e a produção de fruto através de um encurtamento da fase juvenil	O uso de propágulos provenientes de partes maduras da planta-mãe, e de embriões agamospérmicos antecipa a floração.

com indivíduos distintos dos indivíduos parentais, geralmente de menor interesse económico. A reprodução assexuada é usada para "estabilizar o fenótipo" de plantas heterozigóticas desde os primórdios da agricultura. A lista de espécies cultivadas propagadas deste modo é enorme. O ananás, batateira, batateira-doce, mandioca, cana-de-açúcar e grande parte das árvores de fruto, por exemplo, são multiplicados vegetativamente. Os citrinos e a manga podem ser multiplicados por sementes apomíticas (*u.i.*).

As desvantagens da reprodução assexuada e da autopolinização são parcialmente coincidentes. Uma e outra são formas de escapar a alguns dos riscos e inconvenientes da alogamia ("[Vantagens e desvantagens da polinização cruza-](#)

Quadro 52. Tipos de multiplicação vegetativa.

Tipo	Descrição, comentários e exemplos
Tipos principais	
Divisão de rizomas	<i>E.g., Iris (Iridaceae)</i> «lírios»
Divisão de estolhos	<i>E.g.,</i> morangueiro e <i>Chlorophytum comosum (Agavaceae)</i> «clorofito».
Tubérculos	Com tubérculos inteiros ou divididos; <i>e.g.,</i> batateira e <i>Dioscorea alata (Dioscoreaceae)</i> «inhame-da-costa».
Estacaria	Neste tipo de propagação destacam-se das plantas-mãe e enterram-se fragmentos (estacas) de folha, caule ou raiz deixando uma porção variável acima e abaixo da superfície do solo. Após o enraizamento e pegamento, as estacas são transplantadas em raiz nua ou com torrão para local definitivo (<i>v.i.</i> exemplos).
Mergulhia	Na mergulhia promove-se a formação de raízes adventícias colocando caules jovens, não destacados da planta-mãe, em contacto com o solo ou com um substrato adequado; após enraizamento os caules são destacados da planta-mãe (“desmamados”) e transplantados para local definitivo (<i>v.i.</i> exemplos).
Pôlas radiculares (= rebentões de raiz)	Envolve a utilização de ramos epicórmicos resultantes do abrolhamento de gomos adventícios localizados nas raízes de plantas lenhosas (<i>root suckers</i>). Pontualmente utilizada na perpetuação de povoamentos florestais explorados em talhadia (<i>e.g.,</i> carvalhais de <i>Quercus pyrenaica [Fagaceae]</i> «carvalho-negral») e na propagação de algumas espécies ornamentais (<i>e.g., Salix [Salicaceae]</i> «salgueiros», <i>Acacia melanoxylon [Fabaceae]</i> «acácia-austrália» e <i>Cordyline australis [Laxmanniaceae]</i> «fiteira»).
Rebentos de raiz (= rebentos radiculares)	Fragmentos de raiz de plantas herbáceas que, na época apropriada, originam lançamentos caulinares; <i>e.g.,</i> três importantes infestantes na Europa, o <i>Cirsium arvense (Asteraceae)</i> , o <i>Convolvulus arvensis (Convolvulaceae)</i> e o <i>Rumex acetosella (Polygonaceae)</i> . Não existe um termo em língua portuguesa, de uso estabelecido, para este tipo de multiplicação vegetativa, conhecido em francês por <i>drageon</i> e em inglês por <i>root shot</i> ; rebento de raiz ou rebento radicular são opções razoáveis.
Pôlas (= rebentões, pôlas caulinares)	Pressupõe a utilização de ramos epicórmicos provenientes do abrolhamento de gomos dormentes ou adventícios, localizados no colo (pôlas do colo) ou na touça de plantas lenhosas (pôlas de touça , rebentos de touça ou rebentões de touça; <i>stump sprouts</i>). As touças (ou toças) são a porção remanescente após corte, regra geral coincidente com a região do colo, do tronco das espécies lenhosas com regeneração vegetativa. As pôlas de touça são utilizadas na perpetuação de povoamentos florestais explorados em talhadia (<i>e.g.,</i> carvalhais, castinçais e eucaliptais).
Enxertia	Consiste em fazer desenvolver sobre uma parte de uma planta (cavalo, porta-enxerto ou hipobionte) uma outra (enxerto ou epibionte) da mesma espécie ou de outra espécie filogeneticamente próxima; <i>e.g.,</i> enxerto de <i>Pistacia vera (Anacardiaceae)</i> «pistácio» sobre <i>P. terebinthus</i> «cornalheira» ou pereira sobre marmeleiro. Nas plantas enxertadas, o sistema radicular pertence ao porta-enxerto e a parte aérea ao enxerto ou é partilhada entre este e o cavalo. A enxertia é fácil de realizar em muitas dicotiledóneas através do contacto câmbio-câmbio mas muito difícil nas monocotiledóneas (somente através do contacto entre meristemas intercalares). O sucesso da enxertia depende, em grande medida, de um bom contacto entre os câmbios do enxerto e do cavalo.
Tipos mais importantes de propagação por estaca	
Estacas folheares	<i>E.g., Peperomia caperata (Piperaceae)</i> «peperómia», <i>Saintpaulia ionantha (Gesneriaceae)</i> «saintpaulia» e <i>Sansevieria trifasciata (Asparagaceae)</i> «sanseviéria».
Estacas caulinares	O número de gomos enterrado ou emerso acima do solo varia com a espécie e cultivar. Dois critérios maiores de classificação: (a) Quanto ao tipo: as estacas caulinares podem envolver ramos inteiros (tanchões) ou fragmentos de caule. Neste último caso distinguem-se: (i) estacas-simples – segmento de ramo da mesma ordem, <i>e.g., Salix (Salicaceae)</i> «salgueiros», <i>Platanus orientalis var. acerifolia (Platanaceae)</i> «plátano», oliveira, <i>Chrysanthemum (Asteraceae)</i> «crisântemos», <i>Euphorbia pulcherrima (Euphorbiaceae)</i> «poinsétia», <i>Dianthus caryophyllus (Caryophyllaceae)</i> «cravo» e mandioca; (ii) estacas-talão – segmento de ramo com a casca ou parte do ramo de ordem superior onde se insere, <i>e.g., Populus alba (Salicaceae)</i> «choupo-branco», <i>Ulmus (Ulmaceae)</i> «ulmeiros» e <i>Taxus baccata (Taxaceae)</i> «teixo»; (b) Quanto ao atempamento: (i) herbáceas – ramos do ano colhidos durante o período de crescimento vegetativo, <i>e.g., Dianthus caryophyllus (Caryophyllaceae)</i> «cravo» e <i>Ipomoea batatas (Convolvulaceae)</i> «batata-doce»; (ii) semilenhosas – ramos do ano colhidos próximo do final da estação de crescimento, <i>e.g., Olea europaea var. europaea</i> e <i>Theobroma cacao (Malvaceae)</i> «cacaueiro»; (iii) lenhosas – colhidas no período de repouso vegetativo, <i>e.g., Cydonia oblonga (Rosaceae)</i> «marmeleiro», videira-europeia, <i>Malus domestica (Rosaceae)</i> «macieira» e <i>Manihot esculenta (Euphorbiaceae)</i> «mandioca».
Estacas radiculares	<i>E.g.,</i> divisão de raízes de <i>Dahlia (Asteraceae)</i> «dálías».
Tipos mais importantes de propagação por mergulhia	
Simples	Caules dobrados e enterrados, mantendo acima do solo alguns gomos na extremidade distal; <i>e.g., Magnolia grandiflora (Magnoliaceae)</i> «magnólia», método mais usado na propagação da videira na Idade Média.
Invertida	Ao contrario mergulhia simples é enterrada no solo a extremidade distal do caule; de uso pouco frequente.
Total, chinesa ou cameação	Caules enterrados a todo o comprimento ficando emersa a extremidade distal; as gemas voltadas para cima dão origem a caules aéreos formando-se raízes na face oposta; uso pouco frequente.
Múltipla ou em serpentina	Um único caule, de grande dimensão, mergulhado por mais uma vez no solo. Usado na propagação de trepadeiras; <i>e.g., Clematis (Ranunculaceae)</i> «clemátides» e <i>Wisteria (Fabaceae)</i> «glícínias».
Amontoa	Caules (<i>e.g.,</i> varas de uma touça) amontoados (cobertos de solo) sem torção artificial dos ramos. O enraizamento pode ser forçado com a aplicação de anéis de arame na base dos caules. Técnica aplicada a plantas difíceis de propagar por estaca; <i>e.g., Q. suber (Fagaceae)</i> «sobreiro», <i>Tilia (Malvaceae)</i> «tílias», <i>Hibiscus (Malvaceae)</i> «hibiscos», e porta-enxertos de macieira, aveleira e castanheiro.
Alporquia (= mergulhia aérea)	Formação de raízes induzida através da colocação de um substrato humedecido sustido por um plástico, pano ou vidro, em torno de um caule aéreo; <i>e.g.,</i> pitangueiras, <i>Camellia japonica (Theaceae)</i> «cameleira», litchi e jabuticabeira.
Tipos mais importantes de propagação por enxertia	
De encosto	União lateral de duas plantas com sistemas radiculares independentes; após o pegamento uma delas é destacada. Correntemente praticada em meloeiro; adequada a todas as espécies que se propaguem por garfo ou por borbulha.

De garfo (= ramo destacado)	Uma porção de caule (garfo), com um pequeno número de gomos, é retirado de uma planta-mãe; a extremidade proximal é, geralmente, cortada em forma de bisel e inserida num porta-enxerto; o enxerto é posteriormente envolvido por rafia ou um substituto equivalente. Muito usada em macieira, pereira, videira-europeia e em castanheiro. Existem muitos subtipos de enxertia por garfo que não cabe aqui desenvolver, <i>e.g.</i> , enxertia de fenda simples, de fenda cheia, de fenda inglesa, de fenda dupla, em ômega, incrustação, e de coroa ou cabeça. Geralmente realizada no final do inverno-início da primavera, pouco antes do abrolhamento.
De gomo	Na chamada enxertia de borbulha (tipo mais comum) faz-se uma incisão na casca do porta-enxerto até ao câmbio, em forma de T ou de T invertido; afastam-se duas abas pelo câmbio e abre-se uma "janela" onde se insere-se um fragmento de casca com uma gema (borbulha); a borbulha é depois envolvida com rafia ou um substituto equivalente. Técnica corrente em <i>Citrus</i> (<i>Rutaceae</i>) e prunóideas (<i>Rosaceae</i>). Outras variantes da enxertia de gomo: de placa, de anel, de flauta (tradicional em castanheiro) e de gomo destacado. É realizada com o câmbio ativo. Nas regiões extratropicais do hemisfério norte, as enxertias de gomo feitas em Maio-Junho (gomo pronto) abrolham no próprio ano; as enxertias de agosto e setembro (gomo dormente) abrolham no ano seguinte.

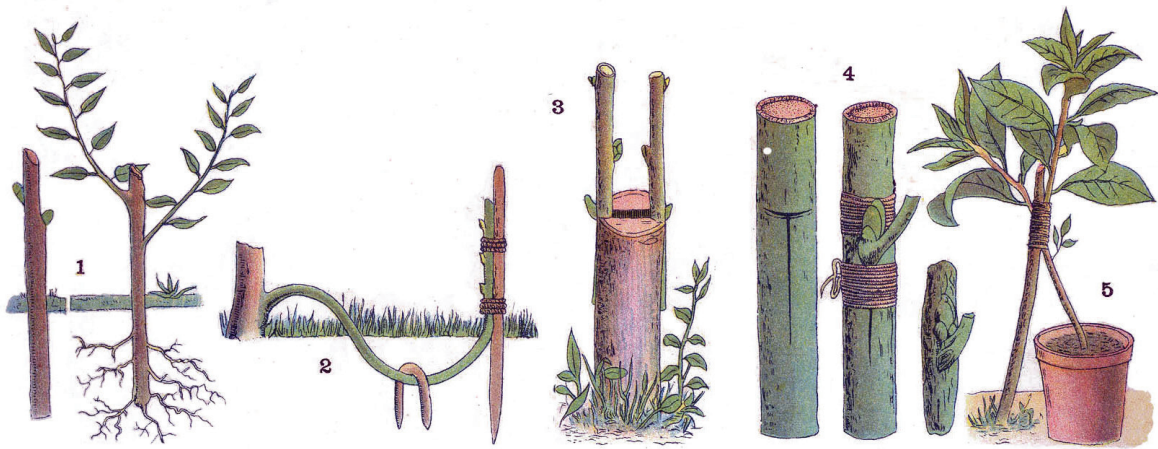


Figura 249. Tipos de propagação vegetativa: 1. Estacaria, 2. Mergulhia simples, 3. Enxertia de garfo de fenda dupla. 4. Enxertia de borbulha. 5. Enxertia de encosto. [Coutinho 1898].



Figura 250. Pôlas de touça num talhadia de castanheiro. [Foto do autor].

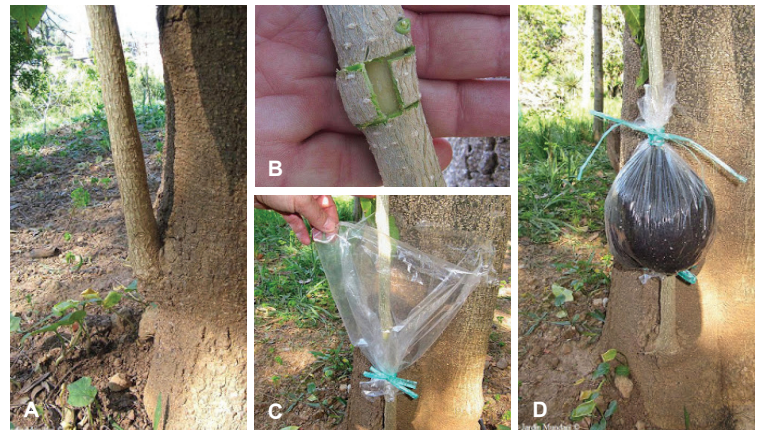


Figura 252. Alporquia em *Casimiroa edulis* (*Rutaceae*), uma árvore de frutos comestíveis originária da América Central. **A)** Ramo epicórmico. **B)** Incisão anelar para estimular a emissão de raízes adventícias. **C)** Plástico para conter o substrato. **D)** Alporque concluído. [Adaptado de <https://www.portalfruticola.com>].



Figura 251. Propagação por estaca de mandioca (Guiné-Bissau). [Foto do autor].

da", Quadro 42). Em contrapartida reduzem a variação genética – a matéria prima de evolução e do melhoramento vegetal. No longo prazo, nenhuma espécie pode dispensar a sexualidade ou a alogamia sem um agravamento dos riscos de extinção [Vol. II]. Em termos estritamente agronômicos, a reprodução assexuada tem ainda a desvantagem dos propágulos (*e.g.*, estacas, borbulhas, tubérculos e estolhos) serem mais difíceis e caros de colher, transportar e armazenar, de terem uma viabilidade temporal geralmente mais curta do que a semente e aumentarem a prevalência e os estragos de algumas doenças.

A multiplicação vegetativa perpetua um vasto grupo de doenças de plantas de etiologia viral ou micoplásmica. Este inconveniente é particularmente nocivo na batateira. A multiplicação da espécie por tubérculos origina um rápido incremento da carga de vírus transmitidos por afídeos que só pode ser revertida por reprodução sexuada ou através do uso de propágulos sãos, obtidos por técnicas especializadas de cultura de tecidos. Os agricultores renovam todos os anos, ou ano sim ano não, a batata-semente (tubérculos usados na propagação da batata) por causas sanitárias. A semente é uma alternativa interessante à propagação por tubérculos nas regiões com uma elevada incidência de doenças virais, onde os agricultores não têm capacidade para adquirir material vegetativo saudável, ou a importação de batata-semente é demasiado cara (Golmirzaie *et al.* 2004). Com poucas gramas de semente substituem-se 2t/ha de batata-semente, obtendo-se plantas saudáveis, isentas de vírus. A propagação por semente comporta vários inconvenientes. De modo a obter progénies suficientemente homogêneas e produtivas são realizados cruzamentos controlados, tecnicamente exigentes, com cultivares selecionadas. As plântulas de batateira são sensíveis à competição por infestantes, a défices de água e a alguns fungos de solo. E o ciclo da cultura aumenta 15 a 20 dias. A vinha, o morangueiro, a mandioca, e muitas outras culturas multiplicadas vegetativamente, enfrentam problemas sanitários similares.

TIPOS DE REPRODUÇÃO ASSEXUADA

Os tipos mais importantes de reprodução assexuada entre as plantas-terrestres são os seguintes:

- **Produção de esporos** – fundamental dos 'briófitos' e 'pteridófitos';
- **Apomixia**^[122] (= **agamospérnia**) – produção de sementes viáveis não fecundadas a partir de tecidos de origem maternal;
- **Multiplicação vegetativa** (= **reprodução vegetativa**^[123]) – envolve apenas estruturas vegetativas, *i.e.*,

[122] Alguns autores consideram apomixia como um sinónimo de reprodução assexuada. Esta interpretação lata de apomixia caiu em desuso.

[123] A designação reprodução vegetativa é igualmente usada com o significado de reprodução assexuada ou de apomixia. Deve, por isso, ser evitada.



Figura 253. Enxertia de garfo de fenda inglesa em castanheiro. A) Cavalinho depois de atarracado. B) Garfo com bisel já fendido. D) Encaixe do garfo no cavalo. E) Enxertia pronta para ser isolada com rafia ou uma fita plástica adequada. [Fotos do autor].

propágulos (*e.g.*, fragmentos de caule, raiz ou folhas); resulta do abrolhamento de gemas de diferentes tipos e da diferenciação de novas raízes, por regra adventícias;

- **Micropropagação** – produção de clones *in vitro* a partir de uma única célula vegetal somática (= não reprodutiva) ou de uma porção de tecido vegetal (= explante).

A produção de esporos em 'briófitos' e 'pteridófitos' é abordada no próximo capítulo. As técnicas de micropropagação não são discutidas neste texto.

Apomixia

A apomixia é exclusiva dos espermatófitos. *Ca.* 0,1% das angiospérmicas de mais de 40 famílias são apomíticas ou juntam a apomixia com a produção de sementes sexuadas (Mogie *cit.* van Dijk 2009, Carman 1997). A maioria são herbáceas perenes das famílias *Asteraceae* e *Poaceae*. As plantas apomíticas são geralmente perenes, associam a apomixia à multiplicação por via vegetativa (*e.g.*, por rizomas ou estolhos), e exibem um mecanismo que impedem ou reduzem a incidência da autogamia (*e.g.*, autoincompatibilidade, dioiccia ou heterostilia) (Bicknell & Koltunow 2004). A apomixia envolve uma fase unicelular equivalente ao zigoto que aumenta a probabi-

lidade da fixação de mutações (por oposição à multiplicação vegetativa) e restringe a transmissão de vírus para as gerações seguintes (Dijk 2009).

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de **apomixia**:

- Apomixia gametofítica (= partenogênese);
- Apomixia esporofítica (= embrionia adventícia, embrionia somática).

Na **apomixia gametofítica** desenvolve-se um saco embrionário não reduzido ($2n$) a partir de um esporo não reduzido (**diplosporia**) ou de uma célula do nucelo ($2n$) (**aposporia**). Em ambas os tipos ocorre uma etapa gametofítica e a formação de uma oosfera $2n$. A oosfera não reduzida desempenha uma função similar ao zigoto na reprodução sexuada: dá origem a um embrião diploide, neste caso de origem exclusivamente maternal (sem fecundação). A apomixia está estreitamente associada à poliploidia [Vol. II]. É muito frequente tanto em mono como em eudicotiledóneas; e.g., *Rosa* (*Rosaceae*) «roseiras», *Rubus* (*Rosaceae*) «silvas», *Leontodon* (*Asteraceae*) «dentes-de-leão» e numerosas *Poaceae* «gramíneas», entre as quais as temperadas *Poa* e as forrageiras tropicais do género *Brachiaria* (Valle & Savidan 1996).

A **apomixia esporofítica** envolve a diferenciação de um ou mais embriões (**embriões adventícios**) por semente, em substituição ou complementares ao embrião sexual, a partir de células somáticas situadas em qualquer ponto do primórdio seminal, excluindo as células do saco embrionário. Estes embriões são também diploides e de origem exclusivamente maternal. Na apomixia esporofítica, ao contrário da apomixia gametofítica, não ocorre a formação de um gametófito e de uma oosfera. Este processo de reprodução assexuada foi identificado em cerca de 250 espécies de mais de 50 famílias. É muito frequente em *Citrus* (*Rutaceae*) «citrinos» e nas cultivares de mangueira provenientes do SW asiático. Nestas plantas uma semente pode ter mais do que um embrião (**poliembriõnia**) e dar origem a mais de um indivíduo (Figura 254): um dos embriões é sexual e os restantes adventícios. Os embriões adventícios são iniciados mais cedo, conseqüentemente, são maiores e dão origem a plântulas mais vigorosas do que os embriões sexuados. Os embriões adventícios são usados para propagar assexuadamente porta-enxertos (as cultivares para fruto multiplicam-se por enxertia). Os viveiristas sabem distinguir os embriões sexuais e eliminam-nos manualmente para conservar as características das plantas maternas.

A ontogenia da poliembriõnia nas gimnospérmicas é distinta da das angiospérmicas. Divide-se em dois tipos, poliembriõnia (i) simples ou por (ii) clivagem (Buchholz 1926). Como veremos ("[Ciclo de vida das gimnospérmicas](#)", Figura 275), nos primórdios seminais das gimnospérmicas ocorre mais de uma oosfera, portanto pode-se diferenciar mais de um embrião sexual (**embrionia simples**); e.g., *Abies*, *Picea* e *Pseudotsuga* (*Piniidae*). Em algumas



Figura 254. Poliembriõnia em mangueira. [Foto de C.J. Rosetto, <http://www.genetica.esalq.usp.br/pub/seminar/MFSantos-200801-Seminario.pdf>].

espécies (e.g., *Pinus* e *Cedrus*), os embriões sexuais dividem-se em mais de um embrião (**embrionia por clivagem**). Em qualquer dos dois tipos, durante a formação da semente, os embriões competem uns com os outros, geralmente, sobrevivendo apenas um. A poliembriõnia simples é um mecanismo de seleção de gâmetas. Os primórdios seminais das angiospérmicas têm apenas uma oosfera: nunca se diferencia mais de um embrião sexuado. A triagem dos gâmetas é feita pelo estigma e pelo estilete, com menos custos energéticos (o pólen e os tubos polínicos têm menos biomassa do que os embriões).

Multiplicação vegetativa

A multiplicação vegetativa tem como princípio fundamental o facto de algumas células vegetais – pelo menos as células parenquimatosas – serem totipotentes, *i.e.*, conservam a capacidade de se desdiferenciarem e retornar a uma condição meristemática reconstruindo, por essa via, tecidos (e.g., câmbio), órgãos (e.g., raízes e gemas), se necessário todo o corpo da planta. No início deste volume ("[Estrutura modular das plantas. Totipotência celular](#)") defendi que a totipotência e a facilidade com que se propagam vegetativamente as plantas, com fragmentos de caules, de raízes ou folhas, com gomos isolados ou com pequenos aglomerados de células nas técnicas de micropropagação, é uma propriedade emergente da estrutura modular das plantas. Existem numerosos tipos de multiplicação vegetativa; os mais relevantes, e respetivos subtipos, com exemplos, foram concentrados no [Quadro 52](#) (Figura 249, Figura 250, Figura 251, Figura 252, Figura 253).

A multiplicação vegetativa é frequente em ecossistemas naturais e seminaturais. As plantas resultantes de propagação vegetativa dispersam-se de forma menos

eficaz do que a semente e tendem a enraizar na vizinhança das plantas mãe. Em contrapartida têm maior probabilidade de se estabelecer em habitats colonizados por plantas muito competitivas do que as plantas de semente porque constroem a canópis rapidamente e podem, temporariamente, ser sustentadas pela planta mãe. A multiplicação vegetativa é igualmente útil em habitats ciclicamente perturbados, por exemplo, por cheias e ventos que fragmentam, transportam e enterram os propágulos. É um padrão recorrente as plantas invasoras disporem de sistemas eficientes de multiplicação vegetativa (Barret 2011). A enxertia natural (sem intervenção humana) de raízes é comum nas plantas lenhosas, tanto cultivadas como silvestres.

Vejam alguns exemplos. Os sedimentos que marginam as linhas de água europeias são um habitat de excelência para gramíneas estolhosas e rizomatosas (*e.g.*, *Cynodon dactylon*), ou de eudicotiledóneas estolhosas (*e.g.*, *Vinca major*, *Apocynaceae*), rizomatosas (*e.g.*, *Cirsium arvense*, *Asteraceae*) e/ou que regeneram a partir de fragmentos de raiz (*e.g.*, *Convolvulus arvensis*, *Convolvulaceae*). Estas plantas servem-se da turbulência da água para produzir e disseminar propágulos. A *Ammophila arenaria* faz algo similar nas dunas primárias. Pela mesma razão muitas árvores e arbustos ripícolas (que habitam a margem dos rios) pegam facilmente por estaca; *e.g.*, *Salix* e *Populus* na região Holártica, e *Ficus* na África Tropical. Os morangueiros-silvestres (*Fragaria vesca*, *Rosaceae*) espalham-se nas clareiras dos bosques em busca da luz com a ajuda de estolhos enraizantes nos nós. As silvas (*Rubus*, *Rosaceae*) e o *Rhododendron ponticum* (*Ericaceae*) fazem o mesmo por mergulhia. Uma das mais perigosas invasoras do Arquipélago dos Açores, a *Hydrangea macrophylla* (*Hydrangeaceae*), fragmenta-se pela ação do vento em pequenas estacas de fácil enraizamento (Figura 243-A).

AFINIDADE E COMPATIBILIDADE EM ENXERTIA

Quando um enxerto é rejeitado logo após a enxertia diz-se que há falta de **afinidade** ou incompatibilidade absoluta entre o enxerto e o porta-enxerto. Infelizmente, não é possível enxertar árvores de fruto nas árvores dominantes da bosques portugueses (*e.g.*, *Quercus*, *Alnus*, *Fraxinus* e *Salix*): não existe qualquer afinidade entre elas. Um porta-enxerto e um enxerto são **compatíveis** quando são capazes de estabelecer uma ligação sólida e duradoura. Nas enxertias compatíveis, a união entre o enxerto e o porta-enxerto viabiliza um transporte eficiente de água, nutrientes minerais, fotoassimilados e hormonas entre os dois biontes. Há uma continuidade cambial e vascular perfeita. Nas enxertias incompatíveis, as plantas têm um aspecto pouco saudável, crescem pouco, frequentemente a folhagem é amarelada, a folha cai cedo no outono,



Figura 255. Incompatibilidade da enxertia. Sinais de incompatibilidade em maceiras enxertadas em porta-enxertos ananícantes M9. [Foto do autor].

são pouco longevas e quebram facilmente pelas enxertias. Muitas vezes o enxerto e o porta-enxerto não têm o mesmo diâmetro e/ou desenvolve-se um inchaço acima ou abaixo do ponto de enxertia (Figura 255). As conexões vasculares são irregulares.

A compatibilidade é difícil antecipar. A prática demonstra que quanto maior a similaridade genética entre o enxerto e o porta-enxerto portanto, quanto menor a sua distância evolutiva e maior a sua afinidade taxonómica, maior o sucesso das enxertias. Quer isto dizer que a probabilidade de obter enxertias compatíveis diminui na seguinte ordem: entre indivíduos do mesmo clone > entre clones > enxertias interespecíficas > intragenéricas > intergenéricas. A intensidade da incompatibilidade é variável e pode revelar-se imediatamente ou vários anos após a enxertia.

MULTIPLICAÇÃO VEGETATIVA A NÍVEL ANATÓMICO

Estacaria e mergulhia

O sucesso da estacaria e da mergulhia depende da emissão de raízes adventícias a partir de caules ou, em casos muito particulares, de folhas. As raízes adventícias geralmente partem da proximidade de feixes vasculares, podendo estar pré-formadas ou a sua diferenciação ser estimulada *ad novo* por exemplo por feridas (*e.g.*, corte de estacas ou incisão anelar na alporquia) (mais informação em "[Tipos de raízes](#)"). A bibliografia não é clara se as técnicas usadas para estimular o enraizamento, como sejam o estiolamento (*e.g.*, amontoa com terra de rebentos), a aplicação de anéis metálicos na base dos caules na amontoa ou o uso de reguladores de crescimento, atuam em

primórdios radiculares pré-formados ou estimulam a sua formação *ad novo*.

A emissão de raízes adventícias tem um forte controlo genético: varia de espécie para espécie e, no âmbito da mesma espécie, entre genótipos. Iniciada a diferenciação de raízes adventícias estas têm que irromper pelos tecidos da planta até ao exterior. A presença de anéis de esclerênquima e de uma periderme espessa dificultam o enraizamento de estacas e mergulhões. O uso de estacas semi-lenhosas (de ramos do ano de atempamento incompleto) e a realização de feridas na base das estacas são duas técnicas para ultrapassar estas dificuldades.

Enxertia

O reconhecimento macroscópico da posição anatómica do câmbio nos caules tem um enorme interesse prático em agronomia. Nas enxertias, sejam elas de encosto, garfo ou borbulha (Quadro 52), procura-se um contacto íntimo entre o câmbio do enxerto e do porta-enxerto. No período de mais intenso crescimento vegetativo (em Maio, no hemisfério norte), é tão fácil destacar o felema (e os tecidos a ele exteriores) pela felogene como a casca pelo câmbio. Abrir uma janela de enxertia pela felogene é um erro de principiante nas enxertias de borbulha.

O sucesso das enxertias entre indivíduos compatíveis depende do desenvolvimento de um câmbio e de um sistema vascular comuns. A consolidação das enxertias tem quatro etapas. Primeiro diferencia-se um calo na superfície dos cortes, a partir de células danificadas do câmbio, de células do parênquima lenhoso ou do xilema imaturo. Em seguida ocorre uma interpenetração das células do calo de ambos os biontes. Das células do calo localizadas na margem da ferida, inicia-se um câmbio ao mesmo tempo que se regenera uma felogene. O novo câmbio começa a funcionar, produz novo tecido vascular e é estabelecida a circulação de seiva xilémica e floémica entre os simbiontes. O enxerto só pode crescer depois de construída a conexão vascular. Na primavera bastam três dias para verificar se uma borbulha pegou com sucesso.

QUIMERAS

Diz-se que uma planta é uma **quimera** quando células de pelo menos dois genótipos distintos se multiplicam lado a lado, num de terminado tecido. As quimeras



Figura 256. Quimeras. Quimera de folhas variegadas de *Dracaena fragrans* (Asparagaceae), uma planta ornamental de interior de origem africana. [Foto do autor].

formam-se por mutação de células somáticas a nível meristemático, espontânea ou induzida através de radiações ionizantes ou de substâncias químicas mutagénicas. As mutações nos meristemas dos propágulos resultam em tecidos quiméricos que podem ser transmitidos ou não à progénie.

As quimeras são classificadas em função do tipo de mutação e da posição da célula mutante no meristema (Lineberger s.d). Uma quimera passa despercebida se a mutação dá origem a células similares às células não mutantes, ocorre numa zona profunda do caule em formação (*e.g.*, no meristema fundamental), ou acontece numa célula quase diferenciada e fica, por isso, circunscrita num pequeno aglomerado de células. Se a mutação ocorre próximo ápice do meristema todas ou uma parte as células diferenciadas serão mutantes. A quimeras de células clorofiladas (verdes) e células sem clorofila são as mais conhecidas. As cultivares de folhas com faixas amarelas (sem clorofila) de *Chlorophytum comosum* (Agavaceae), *Dracaena fragrans* (Asparagaceae) (Figura 256) e de *Agave americana* (Agavaceae) «piteira» são extensivamente cultivadas na Europa e nos trópicos.

3. CICLOS DE VIDA DAS PLANTAS-TERRESTRES

A informação veiculada por este livro esteve até ao momento centrada nas angiospérmicas. Ficou demonstrado que os esporófilos ♂ e ♀ (e a flor) das angiospérmicas têm uma ancestralidade comum, e que os seus gametófitos ♂ e ♀ foram profundamente simplificados pela evolução. As gimnospérmicas, embora mais antigas do que as angiospérmicas, foram propositadamente omitidas porque possuem estruturas reprodutivas mais complexas, variáveis de grupo para grupo e, em muitos casos, não homólogas. O mesmo ocorre com os 'pteridófitos' e os briófitos. Por tudo isto é mais pedagógico principiar o estudo das estruturas e processos envolvidos nos ciclos de vida das plantas-terrestres pelas angiospérmicas e só depois abordar os ciclos de vida das plantas de esporulação livre e das gimnospérmicas. Assim sendo, inicio este capítulo com um resumo dos conceitos fundamentais sobre ciclos de vida. Depois, seguindo uma ordenação filogenética dos grupos mais antigos para os mais derivados, abordo em primeiro lugar o ciclo de vida das plantas de esporulação livre, mais concretamente dos 'briófitos' e 'pteridófitos' (Figura 261, Figura 262). As estruturas destes grupos serão trabalhadas com um pouco mais de detalhe no Vol. II. Em seguida apresento o ciclo de vida dos dois grandes grupos que constituem as plantas-com-semente, as gimnospérmicas e angiospérmicas (Figura 275 e Figura 277), tendo o cuidado de descrever de forma comparativa, as estruturas e os processos envolvidos na reprodução das gimnospérmicas.

CONCEITOS FUNDAMENTAIS

Tipos de ciclo de vida

O **ciclo de vida** decorre entre a diferenciação do zigoto, ou do **propágulo**, e a produção de descendentes, por via sexuada e/ou assexuada. A extensão e a complexidade das fases diploide e haploide permitem distinguir três tipos fundamentais de ciclo de vida nos eucariotas

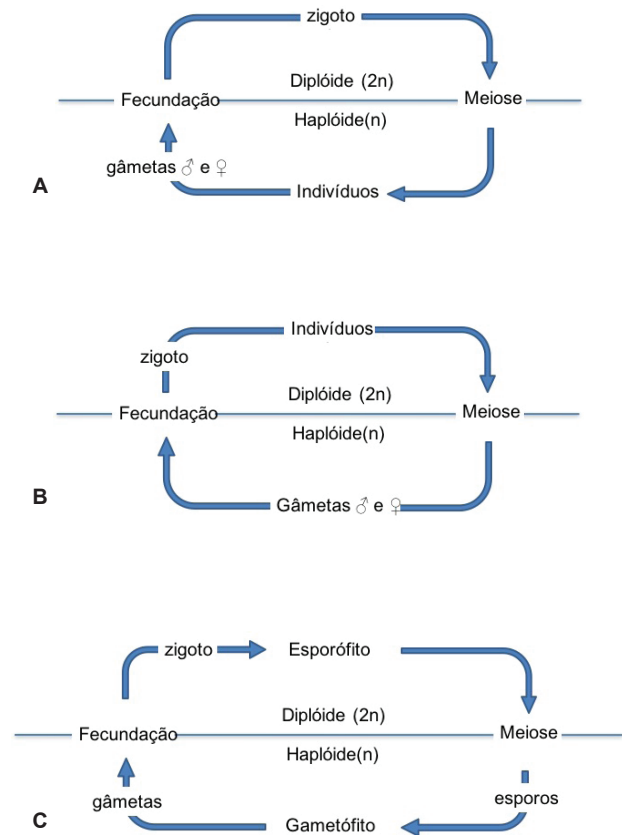


Figura 257. Ciclos de vida de seres eucariotas pluricelulares. Representação esquemática do ciclo de vida **A)** haplonte, **B)** diplonte e **C)** haplodiplonte. [Original].

sexuados (Figura 257): (i) haplonte, (ii) diplonte e (iii) haplodiplonte^[124].

No **ciclo de vida haplonte** (Figura 257-A), a meiose é **pós-zigótica** (= meiose zigótica): sucede a fecundação e a formação do zigoto. O zigoto é diploide e as células restantes haploides. Nos seres haplontes pluricelulares, as células produzidas por meiose a partir do zigoto multiplicam-se por mitose dando origem a indivíduos pluricelulares haploides. O ciclo haplonte é característico de muitos protozoários, fungos (*e.g.*, *Basidiomycota* e maioria dos *Ascomycota*) e da maioria das algas-verdes, entre as quais as *Charophyceae*, os ancestrais diretos das plantas-terrestres.

[124] Os termos haplonte e diplonte são usados com significados, algo distintos, tanto com a categoria de substantivo – *e.g.*, o haplonte ou o diplonte – como de adjetivo – *e.g.*, indivíduos haplontes ou indivíduos diplontes. Para ultrapassar esta ambiguidade, alguns autores propõem em alternativa, as qualificações: **haplofásico** ou **haplôntico**, para o ciclo haplonte; **diplofásico** ou **diplôntico**, para o ciclo diplonte; e **diplo-haplofásico** ou **haplodiplôntico**, para o ciclo haplodiplonte. Numa outra nomenclatura, os seres e os ciclos de vida com um único tipo de indivíduo multicelular – seres e ciclos **haplobiónticos** (*haplobiontic*) – são classificados como **haplobiónticos-haploides** (*haplobiontic haploid*) ou **haplobiónticos-diploides** (*haplobiontic diploid*), consoante a fase multicelular seja haploide ou diploide; os seres e os ciclos com dois tipos de indivíduos multicelulares (haploide e diploide) dizem-se **diplobiónticos** (*diplobiontic*) (Niklas & Kutschera 2010). Esta terminologia é de todas a mais precisa e recomendável.

No **ciclo de vida diplonte** (Figura 257-B), a **meiose é pré-gamética** (= meiose gametogénica ou gamética): precede a diferenciação dos gametas. A fecundação sucede a gametogénese. Os gametas são haploides e as demais células diploides^[125]. Nas espécies diplontes pluricelulares – a grande maioria dos seres com ciclo de vida diplonte –, o zigoto multiplica-se por mitose reconstruindo-se, por essa via, indivíduos pluricelulares diploides. O ciclo de vida diplonte é característico dos animais (*Metazoa*), de alguns fungos (*e.g.*, vários *Ascomycota*), dos oomicetas (*Oomycota*, *Chromalveolata*) e de muitas algas-castanhas (*Phaeophyceae*, *Chromalveolata*).

O **ciclo de vida haplodiplonte** é o mais complexo (Figura 257-C). Envolve dois tipos de células reprodutoras – esporos e gametas – e a alternância de dois tipos de organismos, no âmbito das plantas designados por **gametófito** e o **esporófito**. Gametófito e esporófito são duas palavras compostas de raiz grega que significam, respetivamente, “planta que produz gametas” e “planta que produz esporos”. No ciclo haplodiplonte, a meiose e a fecundação estão mais ou menos afastadas no tempo, e a meiose – **meiose pré-espórica** (= meiose esporogénica) – é imediatamente sucedida pela formação de esporos. Nos **seres haplodiplontes homomórficos** (= isomórficos), os gametófitos e os esporófitos são morfologicamente iguais; *e.g.*, vários grupos de algas-vermelhas [*Rhodophyta*] e algas-verdes do género *Ulva* [*Chlorophyta*]). Nos **seres haplodiplontes heteromórficos**, os gametófitos e os esporófitos são morfologicamente muito distintos. É importante vincar que as plantas-terrestres atuais seguem este modelo, e que a evolução do seu ciclo de vida é independente do das algas-vermelhas e das algas-verdes haplodiplontes (Niklas & Kutschera 2010).

Os seres haplodiplontes partilham duas características fundamentais: (i) alternância de gerações e (ii) alternância de fases nucleares. A aplicação do conceito de **alternância de gerações** aos seres haplodiplontes apoia-se em duas ordens de razões: (i) os gametófitos e os esporófitos descendem de células reprodutoras especializadas distintas, esporos e gametas, respetivamente; (ii) após um período vegetativo mais ou menos longo, durante o qual as suas células se multiplicam por mitose, tanto os gametófitos como os esporófitos geram novas células reprodutoras diferentes das que lhes deram origem. Nos ciclos de vida haplonte e diplonte, de zigoto a zigoto, pelo contrário, existe uma única geração, respetivamente haploide ou diploide. Nos seres haplodiplontes, a alternância de gerações sobrepõem-se com uma **alternância de duas fases nucleares**: uma **fase haploide** (= **haplófase**) com 1n cromossomas e outra **fase diploide** (= **diplófase**) com 2n cromossomas.



Figura 258. Diferenciação de esporos assexuais (mitósporos) em *Marchantia polymorpha* (Marchantiidae). *N.b.*, gametangióforos ♀ (na face inferior das estruturas em guarda chuva estão incrustados gametângios ♀) e concetáculos (em forma de taça). [Foto do autor].

As células reprodutoras

Os dois eventos fundamentais dos ciclos haplodiplontes – fecundação e meiose – envolvem, então, dois tipos de **células reprodutoras**^[126] (= células reprodutivas), em ambos os casos haploides: os gametas e os esporos. Os **gametas** são células sexuais unicelulares, componentes essenciais no processo de fecundação. Os órgãos especializados na formação de gametas designam-se por **gametângios**. Os **taxa isogâmicos** produzem gametas ♂ e ♀ iguais; nos **taxa anisogâmicos** (= heterogâmicos) os gametas ♂ e ♀ são distintos na forma. As plantas-terrestres são todas anisogâmicas. A **oogamia** é um caso extremo de anisogamia no qual os gametas ♀ são desproporcionalmente maiores do que os gametas ♂, como acontece nos 'briófitos' e 'pteridófitos'.

O **esporo** das plantas-terrestres é uma célula reprodutora unicelular produzida após meiose (meiose pré-espórica) a partir de uma célula especializada com 2n cromossomas: o **esporócito** (= **célula mãe dos esporos**). Os esporos formam-se no interior de estruturas especializadas, os **esporângios**. Os **seres homospóricos** produzem esporos iguais (*e.g.*, a maioria dos 'briófitos'); os **seres heterospóricos** produzem esporos ♂ (= **micrósporos**) e ♀ (= **megásporos**), de distinta morfologia (*e.g.*, todas as plantas-com-semente). Nos seres heterospóricos, os micrósporos diferenciam-se a partir de **microsporócitos** (= **células mãe dos micrósporos**) e os megásporos de **megasporócitos** (= **células mãe dos megásporos**), respetivamente, em **microsporângios** e **megasporângios** ("**Megasporogénese e megagametogénese**"). A produção de esporos é um tipo de reprodução assexuada.

Em biologia, o termo esporo é empregado num leque alargado de células reprodutivas quiescentes, sem uma ancestralidade comum, de origem sexual ou não,

[125] Eventualmente, em alguns grupos taxonómicos, as células haploides produzidas por meiose podem sofrer várias mitoses antes de se diferenciarem em gametas, sem a formação de um gametófito multicelular.

[126] As células não reprodutoras de um ser multicelular designam-se **células somáticas** (= células vegetativas).

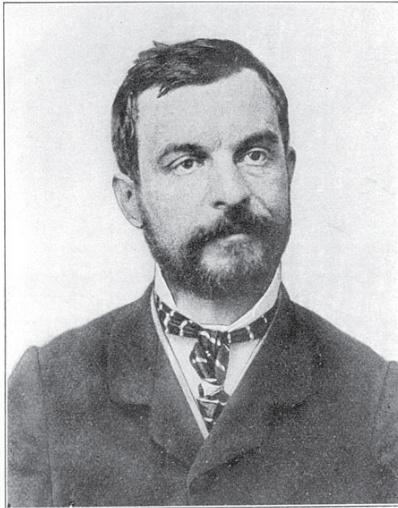


Figura 259. Wilhelm Hofmeister [1824-1877]. Hofmeister era vendedor de pautas de música e botânico amador quando descobriu a alternância de gerações. Não teve uma educação formal universitária mas terminou a sua carreira como catedrático de botânica.

geralmente resistentes a condições ambientais adversas, diferenciadas nos mais variados grupos de organismos. Fala-se em esporos de bactérias, fungos ou de algas zigematofíceas, por exemplo. A diversidade morfológica dos esporos sexuais e assexuais nos fungos é assombrosa e, por isso, essencial para a sua identificação. Embora questionável, é igualmente prática corrente qualificar como esporos as células resultantes de meiose nos seres haplônticos. Algumas plantas-terrestres, além dos esporos procedentes de meiose – os **meiósporos** (*meiospores*) –, produzem esporos por mitose, *i.e.*, **mitósporos** (*mitospores*). A hepática talosa *Marchantia polymorpha* (*Marchantiidae*) diferencia mitósporos (= gemas) em estruturas especializadas em forma de taça conhecidas por **concetáculos** [Vol. II] (Figura 258).

Alternância de gerações nas plantas-terrestres

A teoria da alternância de gerações do alemão Wilhelm Hofmeister [1824-1877] (Figura 259) e a formulação darwiniana da evolução são as duas teorias unificadoras mais importantes da ciência botânica. Hofmeister percebeu, ainda antes da publicação da *Origem das Espécies* de Charles Darwin, que a alternância de gerações é uma característica comum e unificadora do ciclo de vida de todos os grupos de plantas. Com a revolução darwiniana, as estruturas – *e.g.*, esporófito, gametófito, esporófilo, esporos, gâmetas, esporângios e gametângios – e os processos – *e.g.*, fecundação, meiose, gametogênese e esporogênese – envolvidos na alternância de gerações, descritos ao pormenor pelos botânicos alemães na segunda metade do séc. XIX, foram entendidos como homólogos ("[Homologia e analogia. Princípio da homologia](#)"), e comparados entre os grupos taxonómicos que compõem o reino *Plantae*. A percepção de uma origem evolutiva comum das estrutu-

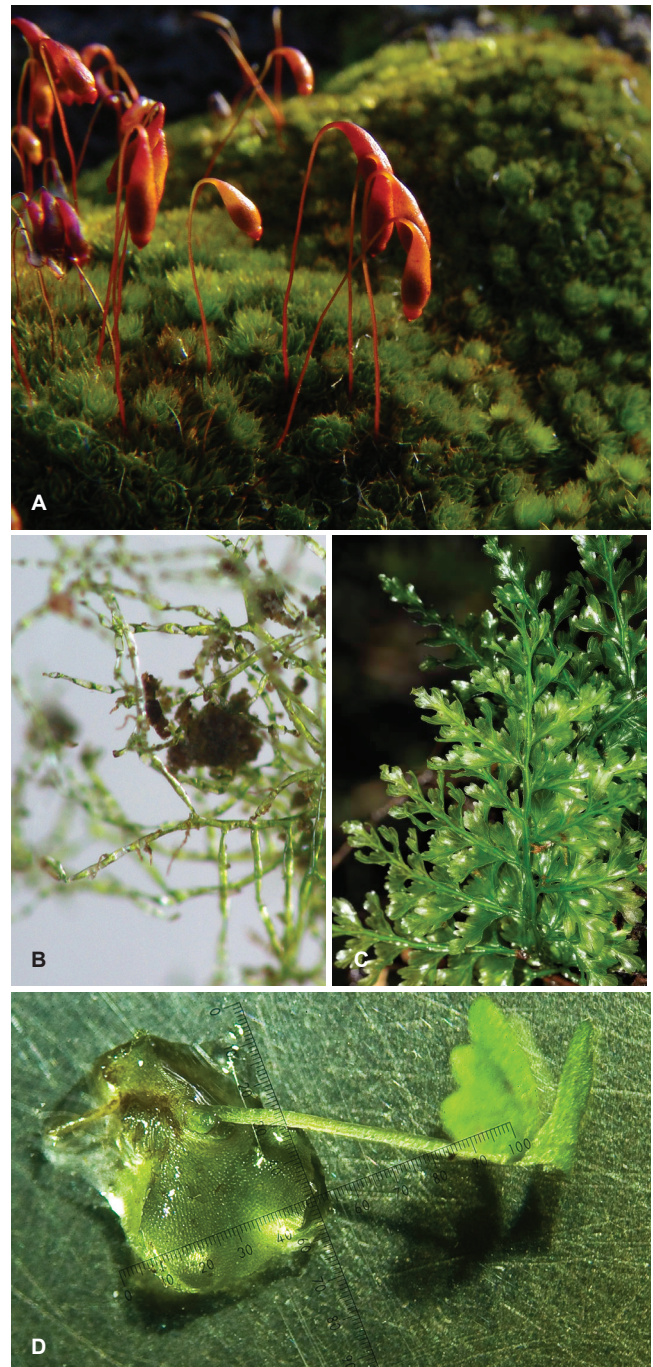


Figura 260. Gametófito vs. esporófito. A) Esporófito (visíveis cápsula e eixo) a emergir do corpo gametofítico de um briófito do género *Bryum* (*Bryaceae*). B) No feto *Trichomanes speciosum* (*Hymenophyllaceae*), o gametófito assemelha-se ao protonema de um briófito ou a uma alga filamentosa [Vol. II]. C) Esporófito da mesma espécie. D) Gametófito e emergência do esporófito de uma espécie ibérica não identificada de pteridófito. [A e B) cortesia de Eduardo Dias; C) cortesia de Paulo Araújo; D) cortesia de Juan Antonio Campos].

ras e processos implicados na alternância de gerações permitiu o desenvolvimento de novos conceitos essenciais para a descrição detalhada da estrutura e da evolução dos ciclos de vida das plantas-terrestres – *e.g.*, retenção dos gâmetas, retenção dos esporos, e retenção e redução do gametófito – a desenvolver no Vol. II. Pese embora os extraordinários avanços da filogenia molecular, o estudo comparativo dos ciclos de vida e da morfologia interna e externa das estruturas reprodutivas não perdeu importân-

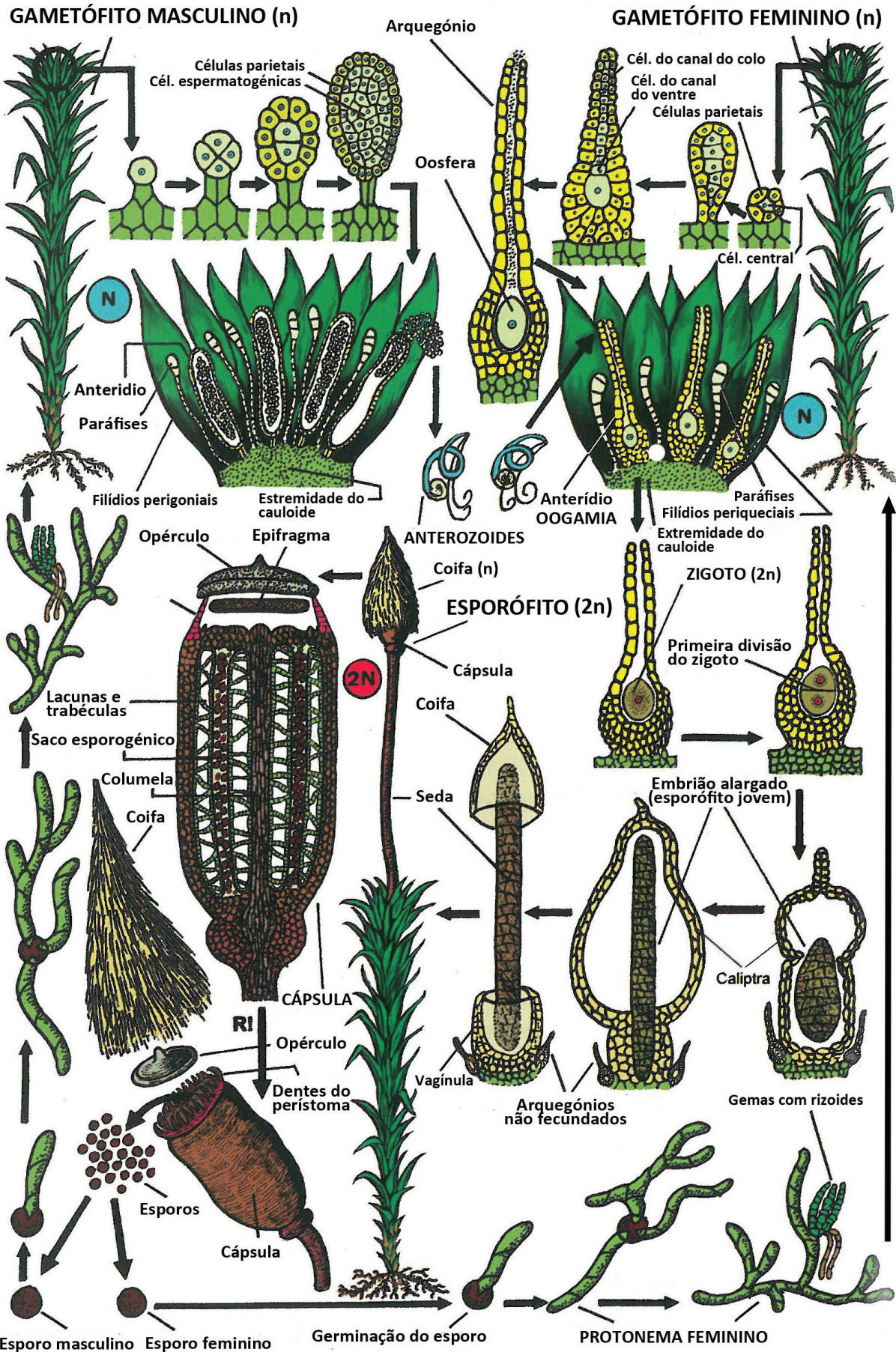


Figura 261. Ciclo de vida de um musgo dioico (*Polytrichum* sp., *Polytrichaceae*, *Bryidae*). Legenda: R! – meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha].

cia na investigação das relações evolutivas entre os grandes grupos de plantas.

Como referi anteriormente, as plantas-terrestres possuem um ciclo de vida haplodiplonte, no qual, sob o controlo da meiose e da fecundação, alternam duas gerações – gerações gametofítica (= gametófito) e esporofítica (= esporófito) – coincidentes com duas fases nucleares – fase haploide (n cromossomas) e fase diploide ($2n$ cromossomas). As duas gerações alternantes são heteromórficas porque o gametófito e o esporófito são morfologicamente distintos. O gametófito prepondera no ciclo de vida dos 'briófitos'; nas plantas-vasculares ['pteridófitos' + plantas-com-semente], pelo contrário, domina a geração esporofítica. A geração gametofítica inicia-se com um esporo e cessa na formação dos gâmetas, no interior dos gametângios ♂ e ♀. Todas as plantas-terrestres são anisogâmicas: os gâmetas ♂ são pequenos, móveis nos grupos mais antigos; os ♀, maiores, ficam retidos no interior do gametófito ♀. A geração esporofítica começa no zigoto e termina nas células mãe dos esporos. Os 'briófitos' são homospóricos a ligeiramente heterospóricos^[127]. Os espermatófitos [gimnospérmicas + angiospérmicas] e quatro^[128] pequenas famílias de 'pteridófitos' atuais – *Marsileaceae*, *Isoetaceae*, *Salviniaceae* e *Selaginellaceae* – são heterospóricos, *i.e.*, produzem micrósporos e megásporos.

Os 'briófitos' e 'pteridófitos' são **plantas de esporulação livre**: os esporos são móveis no sentido em que são dispersos pelo vento ou pela água. Para tal, estão confinados por uma parede de esporopolenina física e quimicamente muito resistente a condições ambientais adversas. Os gametófitos resultantes da germinação dos esporos são igualmente livres nestes dois grupos. Nas plantas-com-semente, os esporos permanecem retidos no interior da planta mãe – há retenção dos esporos (= endosporia) – assim como o gametófito ♀ (= endoprotalia feminina). O gametófito ♂ viaja no interior do grão de pólen

CICLOS DE VIDA DAS PLANTAS DE ESPORULAÇÃO LIVRE

Os 'briófitos' são o grupo mais antigo de planta-terrestres. As plantas invadiram a terra firme no Câmbrio Superior ou no Ordovício inferior, há mais de 480 M.a. (Morris *et al.* 2018). Em condições naturais, a biomassa dos 'briófitos' é largamente dominada pelo gametófito: o esporófito resume-se a um esporângio e à seda que o suporta (Figura 260-A). Nos 'pteridófitos' sucede o inverso: o gametófito – conhecido por **protalo** – é pequeno, inconspícuo e, frequentemente, vive soterrado no solo (Figura 260-B,C). Pode ser clorofilado e desempenhar a função fotossintética, ou alimentar-se saprofiticamente

[127] Os especialistas em 'briófitos', os briólogos, preferem designar esta condição por **anisosporia**.

[128] Algumas *Equisetaceae* são também heterospóricas.

de matéria orgânica em decomposição com a colaboração de simbiontes fúngicos. Nos 'briófitos', a meiose desenrola-se no interior de uma cápsula a partir da qual, após a maturação, se dispersam os esporos. Embora os 'briófitos' sejam homospóricos, mais de 50% dos musgos e cerca de 2/3 das hepáticas são dioicas, *i.e.*, produzem gametófitos unissexuais (Wyatt & Anderson 1984). Os esporângios 'pteridófitos' diferenciam-se geralmente na base (*e.g.*, *Isoetes*, *Lycopodiidae*) ou na página inferior (*e.g.*, maioria das *Polypodiidae*) de folhas. Qualquer folha com esporângios é um **esporofilo**. Os esporângios inserem-se diretamente nos caules nos *Psilotum* (*Ophioglossidae*) e em estruturas de origem caulinar nos equisetófitos. Nos 'pteridófitos' heterospóricos, os megásporos e os micrósporos dão origem a gametófitos ♀ (= **megagametófito** ou **megaprotalo**) e ♂ (= **microgametófito** ou **microprotalo**). Os gametófitos são, por regra, bissexuais nos grupos homospóricos.

Nos 'briófitos' e nos 'pteridófitos', os gametângios ♀ – os **arquegónios** – têm a forma de uma garrafa. Os arquegónios guardam no ventre – parte basal, de maior diâmetro – um gâmeta ♀, a oosfera. Os gametângios ♂ – os **anterídios** – são globosos. Os anterídios maduros rebentam e libertam gâmetas ♂ flagelados e móveis – os **anterozoides**. Os 'briófitos' e os 'pteridófitos', assim como algumas 'algas-verdes' (*e.g.*, *Charophyceae*), apresentam um caso extremo de anisogamia, designado por **oogamia**, caracterizado pela presença de gâmetas ♀ muito maiores, e mais ricos em reservas do que os gâmetas ♂. As oosferas aguardam pelos gâmetas ♂ retidas no interior do gametófito. Em ambos os grupos, o movimento dos gâmetas ♂ e, implicitamente, a fecundação, dependem da presença de água. Admite-se que a distância percorrida pelos gâmetas ♂ dos 'briófitos' e dos 'pteridófitos' é, em geral, diminuta. O zigoto forma-se no interior do arquegónio após o encontro dos gâmetas (fecundação). Nos 'briófitos', o esporófito "parasita" permanentemente o gametófito; nos 'pteridófitos' o esporófito torna-se rapidamente independente e supera em biomassa o gametófito.

CICLOS DE VIDA DAS PLANTAS-COM-SEMENTE

As gimnospérmicas e as angiospérmicas são espermatófitos, *i.e.*, plantas-com-semente. As primeiras gimnospérmicas evoluíram final do Devónico [ca. 385 M.a.] (Gerrienne *et al.* 2004). Os 5 grandes grupos de gimnospérmicas modernas (**acrogimnospérmicas**) têm provavelmente um ancestral comum que datará do Carbonífero [ca. 300 M.a.] (Figura 263). As plantas com-flor são bem mais tardias, evoluíram de uma gimnospérmica desconhecida pertencente a um grupo anterior às acrogimnospérmicas, no final do Jurássico-início do Cretácico [no intervalo 152-133 M.a.] (Silvestro *et al.* 2015).

No ponto ("[Anatomia das madeiras \(breve referência\)](#)"). vimos que a anatomia do lenho das gimnospermas e das angiospermas é distinta. Essas diferenças são ainda mais pronunciadas a nível reprodutivo as quais, por sua vez, condicionam a estrutura do ciclo de vida. As acrogimnospermas e as angiospermas divergem há muito, muito tempo.

Semelhanças e dissimilaridades entre os espermatófitos

As plantas-com-semente [angiospermas + gimnospermas] herdaram de uma gimnosperma ancestral características essenciais do seu ciclo de vida, entre as quais destaco: o ciclo haplodiplonte com dominância acrescida do esporófito, a heterosporia, gametófitos unissexuais muito simplificados, a retenção do esporo ♀ (**endosporia**) e do gametófito ♀ (**endoprota-
lia**) no interior de um primórdio seminal, o pólen, a independência da fertilização da água e, claro, a semente [Vol. II].

Recordo que a reprodução sexual das plantas-com-semente envolve sete processos essenciais resumidos no **Quadro 53**. Vejamos agora o que mais distingue e aproxima os ciclos de vida das gimnospermas e angiospermas a nível reprodutivo.

As plantas-com-semente são heterosporicas. Os micrósporos diferenciam-se em **sacos polínicos**, interpretáveis como microsporângios. Os megásporos formam-se no interior de **primórdios seminais**. O megasporângio corresponde à massa celular diploide de origem materna que enche o primórdio seminal, *i.e.*, ao nucelo ("[Primórdio seminal](#)"). O megasporângio das plantas-com-semente é carnudo, diferencia um único esporo viável (megásporo) e é indeiscente (retém o megásporo); nos 'briófitos' e 'pteridófitos' tem uma a poucas camadas celulares de espessura, e diferencia muitos esporos que liberta na maturação (deiscência). Os primórdios seminais são externamente cingidos por 1 tegumento das gimnospermas ou 1-2 tegumentos nas angiospermas. O primórdio seminal deve então ser entendido como um megasporângio tegumentado. Maior parte da bibliografia é menos precisa e confunde o megasporângio com o primórdio seminal. Sigo esta aproximação para não complexificar excessivamente o texto.

Ao invés dos 'briófitos' e dos 'pteridófitos', nas plantas-com-semente ocorre uma **retenção dos esporos**, tanto ♂ como ♀, no corpo do esporófito, *i.e.*, os esporos germinam no interior dos esporângios. Os esporos ♂ dão origem aos grãos de pólen e os ♀ ao saco embrionário. Um grão de pólen unicelular é homólogo a um micrósporo; o pólen pluricelular corresponde ao gametófito ♂ sendo homólogo do microprotalo dos 'pteridófitos' heterosporicos. O saco embrionário – o gametófito ♀ – é

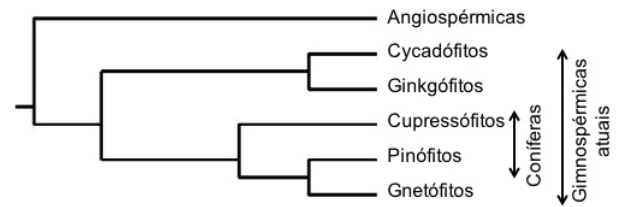


Figura 263. Relações evolutivas entre os 6 grandes grupos de plantas-com-semente. A posição dos gnetófitos não é consensual; a figura expressa uma das hipóteses com maior apoio molecular – a hipótese das gnepinas (*gnepine hypothesis*). *N.b.*, o ancestral comum das angiospermas e das acrogimnospermas é anterior à evolução das angiospermas; as angiospermas são substancialmente mais recentes do que as acrogimnospermas. [Filogenia baseada em Li *et al.* (2017)].

Quadro 53. Processos essenciais da reprodução sexual nas plantas-com-semente (gimnospermas + angiospermas)

Etapa	Descrição
Esporogênese	Diferenciação de micrósporos e megásporos, no interior de sacos polínicos (microsporângios) e de primórdios seminais (megasporângios), respectivamente.
Gametogênese	Desenvolvimento dos gametófitos ♂ (pólen) e ♀ (saco embrionário) a partir, respectivamente, dos micrósporos e dos megásporos.
Polinização*	Transporte do pólen (gametófito ♂) entre os sacos polínicos e o micrópilo (nas gimnospermas) e o estigma (nas angiospermas).
Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico*	Envolve a hidratação do pólen, e a emergência do tubo polínico. O tubo polínico penetra o nucelo nas gimnospermas, e os tecidos do estilete nas angiospermas.
Fecundação (= fertilização)	Inclui a libertação dos gametas ♂ pelo tubo polínico e a fusão gamética.
Embriogênese	Desenvolvimento do embrião.
Formação da semente*	Envolve a diferenciação e a acumulação de reservas em tecidos especializados, a dessecação e, frequentemente, a entrada em dormência da semente.

* Processo ausente nas plantas de esporulação livre.

homólogo, supõe-se, do megaprotalo dos 'pteridófitos' heterosporicos.

Os gametófitos das plantas de esporulação livre têm uma vida terrestre autónoma, ainda que por vezes dependente de associações simbióticas com fungos. Nas plantas-com-semente, a sua diferenciação e manutenção depende da geração esporofítica: o gametófito ♂, antes da deiscência, é sustentado pelos tecidos esporofíticos do saco polínico paterno; o gametófito ♀ é alimentado pelo nucelo. Os gametófitos dos espermatófitos, sobretudo nas angiospermas, são substancialmente mais simples

do que os dos 'briófitos' e dos 'pteridófitos'. Nos espermatófitos, o gametófito ♂ – **grão de pólen pluricelular** – é móvel; o gametófito ♀ – o **saco embrionário** – não tem vida livre, permanece fechado no interior do primórdio seminal circundado por tecidos esporofíticos maternos (nucelo e tegumentos).

O gametófito ♂ maduro das gimnospérmicas tem 3 ou mais células; nas angiospérmicas sempre 3 células. O gametófito ♀ das gimnospérmicas contém vários milhares de células (Linkies *et al.* 2010), com vários arquegónios, cada um com uma oosfera inclusa, embora geralmente se forme apenas um embrião. O gametófito ♀ das angiospérmicas está reduzido a (3-6)7(8) células. Hoje em dia evita-se identificar anterídios e arquegónios nos gametófitos das angiospérmicas e nos grupos mais avançados de gimnospérmicas, como haviam ensaiado muitos autores clássicos, porque foram profundamente simplificados pela evolução.

Nas plantas-com-semente, os primórdios seminais (megasporângios + 1 ou 2 tegumentos) e os sacos polínicos (microsporângios) inserem-se em **órgãos de suporte** (*bearing organs*) de origem foliar (**esporofilos**, *sporophylls*) ou caulinar (**ramos férteis**, *fertile shoots*). Os sacos polínicos desenvolvem-se exclusivamente em órgãos de suporte de natureza foliares: os **microsporofilos**. Reconhecem-se dois tipos de microsporofilos: as escamas polínicas nas gimnospérmicas e os estames das angiospérmicas. Os órgãos de suporte ♀ são bem mais difíceis de interpretar; consoante os grupos, são natureza foliar (como se verá, nem sempre assimiláveis ao conceito de megasporofilo) ou caulinar (ramos férteis). O carpelo das angiospérmicas é o paradigma do **megasporofilo**. Na maioria das angiospérmicas, os órgãos de suporte e os esporângios estão concentrados numa estrutura bissexuada especializada – a flor. As gimnospérmicas não têm flores – somente estruturas reprodutivas – sempre unissexuadas (*v.i.*).

Após a polinização, as gimnospérmicas mais avançadas ('coníferas' e *Gnetidae*) e todas as angiospérmicas produzem um tubo polínico pluricelular que conduz os gâmetas ♂, *i.e.*, as **células espermáticas**, ao encontro da célula gamética ♀, a oosfera. Este processo de reprodução designa-se por **sifonogamia**. Os grupos mais antigos de gimnospérmicas – *Ginkgoidae* e *Cycadidae* – seguem um modelo de reprodução intermédio entre a oogamia e a sifonogamia, a chamada **sifonogamia imperfeita**: produzem um tubo polínico que rebenta na vizinhança dos arquegónios libertando gâmetas ♂ flagelados (anterozoides), autónomos na sua deslocação ao encontro da oosfera. Supõe-se que a sifonogamia evoluiu de forma independente nas gimnospérmicas mais avançadas e nas angiospérmicas a partir de um ancestral com sifonogamia imperfeita.

Nas gimnospérmicas, o tubo polínico cresce de forma invasiva no tecido nucelar e geralmente é ramificado. Tem duas funções: transportar os gâmetas e extrair nu-

trientes do primórdio seminal em favor do gametófito ♂ (função haustorial). O tubo polínico das angiospérmicas não se ramifica, progride rapidamente nos tecidos do estilete e é de mais curta duração ("[Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico](#)"). Até à fecundação, o gametófito ♂ é alimentado pelo nucelo do primórdio seminal nas gimnospérmicas, e pelos tecidos esporofíticos do estilete do indivíduo polinizado nas angiospérmicas.

A fecundação determina a síntese do esporófito. Nos espermatófitos, o esporófito recém-diferenciado, *i.e.*, o **embrião**, desenvolve-se encapsulado no primórdio seminal fecundado, sendo alimentado pelo esporófito materno até à maturação da semente. As reservas nutritivas injetadas pelo esporófito materno na semente garantirão a sobrevivência do embrião até que este, depois da germinação e da emergência, dê origem a uma plântula autotrófica autónoma. A semente é um esporófito imaturo quiescente/dormente, com tecidos de reserva e envolvido por uma estrutura protetiva – o tegumento – com origem nos tegumentos do primórdio seminal. Como veremos a semente das gimnospérmicas e das angiospérmicas têm várias diferenças, sendo a mais relevante a ploidia do endosperma: haploide nas gimnospérmicas, diploide nas angiospérmicas.

Os espermatófitos dispersam-se em dois momentos muito precisos do seu ciclo de vida: enquanto pólen (**mobilidade do gametófito** ♂) ou semente (**mobilidade do esporófito imaturo**). Os grupos mais antigos de plantas-terrestres ('briófitos' e 'pteridófitos') deslocam-se sob a forma de esporos (**mobilidade esporica**) e, de forma muito limitada, sob a forma de gâmetas ♂ (**mobilidade gamética**).

Ciclo de vida das gimnospérmicas

Órgãos de suporte, estruturas reprodutivas e estróbilos

Nas gimnospérmicas, os fenómenos relacionados com a reprodução sexuada decorrem em **estruturas reprodutivas**^[129] (*reproductive structures*) unissexuais. As angiospérmicas têm um órgão especializado na reprodução sexual, originalmente hermafrodita: a flor. Nas gimnospérmicas monoicas, a condição mais frequente, cada indivíduo possui, em diferentes pontos da copa, estruturas reprodutivas ♂ e ♀; *e.g.*, *Pinus* (*Pinaceae*) «pinheiros» e *Abies* (*Pinaceae*) «abetos». Nas espécies dioicas, numa mesma população coexistem indivíduos ♂ e ♀; *e.g.*, ginkgo e *Taxus baccata* (*Taxaceae*) «teixo» (Figura 276-A).

Nas gimnospérmicas atuais os órgãos de suporte surgem, salvo raras exceções, agregados. As estruturas reprodutivas unissexuais resultantes desta agregação designam-se genericamente por estróbilos. Duas exceções: não são estróbilos as estruturas reprodutivas ♀ das *Taxa-*

[129] Um termo genérico que engloba quer os estróbilos, quer as estruturas onde se desenrola a reprodução sexuada nas plantas não estrobiladas.

ceae e do *Ginkgo* (Figura 276-A). O termo **estróbilo** (= **cone**, *strobil*, *cone*) refere-se, originalmente, a estruturas reprodutivas em forma de cone constituídas por escamas ou brácteas, lenhosas na maturação, inseridas num eixo caulinar. Com este sentido, o termo é aplicado tanto às gimnospéricas como a alguns fetos (e.g., *Equisetum*). Na bibliografia atual, constata-se a tendência de aplicar o termo estróbilo a todas as estruturas reprodutivas que aglomeram órgãos de suporte de microsporângios e/ou de primórdios seminais. Por conseguinte, também a flor das angiospéricas é um estróbilo, neste caso geralmente bissexual.

Nas plantas-com-semente, o pólen forma-se e matura no interior de **sacos polínicos**. Nas gimnospéricas, os sacos polínicos dispõem-se em grupos de 2-12 na face abaxial (inferior) de microsporofilos especializados – as **escamas polínicas** (Figura 264, Figura 269-A). Estes órgãos de suporte estão, por sua vez, e em número variável, sempre organizados em **estróbilos** ♂. Os estróbilos ♂ das acrogimnospéricas são simples (não ramificados), excepto nos gnetófitos (*v.i.*).

Os primórdios seminais das gimnospéricas atuais contactam diretamente com o exterior não estão encerrados num pistilo como nas angiospéricas. Consoante o grupo, os primórdios seminais das gimnospéricas apresentam-se:

- Solitários, sem qualquer tipo de revestimento não seminal, nas *Taxaceae*;
- Aos pares (raramente solitários ou em grupos de três), na extremidade de um curto ramo fértil, no *Ginkgo* (Figura 267);
- Na margem de megasporofilos pouco modificados, com a forma de uma folha, aglomerados em estróbilos ♀ laxos (não compactos), em *Cycas* (*Cycadaceae*);
- Na superfície ou na margem de escamas ovulíferas (caules modificados) ou de brácteas férteis (folhas modificadas), organizadas em estróbilos ♀ compactos; tipo de dominante nas gimnospéricas (Figura 266, Figura 268, Figura 269).

Na maior parte das espécies atuais – exequando *Cycas*, *Ginkgo*, *Taxus* e pouco mais –, após a polinização, os primórdios cedo são envolvidos por estruturas várias provenientes do estróbilo ♀ que os protegem de agentes bióticos e abióticos, e facilitam a dispersão da semen-

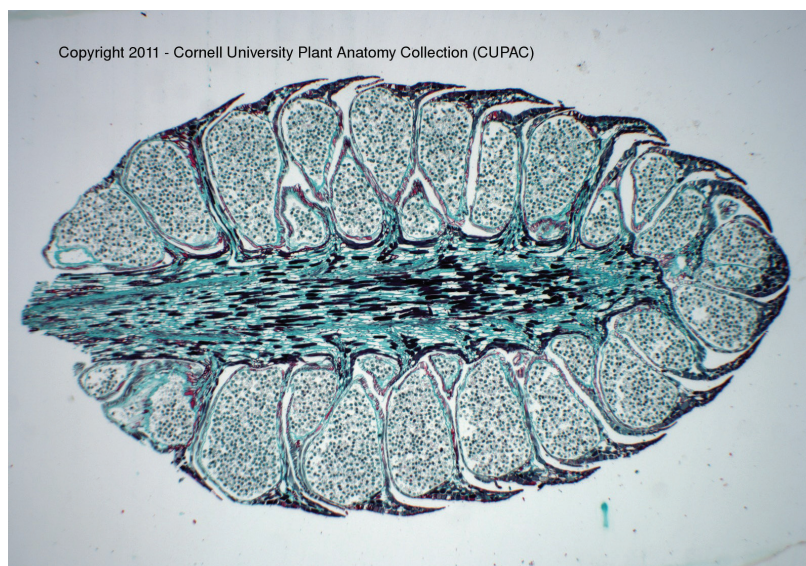


Figura 264. Estrutura do estróbilo ♂ de *Pinaceae*. Cone ♂ de *Pinus* sp. (*Pinaceae*). *N.b.*, sacos polínicos preenchidos com grãos pólen inseridos na face adaxial de escamas polínicas. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection].



Figura 265. Estrutura do estróbilo ♀ de *Pinaceae*. Cone de *Pinus wallichiana* (*Pinaceae*). *N.b.*, no canto inferior esquerdo escamas ovulíferas com um primórdio seminal, axiladas por uma escama tetraz. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection].

te, ou do estróbilo maduro com sementes inclusas, pelo vento ou por vetores animais.

Interpretação evolutiva do estróbilo feminino

A interpretação evolutiva do estróbilo ♀ nos 5 grandes grupos de gimnospéricas – *Cycadidae*, *Ginkgoidae*, *Cupressidae*, *Pinidae* e *Gnetidae* (Figura 263) – é controversa. Nem todos os estróbilos, e respetivas partes, são homólogos. Nas *Cycadaceae* (*Cycadidae*), a família de acrogimnospéricas que retém mais características ancestrais (plesiomorfias), os primórdios seminais estão

localizados na margem de órgãos de morfologia foliar^[130]. Estes megasporófilos, por sua vez, agrupam-se no topo dos caules diferenciando um estróbilo ♀ laxo (Figura 266-A,B). Os primórdios seminiais estão totalmente expostos ao exterior antes da polinização, uma exposição que só tem equivalente no *Ginkgo*. Nas *Zamiaceae*, a família mais avançada da subclasse *Cycadidae*, os megasporófilos estão metamorfoseados em escamas lenhosas organizadas em estróbilos semelhantes aos cones de algumas pináceas, com os primórdios seminiais resguardados no seu interior (Figura 266-C). Os **estróbilos** ♀ dos cicadófitos dizem-se **simples** porque se cingem a um eixo com folhas modificadas (megasporófilos) apenas. O *Ginkgo biloba* (*Ginkgoaceae*, *Ginkgoidae*) segue um modelo completamente distinto: as estruturas reprodutivas resumem-se a um ramo fértil bifurcado (ou trifurcado), com apenas 2(3) primórdios seminiais na extremidade distal, em maior número em algumas espécies fósseis de ginkgófitos. Supõe-se que este ramo fértil resulte da simplificação de um estróbilo ♀^[131].

No eixo do estróbilo ♀ das pináceas, a mais basal de todas as famílias de pinófitos, inserem-se dois tipos de componentes: **escamas tetrizes**^[132] (= **brácteas**, *bract*) e **escamas ovulíferas** (= **escamas seminíferas**, *ovuliferous scale*) (Figura 265, Figura 276-B,C). Cada escama tetriz axila uma escama ovulífera; na face adaxial de cada escama ovulífera repousam 2 primórdios seminiais (Figura 276-B). O botânico suco C.R. Florin [1894-1965] propôs que escama tetriz tem origem foliar – é uma bráctea –, sendo a escama ovulífera um caule modificado (Florin 1951). Portanto, o estróbilo ♀ das pináceas é um sistema de caules, um **estróbilo composto** muito simplificado, sem megasporófilos (Figura 270-A). O desenho e a dimensão relativa das escamas estéril e ovulífera são muito valorizados na segregação dos géneros de pináceas (Figura 276-C).

Nas cupressáceas, as escamas ovulíferas estão reduzidas a uma pequena protuberância (invisível nas frutificações maduras) nos géneros basais (em parte das antigas taxodiáceas, *e.g.*, *Sequoia* e *Cryptomeria*); Figura

[130] Wang & Luo (2013) questionaram esta interpretação ao defenderem que o órgão portador de megasporângios nas *Cycas* é, na realidade, um caule modificado. Assim sendo, nenhuma acrogimnosperma atual tem megasporófilos.

[131] Razão pela qual é comum designar a estrutura reprodutiva feminina do ginkgo por estróbilo.

[132] Na bibliografia é muito comum outra designação: **escama estéril**. Este termo deve ser rejeitado pelos motivos explicitados a respeito do estróbilo ♀ das cupressáceas. Para evitar inconsistências terminológicas as escamas tetrizes não devem ser designadas por **escamas férteis**.



Figura 266. Estruturas reprodutivas de *Cycadidae*. A) *Cycas revoluta* (*Cycadaceae*), estróbilo ♀ imaturo. B) Mesma espécie, megasporófilo com primórdios seminiais na base. C e D) *Encephalartos munchii* (*Zamiaceae*), estróbilos ♀ e ♂, respetivamente. [A e B] foto dos autor; C e D) Moçambique, cortesia de Pedro Capela].



Figura 267. Estruturas reprodutivas ♀ de *Ginkgo biloba* (*Ginkgoaceae*, *Ginkgoidae*). *N.b.*, ramos férteis ♀ com dois primórdios seminiais, inseridos na base de folhas em forma de leque. [Foto do autor].

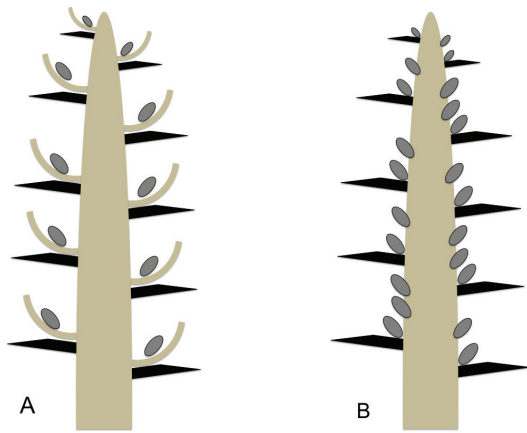


Figura 270. Representação diagramática do estróbilo ♀ composto e secundariamente simples nas coníferas (em corte longitudinal). A) Estróbilo ♀ composto de *Pinaceae*; a negro escamas tetrizes (= brácteas) e a castanho eixo e escamas ovulíferas. B) Estróbilo ♀ secundariamente simples de *Cupressaceae* s. str.; brácteas férteis (= brácteas ovulíferas) a negro. As estruturas caulinares em castanho, a negro estruturas foliares, e primórdios seminais a cinza. [Original].



Figura 268. Estruturas reprodutivas de Pinaceae (Pinidae). A) Estróbilos ♂ de *Pinus pinaster* aglomerados em grande número ao longo de um ramo do ano. B) Estróbilo ♀ da mesma espécie pouco depois da polinização, com os primórdios seminais isolados do exterior em consequência do crescimento intercalar das escamas ovulíferas. C) Estróbilos ♂ de *Cedrus atlantica*, n.b., separação das escamas polínicas e deiscência do pólen de cima para baixo. D) Na mesma espécie, estróbilos ♀; n.b., grãos de pólen aderidos às escamas ovulíferas. [Fotos do autor].



Figura 269. Estruturas reprodutivas de Cupressaceae (Cupressidae). A) Estróbilos ♂ de *Chamaecyparis lawsoniana* com sacos polínicos por abrir inseridos na face dorsal de microsporófilos. B) Estróbilo ♀ da mesma espécie; n.b., primórdios seminais livres em várias camadas na axila das brácteas férteis, com uma gota de polinização exsudada pelo micrópilo; as brácteas férteis de pois de maduras dão origem às escamas dos gábulos (Figura 276-D). C) Estróbilos ♂ de *Juniperus oxycedrus*; n.b., posição axilar dos estróbilos enquanto em *Chamaecyparis* são terminais. E) Estróbilos ♀ da mesma espécie; n.b., brácteas estéreis na base das brácteas férteis; as brácteas férteis são carnudas na maturação (Figura 276-E). [Fotos do autor].

272). Este resquício evolutivo desaparece por completo nos grupos mais avançados (*Cupressaceae* s.str.) (Figura 270-B). Por conseguinte, os estróbilos ♀ são compostos nas antigas taxodiáceas, e secundariamente simples nas *Cupressaceae* s.str. Em ambos os casos, os estróbilos ♀ são constituídos por um eixo revestido com brácteas, homólogas das escamas tetrizes dos pinófitos. As **brácteas** são **férteis**^[133] ou **estéreis** (*fertile vs. sterile bracts*) consoante axilem, ou não, primórdios seminiais. Por sua vez, as brácteas podem ser lenhosas (*e.g.*, *Cupressus* e *Chamaecyparis*) ou carnudas (*e.g.*, *Juniperus*), numa adaptação à dispersão por animais. Nas antigas taxodiáceas, os primórdios estão localizados na axila ou na base das brácteas (Tomlinson & Takaso 2002). Nas cupressáceas mais evoluídas (*e.g.*, *Cupressus*), os primórdios seminiais inserem-se, em várias camadas, diretamente no eixo dos estróbilos; as brácteas são estéreis (Figura 269-B). Os estróbilos ♀ das pináceas e das cupressáceas mostram, então, uma morfologia distinta (Figura 270) e, provavelmente, nem sequer partilham uma ancestralidade comum. As *Araucariaceae*, um família de grande importância no sul da América do Sul, também não têm escamas ovulíferas: os primórdios seminiais inserem-se diretamente em brácteas ovulíferas (Conway 2013). Alguns autores estendem o conceito de megasporofilo às brácteas férteis das cupressáceas e outras famílias, outros consideram que não há evidências destas estruturas nas gimnospérmicas atuais. O debate continua.

A tendência para a simplificação do estróbilo ocorreu de forma independente em várias linhagens de 'coníferas'. O estróbilo dos *Juniperus* tem 1 a poucos primórdios, sendo a maior parte das brácteas estéreis. As *Podocarpaceae*, uma família com alguma expressão na África tropical, têm apenas uma bráctea fértil – o **epimácio** (*epimatium*) – rodeada por um grande número de brácteas estéreis (Conway 2013) (Figura 271). As *Taxaceae* são, supostamente, um caso extremo de simplificação do estróbilo ♀: nesta família diferencia-se um único primórdio seminal na extremidade de um ramo curto, tendo, na base, algumas brácteas estéreis similares aos nomófilos, não se organizando um estróbilo ♀.

O grupo mais derivado das acrogimnospérmicas, os gnetófitos, reparte-se por três famílias – *Ephedraceae*, *Welwitschiaceae* e *Gnetaceae* – de morfologia muito dispar. Todas elas produzem estróbilos compostos unissexuais. Nos estróbilos ♂ das plantas da família mais avançada – as *Gnetaceae* –, identificam-se anéis com vários de verticilos de microsporofilos sucedidos por um verticilo de primórdios seminiais estéreis (Figura 273-A,B). Nos estróbilos ♀ o padrão é semelhante, neste caso com anéis de verticilos de primórdios seminiais. Tanto os microsporofilos como os primórdios seminiais férteis têm na base brácteas formando uma estrutura análoga a um perianto.



Figura 272. Folhagem e cones ♀ maduros (gálbulos) de *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae, Cupressidae). [Ilha Terceira, Açores; foto do autor].



Figura 271. Cone ♀ de *Podocarpaceae* (Pinidae). Cone maduro de *Podocarpus angustifolius*, uma árvore endêmica de Cuba. O cone das podocarpaceas tem frequentemente apenas 1 primórdio; cada primórdio está envolvido por uma bráctea fértil carnuda, o epimácio; algumas brácteas situadas na base do cone são carnudas na maturação, muitas vezes vermelhas, para atrair dispersores. [Foto do autor].

A tendência para aproximar esporângios ♀ e ♂, embora sem a criação de verdadeiros estróbilos bissexuais, repete-se nas *Welwitschiaceae* (Conway 2013). Esta convergência evolutiva com as angiospérmicas – as flores são um estróbilo bissexual – foi durante quase um século uma fonte de equívocos. Entretanto, a genética mostrou que os gnetófitos, ao contrário do que supunha, não são evolutivamente próximos das angiospérmicas. Esta discussão será retomada no Vol. II deste livro.

Pólen e primórdios seminiais

A morfologia do pólen das gimnospérmicas é muito variável. O pólen tem um sulco no *Ginkgo* e nas *Cycadii-*

[133] Ou **brácteas ovulíferas**. Uma vez que a escama ovulífera das pináceas e as brácteas ovulíferas das cupressáceas não são homólogas evitei uma designação comum. A bibliografia é, a este respeito, pouco consistente.

dae, e é esférico e sem aberturas nas *Cupressaceae* (*Cupressidae*). Nas podocarpaceas e na maioria das pináceas, o pólen apresenta **sacos aeríferos** (*saccus*), com duas funções. Por um lado facilitam a dispersão pelo vento (Figura 274). Funcionam ainda como bóias: mantêm o grão de pólen na superfície da gota de polinização agilizando o seu movimento em direção aos sacos embrionários quando a gota é reabsorvida (Lunau 2002). Nas pináceas o número de sacos aeríferos varia de 1 a 3: as *Tsuga* têm 1 saco e os géneros *Abies*, *Picea* e *Pinus* 2 (**pólen bissacado**, Figura 274), por exemplo (Armstrong & Brasier 2005). No ponto "[Pólen](#)" foi feita uma análise comparativa da estrutura da esporoderme de angiospermas e gimnospermas.

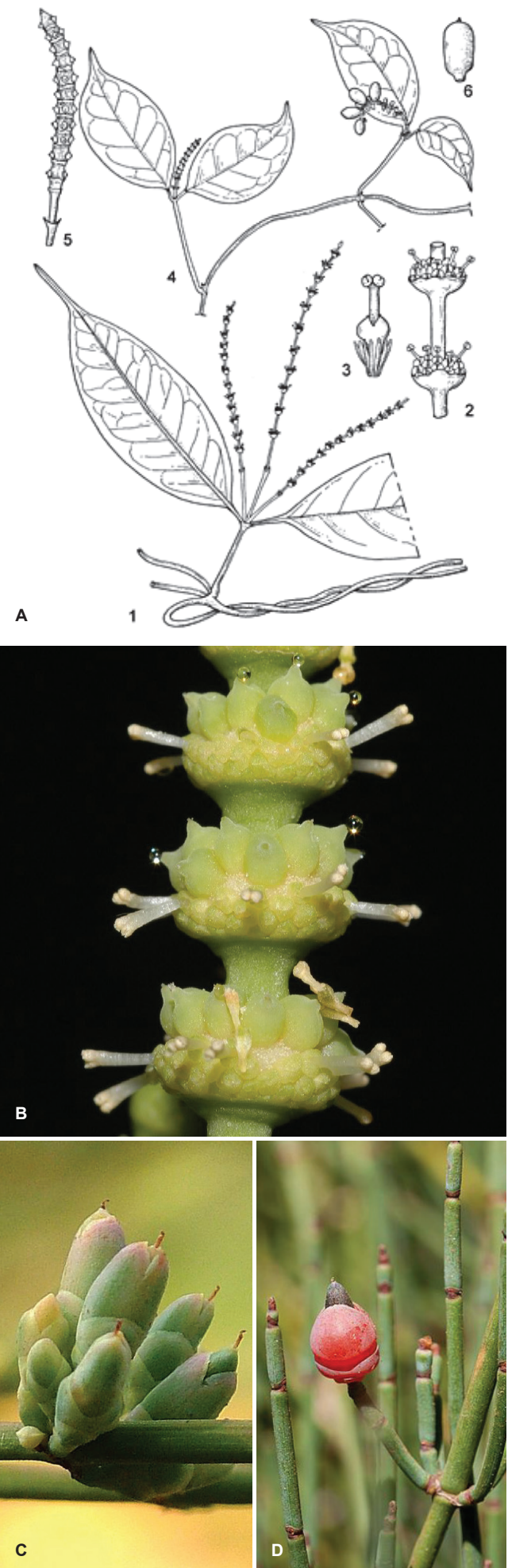
O primórdio seminal das gimnospermas tem um único tegumento e um espesso nucelo diploide ($2n$). O primórdio das *Gnetidae* está envolvido por uma ou duas estruturas de origem bracteolar que funcionam como outros tantos tegumentos (Kubitzki 1990). Numa das extremidades do primórdio seminal existe uma abertura para o exterior, o micrópilo. O pólen penetra diretamente pelo micrópilo. Entre o tegumento e o nucelo desenvolve-se uma pequena câmara, a **câmara polínica**. O nucelo envolve com várias camadas de células o saco embrionário que têm de ser vencidas pelo tubo polínico para ocorrer fecundação.

Os gametófitos das gimnospermas, e em particular o megagametófito, têm mais células e são mais complexos do que os gametófitos das angiospermas. A variação destas estruturas entre e dentro das 5 subclasses de gimnospermas é, como se verá, assinalável.

Polinização e fecundação

O ciclo de vida das plantas do género *Pinus* é muitas vezes erradamente assumido como referência para todas as gimnospermas (Figura 275). É importante ter presente que embora monofiléticas, as gimnospermas atuais são um grupo heterogéneo e muito antigo de plantas-com-semente, anterior à emergência das plantas-com-flor, com cladogramas que divergem entre si há centenas de milhões de anos. Nos parágrafos que se seguem resumo algumas das diferenças no ciclo de vida que separam os cinco grandes grupos de gimnospermas atuais: *Cycadidae*, *Ginkgoidae*, *Cupressidae*, *Pinidae* e *Gnetidae*.

Figura 273. Estruturas reprodutivas dos gnetófitos. A) *Gnetum africanum* (*Gnetaceae*): 1 e 4 – hábito; 2 – pormenor do estróbilos ♂; 3 – microsporófilo com várias brácteas na base; 5 – estróbilos ♀, 6 – semente. B) *Gnetum gnemon*: estróbilos ♂ com verticilos de microsporófilos encimados por verticilos de primórdios seminais estéreis que, apesar de tudo, produzem gota de polinização (visíveis na figura). C) *Ephedra fragilis* subsp. *fragilis* (*Ephedraceae*): pormenor de estróbilos ♀ com primórdios seminais revestidos com brácteas; a hipótese de que as peças bracteolares de uma gnetácea estão na origem do perianto é tentadora, mas falsa (Vol. II). D) Na mesma espécie, estróbilos maduros constituídos, neste caso, por uma semente madura rodeada por brácteas carnudas e vermelhas; *n.b.*, caules articulados. [A] <http://www.prota.org>; B) cortesia de Kevin C. Nixon e <http://www.plantsystematics.org>; C e D) cortesia de Miguel Porto e de Flora-on].



Ao contrário das angiospérmicas, a diferenciação de megasporócitos ($2n$) depende do estímulo da polinização: é posterior à polinização. O megasporócito gera, por meiose, 4 megásporos (n), um dos quais, o mais afastado do micrópilo, germina e dá origem ao gametófito ♀. O gametófito ♀ das gimnospérmicas contém milhares de células e múltiplos arquegônios: 2-5 nas 'coníferas', geralmente em maior número nas *Ginkgoideae* e *Cycadidae*, e 1-3 em *Ephedra*, o mais basal dos 3 géneros de *Gnetidae*. Curiosamente, as células do gametófito ♀ das *Ginkgoideae* são clorofiladas. Cada arquegônio tem à sua custódia uma oosfera. O desenvolvimento de arquegônios não é claro em dois géneros de *Gnetidae*: *Welwitschia* (Figura 6) e *Gnetum*, como, aliás, acontece nas angiospérmicas (Carmichael & Friedman 1995).

Os grãos de pólen (n) diferenciam-se por meiose e em grande número a partir de microsporócitos ($2n$), no interior de sacos polínicos. Nas angiospérmicas, o microsporo sofre duas mitoses, o pólen é libertado com 2 ou 3 células, e no ato da fecundação o gametófito ♂ tem 3 células. As contas são mais complexas nas gimnospérmicas porque o gametófito ♂, pelo menos no momento da fecundação, é menos reduzido do que nas angiospérmicas. O pólen é libertado com 1 a 5 células, com a exceção das podocarpaceas que pode ultrapassar as 40 células. O grão de pólen das *Taxaceae* e das *Cephalotaxaceae* tem uma célula; para todos os efeitos é um microsporo, caso único entre as plantas-com-semente (Anderson & Owens 2000). No momento da libertação dos gâmetas, às portas dos arquegônios, o microgametófito maduro tem, por exemplo, 3 células nas *Cupressaceae*, 4 nas *Taxaceae*, 5 nas *Cycadidae*, 6 no ginkgo e nas *Pinaceae*, e dezenas nas *Podocarpaceae* (Fernando *et al.* 2009). Ao invés das angiospérmicas, os especialistas reconhecem no gametófito das gimnospérmicas (exceto nas cupressáceas) resíduos do protalo (1 ou 2 células protaliais) e do anterídio (1 célula anteridial). Como nas angiospérmicas, ocorre uma célula do tubo e uma célula generativa que dará origem, depois da polinização, a 2 gâmetas (com raras exceções).

Os grãos de pólen são transportados pelo vento (polinização anemófila) sendo diretamente capturados pelos primórdios seminiais, que para o efeito secretam para o exterior do micrópilo uma **gota de polinização** (Figura 268-C), visível a olho nú^[134]. Nas 'coníferas', a conjugação de ramos, folhas e estróbilos gera movimentos do ar que conduzem os grãos de pólen em direção ao micrópilo dos primórdios seminiais (Niklas 1984). As *Cycadidae* e as *Gnetidae* são secundariamente polinizados por insetos. Em algumas espécies destes dois grupos, a gota de polinização funciona como recompensa alimentar. Os açúcares dissolvidos na gota de polinização reduzem as perdas de água por evaporação e, ao aumentarem a viscosidade do líquido, diminuem a probabilidade da gota se soltar dos primórdios pela ação direta do vento e da agitação dos

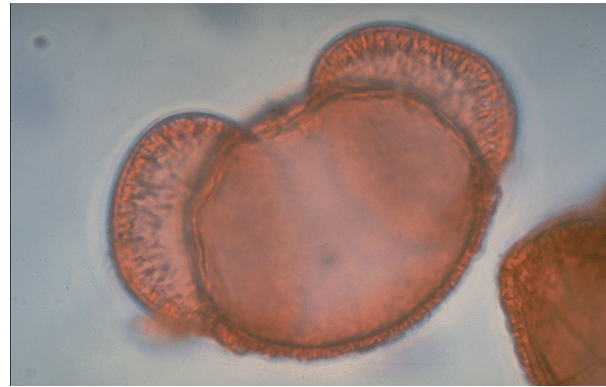


Figura 274. Pólen bissacado de *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). N.b. dois sacos aeríferos. [http://www.chrono.qub.ac.uk/pollen/pollen/P/Pinus_sylvestris.html].

ramos (Lunau 2002). Ainda assim, a folhagem dos *Chamaecyparis* e *Cupressus* fica pegajosa pela acumulação de gotas destacadas dos primórdios seminiais no período da polinização. Os grãos de pólen afundam-se na gota de polinização ou são arrastados quando esta é absorvida, e entram no primórdio. Em seguida, a porção da gota exposta ao exterior seca e sela o micrópilo, ficando o microgametófito protegido no interior da câmara polínica (Chamberlain 1935), num ambiente mais ou menos asséptico pela ação de proteínas antimicrobianas dissolvidas na gota de polinização (Poulis *et al.* 2005).

No interior da câmara polínica, o pólen germina na superfície do nucelo, rompe a exina e diferencia um tubo polínico. O tubo penetra o nucelo intercelularmente ao mesmo tempo que o gametófito vive uma sequência de mitoses que desembocam na formação dos gâmetas. Nas *Ginkgoideae* e nas *Cycadidae*, o tubo polínico rompe-se na proximidade dos arquegônios: cada tubo polínico liberta dois gâmetas flagelados (anterozoides) que nadam ao encontro das oosferas (sifonogamia imperfeita). A observação de gâmetas ♂ flagelados estabeleceu uma conexão evolutiva entre pteridófitos e gimnospérmicas, sendo considerada uma das mais importantes descobertas botânicas do séc. XIX. Nas *Cupressidae*, *Pinidae* e nas *Gnetidae*, *i.e.*, no grosso das gimnospérmicas, o tubo polínico coloca os núcleos espermáticos em contacto direto com as oosferas (sifonogamia). No ginkgo, entre a polinização e a fecundação medeiam 4-5 meses, caindo em seguida os primórdios ao solo (Treici 2007). Este intervalo ronda os 6-12 meses nas *Cycadidae*, e 3 meses a 24 meses nas 'coníferas' (Singh 1978 cit. Williams 2009). Nas *Gnetidae* é tudo muito rápido: apenas 1 semana em *Gnetum* e 10-36h em *Ephedra* (Fernando *et al.* 2009).

Cada oosfera é fecundada por um núcleo espermatóico. Em dois géneros de *Gnetidae* – *Gnetum* e *Ephedra* – foi descoberto um esboço de dupla fecundação permanecendo, de qualquer modo, o endosperma haploide, como nos restantes grupos de gimnospérmicas (Carmichael & Friedman 1995, Friedman 2014). A existência de múltiplos arquegônios gera mais de um embrião por megaga-

[134] São raras as gimnospérmicas sem gota de polinização: *Araucariaceae*, *Abies* e algumas *Tsugas* (Williams 2009).

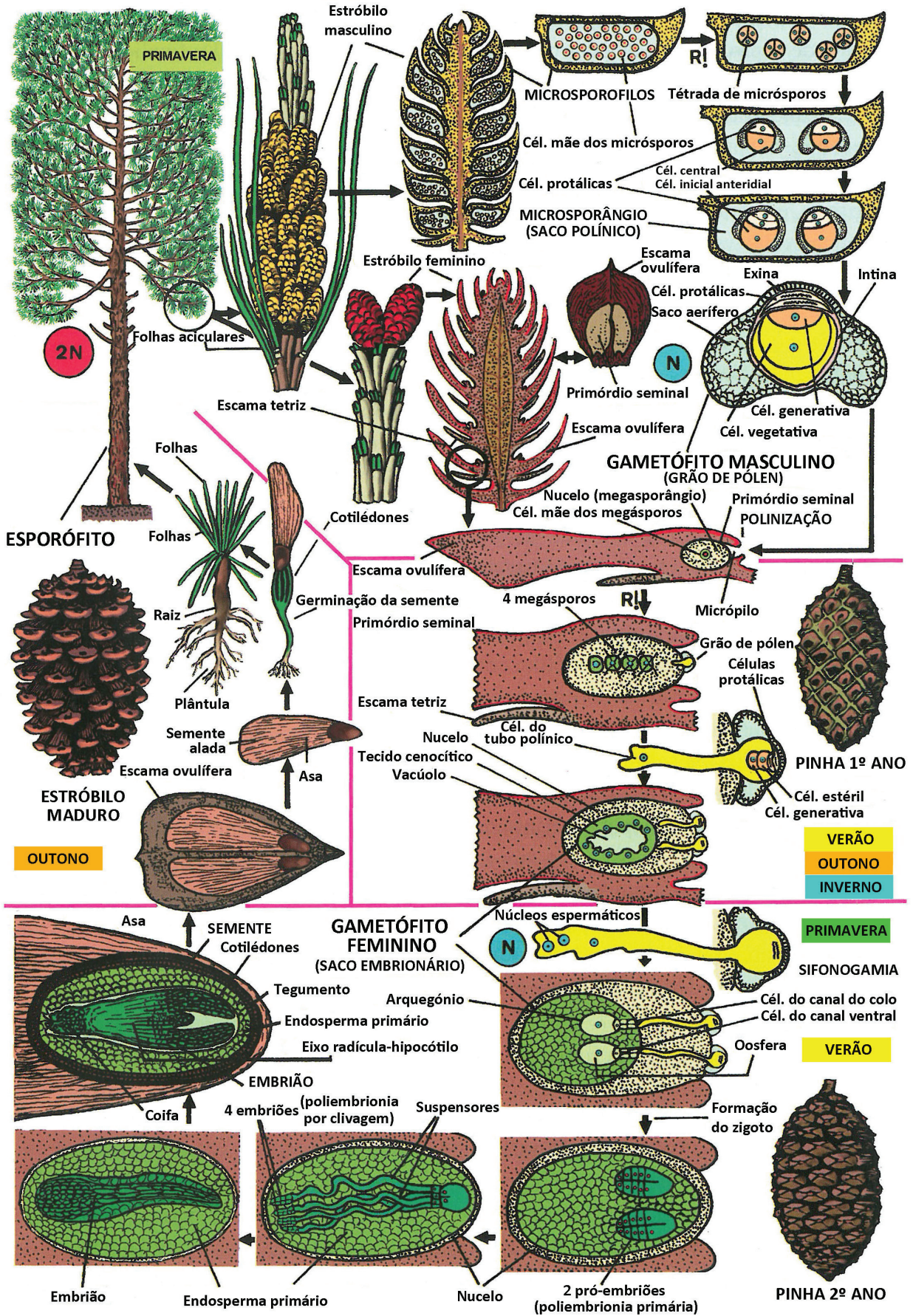


Figura 275. Ciclo de vida das gimnospéricas (*Pinus pinaster*, Pinaceae, Pinidae). Nomenclatura das células do gametófito ♂ de acordo com Fernando et al (2009). Legenda: R! – meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha].

metófito (**poliembrionia simples**, *simple polyembryony*) e, implicitamente, em cada primórdio seminal. Nas gimnospérmicas, sobretudo em alguns gêneros de *Pinaceae*, ocorre frequentemente um outro tipo de embrionia, a **poliembrionia por clivagem** (*cleavage polyembryony*), quando um embrião se cinde em vários outros. Em *Pinus* é comum a formação de 8 embriões. Geralmente, apenas um embrião sobrevive – as sementes maduras de gimnospérmicas raramente contêm mais de um embrião. As reservas nutritivas das sementes de gimnospérmicas resumem-se a um **endosperma primário** haploide, formado antes da fecundação, constituído por tecido gametofítico (haploide) de origem maternal (células haploides do saco embrionário). O endosperma primário é um gametófito ♀ muito modificado. Nas *Ginkgoidae* e nas *Cycadidae*, o primórdio seminal atinge a dimensão da semente depois da polinização mas ainda antes da fecundação. Este investimento envolve grandes riscos porque o primórdio pode abortar. As 'coníferas' (*Cupressidae* + *Pinidae*) são mais eficientes porque o crescimento dos primórdios ocorre após a fecundação, e são capazes de realocar parte da energia dos primórdios não fecundados. As angiospérmicas optimizaram este processo porque só começam a acumular reservas no endosperma se a fecundação for bem sucedida. O número de cotilédones é muito variável. Em *Taxus* (*Taxaceae*) «teixo» as sementes surgem envolvidas por uma estrutura carnuda (arilo), comestível, que atua como recompensa para a dispersão endozoocórica (Figura 276-A). As sementes de *Ginkgo biloba* (*Ginkgoaceae*) «ginkgo» têm uma sarcostesta espessa de odor desagradável.

O intervalo entre a polinização e a maturação das sementes ronda 1 ano na grande maioria das gimnospérmicas. Um pouco menos no ginkgo (Treici 2007). Em algumas *Cycas* (*Cycadidae*) estende-se por 2,5 anos (Pant 2002). As sementes dos pinheiros (*Pinus*) amadurecem em 2 (*e.g.*, pinheiro-bravo) ou 3 anos (*e.g.*, pinheiro-manso). É frequente as sementes caírem ao solo ainda imaturas (*e.g.*, ginkgo, cicas e *Gnetum*). Como vimos, as angiospérmicas reproduzem-se com enorme rapidez. No ginkgo e nas *Cycadidae*, ao contrário das 'coníferas', as sementes não se desidratam, são recalcitrantes. As sementes das gimnospérmicas geralmente têm dois cotilédones (muito numerosos em *Pinus*) e são ricas em lípidos e proteínas.

Frutificações e sementes

Designa-se por **frutificação** (Figura 276) o estróbilo ♀ maduro das gimnospérmicas. O fruto, num sentido estrito, resulta do desenvolvimento de um ovário após a fecundação: o fruto é exclusivo das angiospérmicas. As frutificações são, portanto, análogas (e não homólogas) aos frutos das plantas-com-flor. As sementes das *Taxaceae* e *Ginkgoaceae* não estão protegidas por qualquer tipo de estrutura.



Figura 276. Frutificações das gimnospérmicas. A) Semente solitária de *Taxus baccata* (*Taxaceae*) «teixo»; *n.b.*, o arilo vermelho resulta de uma expansão de tecidos da semente. B) Estrutura de uma pinha de *Pinus pinea* (*Pinaceae*) «pinheiro-manso». C) Pinha de *Pseudotsuga menziesii* (*Pinaceae*) «pseudotsuga»; *n.b.*, escamas estéreis excertas na axila das quais se inserem escamas férteis arredondadas, cada uma com duas sementes apenas (não visíveis na foto). D) Gálbulos de *Chamaecyparis lawsoniana* (*Cupressaceae*); *n.b.*, sementes aladas na axila de escamas férteis peltadas (em forma de guarda chuva). E) Gálbulos baciformes de *Juniperus turbinata* (*Cupressaceae*) «sabina-das-praias». [Fotos do autor].

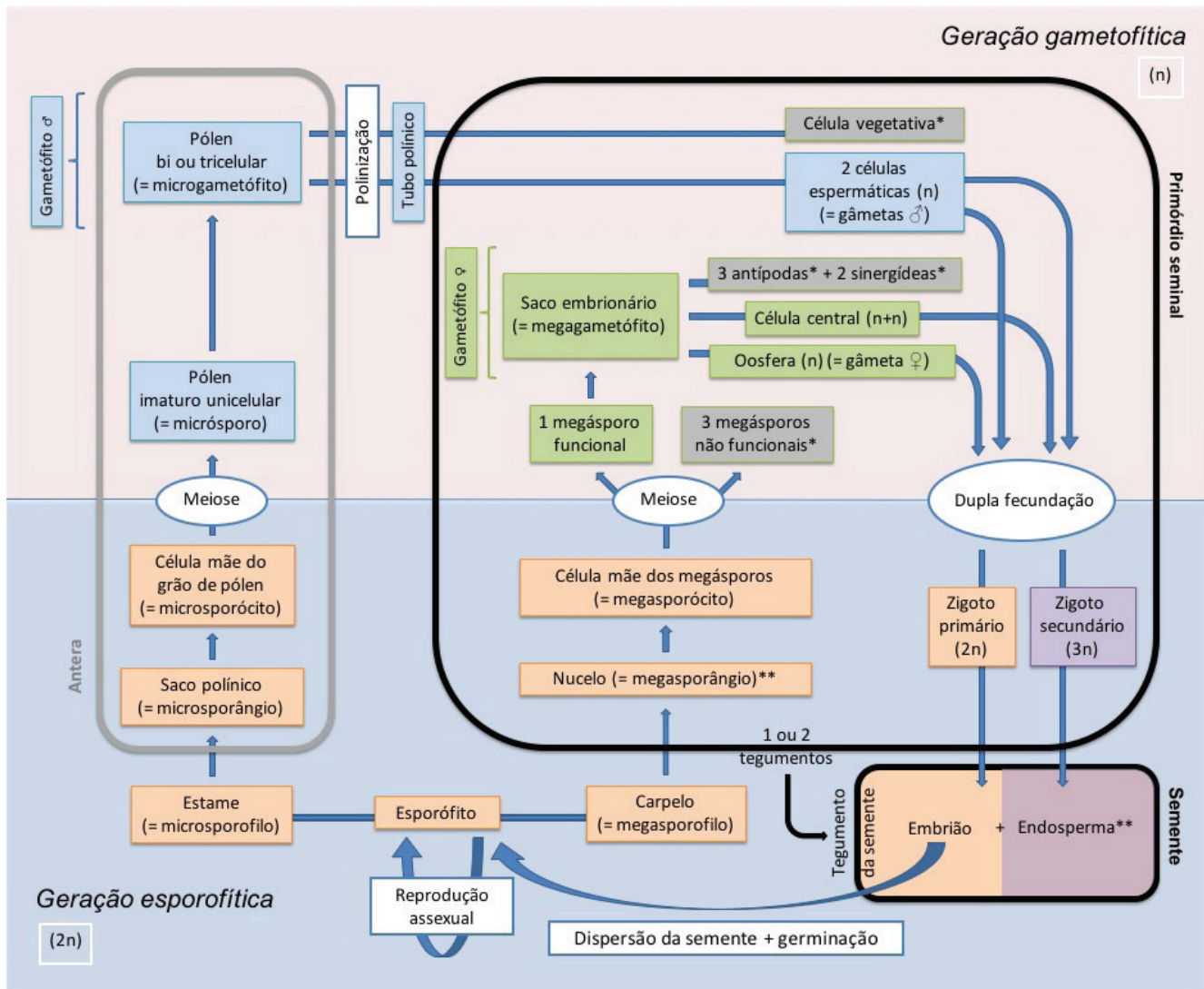


Figura 278. Representação esquemática do ciclo de vida das angiospérmicas. Legenda: caixas brancas de moldura azul – processos; caixas azul-claro – estruturas gametofíticas ♂; caixas verdes – estruturas gametofíticas ♀; caixas cor de laranja – estruturas esporofíticas diploides; caixas lilases – estruturas esporofíticas triploides; molduras a preto – tegumentos; (*) estruturas degeneradas nas primeiras fases da reprodução sexual; (**) estrutura absorvida até ao final da maturação da semente (sementes cotiledonares) ou durante a germinação (sementes endospérmicas). [Original].

Entre as 'coníferas', o grupo mais diverso e de maior interesse económico das gimnospérmicas, reconhecem-se dois tipos de frutificações:

- **Gálbulos (= gálbulas)** – estróbilos de forma globosa com brácteas, normalmente, peltadas (em forma de guarda-chuva) inseridas mais ou menos no mesmo ponto; *e.g.*, frutificações dos *Cupressus* (*Cupressaceae*) «ciprestes». Com um tipo particular: **gálbulos baci-formes** – gálbulos de brácteas carnudas, semelhantes a uma drupa, característico de *Juniperus* (*Cupressaceae*) «zimbros» e das *Podocarpaceae*;
- **Pinhas** – estróbilos de forma alongada com as escamas ovulíferas inseridas num eixo evidente; *e.g.*, pinhas de *Pinus* (*Pinaceae*) «pinheiros» e de *Welwitschia mirabilis* (*Welwitschiaceae*).

Algumas frutificações de gimnospérmicas são serotinas, *i.e.*, abrem e dispersam as sementes em resposta a um estímulo externo, concretamente pela ação do fogo, como acontece com os cones de pinheiro-bravo (Tapias *et al.* 2001).

Ciclo de vida das angiospérmicas

O ciclo de vida das angiospérmicas está explicitado na Figura 277 e Figura 278. As estruturas foram apresentadas nas secções ["Androceu"](#), ["Pólen"](#), ["Gineceu"](#) e ["Primórdio seminal"](#), os processos envolvidos foram detalhados no primeiro ponto do Capítulo II, ["Reprodução sexual nas angiospérmicas"](#). Insisto apenas na assinalável simplificação dos gametófitos, e nessa enorme novidade que é a dupla fecundação. Este processo envolve dois gametas ♂ e duas singâmias (Figura 278). A fusão de um núcleo espermático com a oosfera dá origem ao zigoto o outro gameta fecunda a célula central (n+n) formando-se um endosperma triploide.

REFERÊNCIAS

- Adl S, Simpson A, Farmer M, Andersen R, Anderson O, *et al.* 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52(5):399–451
- Adl S, Simpson A, Lane C, Lukes J, Bass D, *et al.* 2012. The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 59(5):429–93
- Aguiar C. 2017. Fenologia, dormência e biologia da reprodução. In *Amendoeira: Estado da Produção*, ed. M Rodrigues, pp. 42–97. Bragança: CNCFS
- Aguiar C, Azevedo J. 2012. A floresta e a restituição da fertilidade do solo nos sistemas de agricultura orgânicos tradicionais do NE de Portugal. In *Florestas do Norte de Portugal. História, Ecologia e Desafios de Gestão*, eds. JP Tereso, J Honrado, AT Pinto, F Castro Rego, pp. 100–117. Porto: INBIO - Rede de Investigação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva. E-book.
- Agustí M, Agustí M. 2010. *Fruticultura*. Madrid: Mundi-Prensa
- Alonso J, Ansón J, Espiau M, Socias i Company R. 2005. Determination of endodormancy break in almond flower buds by a correlation model using the average temperature of different day intervals and its application to the estimation of chill and heat requirements and blooming date. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130:308–18
- Amasino R. 2004. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter. *Plant Cell.* 16(10):2553–59
- Ambrose B, Lerner D, Ciceri P, Padilla C, Yanofsky M, Schmidt R. 2000. Molecular and genetic analyses of the *silky1* gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. *Mol. Cell.* 5(3):569–79
- Ames M, Spooner DM. 2008. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. *Am. J. Bot.* 95(2):252–57
- Ammar ED, Richardson ML, Abdo Z, Hall DG, Shatters RG. 2014. Differences in stylet sheath occurrence and the fibrous ring (sclerenchyma) between *Xcitroncirus* plants relatively resistant or susceptible to adults of the Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* (Hemiptera: Liviidae). *PLoS One.* 9(10):
- Anderson ED, Owens JN. 2000. Microsporogenesis, pollination, pollen germination and male gametophyte development in *Taxus brevifolia*. *Ann. Bot.* 86(5):1033–42
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141:399–436
- Antunes T, Sevinata Pinto I. 2006. *Botânica. A Passagem à Vida Terrestre*. Lisboa: Lidel
- Argüello A, O'Brien M, van der Heijden M, Wiemken A, Schmid B, Niklaus P. 2016. Options of partners improve carbon for phosphorus trade in the arbuscular mycorrhizal mutualism. *Ecol. Lett.*
- Armbruster W, Debevec E, Wilson M. 2002. Evolution of syncarpy in angiosperms: Theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality. *J. Evol. Biol.* 15:657–72
- Armstrong J. 2014. *How the Earth Turned Green. A Brief 3.8-Billion-Year History of Plants*. Chicago: The University of Chicago Press
- Artschwager E. 1918. Anatomy of the potato plant, with special reference to the ontogeny of the vascular system. *Jour. Agr. Res.* 14:221–52
- Ashman T-L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. *Am. Nat.* 144(2):300–316
- Barkman J. 1988. New system of plants growth forms and phenological plant types. In *Plant Form and Vegetation Structure*, eds. M Werger, P van der Aart, H During, T Verhoeven, pp. 9–14. The Hague: Academic Publishers
- Barrett SCH. 2011. Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. *Diversity.* 195–210
- Barros e Cunha J. 1892. *As Ultimas Theorias Biologicas*. Coimbra: Imprensa da Universidade
- Barthelemy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99(3):375–407
- Bateman RM, Hilton J, Rudall PJ. 2011. Spatial separation and developmental divergence of male and female reproductive units in gymnosperms, and their relevance to the origin of the angiosperm flower. In *Flowers on the Tree of Life*, eds. L Wanntorp, LPR de Craene, pp. 8–48. Cambridge: Cambridge University Press
- Bäumle I, Laux T. 2003. Apical meristems: the plant's fountain of youth. *Bioessays.* 25:961–70
- Beck C. 2010. *An Introduction to Plant Structure and Development: Plant Anatomy for the Twenty-First Century*. Cambridge, New York: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Beentje H, Williamson J. 2010. *The Kew Plant Glossary: An Illustrated Dictionary of Plant Terms*. Richmond, Surrey: Kew
- Beerling D. 2007. *The Emerald Planet: How Plants Changed Earth's History*. Oxford ; New York: Oxford University Press
- Bell A. 2008. *Plant Form : An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Portland, Or.: Timber Press. New ed.
- Bellini E. 1993. Behaviour of some genetic characters in olive seedlings obtained by cross-breeding. *Acta Hort.* 317:197–208
- Belzung E. 1900. *Anatomie et Physiologie Végétales à l'usage des Étudiants en Sciences Naturelles des Universités, des Élèves à l'Institut Agronomique, des Ecoles D'agriculture, Etc.* Paris.; F. Alcan
- Bengtson S, Sallstedt T, Belivanova V, Whitehouse M. 2017. Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae. *PLoS Biol.* 15(3):e2000735
- Bergmann D, Zehfus M, Zierer L, Smith B, Gabel M. 2009. Grass Rhizosheaths: Associated Bacterial Communities and Potential for Nitrogen Fixation. *West. North Am. Nat.* 69:105–14
- Bergonzi S, Albani M. 2011. Reproductive competence from an annual and a perennial perspective. *J. Exp. Bot.* 62(13):4415–22
- Betts MG, Hadley AS, Kress WJ. 2015. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. *Proc Natl Acad Sci USA.* 112(11):3433–3438
- Bewley D, Bradford K, Hilhorst H, Nonogaki H. 2013. *Seeds Physiology of Development, Germination and Dormancy*. New York: Springer. 3a ed.
- Beyl C, Sharma G. 2015. Plant physiology concepts important for propagation success. In *Plant Propagation Concepts and Laboratory Exercises*, eds. C Beyl, R Trigiano, p. xv, 498 pages. 2nd ed.
- Bicknell RA. 2004. Understanding apomixis: recent advances and remaining conundrums. *Plant Cell Online.* 16(suppl_1):S228–45
- Bingre P, Aguiar C, Espírito-Santo D, Arsénio P, Monteiro-Henriques T. 2007. *Guia de Árvores e Arbustos de Portugal Continental, Vol. 9*. Lisboa: Jornal Público/ Fundação Luso-Americana para o Desenvolvimento/ Liga para a Protecção da Natureza
- Blackwell M. 2011. The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 Million Species? *Am. J. Bot.* 98(3):426–38
- Blondel J, Aronson J, Bodiou J-Y, Boeuf G. 2010. *The Mediterranean Region. Biological Diversity in Space and Time*. Oxford: Oxford University Press
- Blümel K, Chmielewski F-M. 2012. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them. *Agric. For. Meteorol.* 164:10–19
- Bond WJ, Keeley JE. 2005. Fire as a global "herbivore": the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20(7):387–94
- Bonnier G, Douin R. 1911-1934. *Flore Complète Illustrée en Couleurs de France*. Neuchâtel: Delachaux et Niestlé
- Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, Coulon A, Delgado M, *et al.* 2012. Costs of dispersal. *Biol. Rev.* 87(2):290–312
- Borchert R, Rivera G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiol.* 21(4):213–21
- Bornman CH, Botha CEJ, Nash LJ. 1973. *Welwitschia mirabilis*: observations on movement of water and assimilates under föhn and fog conditions. *Madoqua.* 3:63–68
- Boutilier M, Lee J, Chambers V, Venkatesh V, Karnik R. 2014. Water Filtration Using Plant Xylem. *PLoS One.* 9:e89934

- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proc Biol Sci.* 276(1663):1771–76
- Boyce C, DiMichele W. 2016. Arborescent lycopsid productivity and lifespan: Constraining the possibilities. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 227:97–110
- Teixeira G, Branco M. 2006. Pólen. Lisboa: ISAPress
- Brandão Oliveira JN. 2011. Anatomia das Plantas Superiores. Ponta Delgada: Ed. do Autor
- Breckle S. 2002. *Walter's Vegetation of the Earth : The Ecological Systems of the Geo-Biosphere.* Berlin ; New York: Springer. 4th, compl ed.
- Brito V, Weynans K, Sazima M, Lunau K. 2015. Trees as huge flowers and flowers as oversized floral guides: the role of floral color change and retention of old flowers in *Tibouchina pulchra*. *Front Plant Sci.* 6:362
- Brooker I. 2002. Botany of the eucalypts. In *Eucalyptus: The Genus Eucalyptus*, ed. J Coppen, pp. 14–46. London: Taylor & Francis
- Brown J, Caligari P, Campos H. 2014. *Plant Breeding.* Chichester: Wiley-Blackwell. 2nd ed.
- Buchholz J. 1926. Origin of cleavage polyembryony in conifers. *Bot. Gaz.* 81:55–71
- Buitenwerf R, Rose L, Higgins S. 2015. Three decades of multi-dimensional change in global leaf phenology. *Nat. Clim. Chang.* 5:364–68
- Burrill R, Dietz A. 1981. The response of honey bees to variations in solar radiation and temperature. *Apidologie.* 12:319–28
- Carlquist S. 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Bot. J. Linn. Soc.* 161(1):26–65
- Carman JG. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony. *Biol. J. Linn. Soc.* 61(1):51–94
- Carmona M, Chaib J, Martínez-Zapater J, Thomas M. 2008. A molecular genetic perspective of reproductive development in grapevine. *J. Exp. Bot.* 59(10):2579–96
- Carvalho M. 2009. Material de apoio às aulas de Agricultura de Conservação. Curso de Especialização em Tecnologia Agrária. Évora
- Chamberlain C. 1935. *Gymnosperms Structure and Evolution.* Chicago: The University of Chicago Press
- Champagne C, Sinha N. 2004. Compound leaves: equal to the sum of their parts? *Development.* 131(18):4401–12
- Chano V, Lopez R, Pita P, Collada C, Soto A. 2015. Proliferation of axial parenchymatic xylem cells is a key step in wound closure of girdled stems in *Pinus canariensis*. *BMC Plant Biol.* 15:64
- Chase MW, Reveal JL. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161(2):122–27
- CChittka L, Raine N. 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Curr. Opin. Plant Biol.* 9:428–35
- Chittka L, Thomson J, Waser N. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften.* 86:361–77
- Choat B, Cobb AR, Jansen S. 2008. Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. *New Phytol.* 177(3):608–26
- Chomicki G, Coiro M, Renner SS. 2017. Evolution and ecology of plant architecture: Integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies
- Christenhusz MJM, Chase MW. 2014. Trends and concepts in fern classification. *Ann. Bot.* 113(4):571–94
- Christenhusz MJM, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. *Phytotaxa.* 19:55–70
- Christenhusz M, Fay M, Chase MW. 2017. *Plants of the World: An Illustrated Encyclopedia of Vascular Plant Families.* Chicago: Richmond & Chicago University Press
- Chun-Gang W, Xiang-Yuan X. 1992. Structure of embryo sac before and after fertilization and distribution of transfer cells in ovules of green gram. *Acta Bot. Sin.* 34:496–501
- Citerne H, Jabbour F, Nadot S, Damerval C. 2010. The evolution of floral symmetry. In *Advances in Botanical Research*, Vol. 54, eds. K Jean-Claude, D Michel, pp. 85–137. Academic Press
- Claßen-Bockhoff R. 2001. Plant morphology: The historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. *Ann. Bot.* 88:1153–72
- Claßen-Bockhoff R, Bull-Hereñu K. 2013. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. *Ann. Bot.* 112(8):1523–42
- Claßen-Bockhoff R. 2015. The shoot concept of the flower: Still up to date? *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants.* 221:46–53
- Claßen-Bockhoff R, Speck T, Tweraser E, Wester P, Thimm S, Reith M. 2004. The staminal lever mechanism in *Salvia L.* (Lamiaceae): A key innovation for adaptive radiation?
- Cline MG, Harrington CA. 2007. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. *Can. J. For. Res.* 37(1):74–83
- Columella LM. 1941. *De Re Rustica.* Vol. 1–4. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press
- Considine M, Considine J. 2016. On the language and physiology of dormancy and quiescence in plants. *J. Exp. Bot.* 67(11):3189–3203
- Conway S. 2013. Beyond pine cones: an introduction to gymnosperms. *Arnoldia.* 70:2–14
- Costes E, Crespel L, Denoyes B, Morel P, Demene M-N, *et al.* 2014. Bud structure, position and fate generate various branching patterns along shoots of closely related Rosaceae species: a review. *Front Plant Sci.* 5:666
- Coutinho AXP. 1898. *Atlas de Botânica: para Uso dos Lyceus (I, II, III E IV Classes).* Lisboa: Companhia Nacional Editora.
- Crofts HJ. 1989. On defining a winter wheat. *Euphytica.* 44(3):225–34
- Cronquist A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants.* Bronx, N.Y., USA: New York Botanical Garden. 2nd ed.
- Culley T, Klooster M. 2007. The cleistogamous breeding system: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *Bot. Rev.* 73:1–30
- Culley TM, Weller SG, Sakai AK. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends Ecol. Evol.* 17(8):361–69
- Dadpour M, Grigorian W, Nazemieh A, Valizadeh M. 2008. Application of epi-illumination light microscopy for study of floral ontogeny in fruit trees. *Int. J. Bot.* 4:49–55
- Dahlgren R, Clifford H, Yeo P. 1985. *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy.* Berlin ; New York: Springer-Verlag
- Darwin C. 1826. Dissection of *Strelitzia* flower. NS I Chap 3-97 Drawings. The Darwin Manuscripts Project (DMP) at the American Museum of Natural History in New York. <https://www.amnh.org/our-research/darwin-manuscripts-project/pocket-diaries/diary-1826>
- Darwin C. 1876. *The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom.* Londres: John Murray
- Darwin C. 1862. *On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects.* London: John Murray
- David T, Pinto C, Nadezhdina N, Kurz-Besson C, Henriques M, *et al.* 2013. Root functioning, tree water use and hydraulic redistribution in *Quercus suber* trees: A modeling approach based on root sap flow. *For. Ecol. Manage.* 307:136–46
- Dawson L, Duff E, Campbell C, Hirst D. 2001. Studies of root competition in a poor pine forest by supply of labelled nitrogen and phosphorus. *Plant Soil.* 231:11–19
- de Laulanié H. 2011. Intensive rice farming in Madagascar. *Tropicultura.* 29:183–87
- de Vos J, Evers JB, Buck-Sorlin GH, Andrieu B, Chelle M, de Visser PHB. 2010. Functional-structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. *J. Exp. Bot.* 61(8):2101–15
- Del Tredici P. 2007. The Phenology of Sexual Reproduction in *Ginkgo biloba*: Ecological and Evolutionary Implications. *Bot. Rev.* 73(4):267–78
- Delph L. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*, eds. D Lloyd, S Barrett, pp. 217–40. New York: Chapman & Hall
- DeMason D. 1983. The primary thickening meristem - definition and function in monocotyledons. *Am. J. Bot.* 70(6):955–62
- Denney J, Martin G. 1990. Xenia and metaxenia: definitions and other boundaries. *HortScience.* 25(9):1169
- Denney JO. 1992. Xenia Includes Metaxenia. *HortScience.* 27(1976):722–28
- Deysson G. 1965. *Éléments d'Anatomie des Plantes Vasculaires.* Paris: Société d'Édition d'Enseignement Supérieur
- Díaz Gonzalez T, Fernandez-Carvajal Alvarez M, Fernandez Prieto J. 2004. *Curso de Botânica.* Gijón: Ediciones Treaa-Ciencia
- Dickson W. 2000. *Integrative Plant Anatomy.* San Diego: Harcourt/Academic Press

- Dietz A. Honey bees. In *Social Insects*, ed. H Hermani, pp. 323–60. Academic Press
- Dinis C. 2014. Sistema Radical do Sobreiro (*Quercus suber* L.): Uma Abordagem Estrutural-Funcional 3D. Universidade de Évora
- Donald C. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*. 17:385–403
- dos Santos P, Matias H, Deus E, Águas A, Silva JS. 2015. Fire effects on capsules and encapsulated seeds from *Eucalyptus globulus* in Portugal. *Plant Ecol*. 216(12):1611–21
- Douady S, Couder Y. 1996. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process .1. The spiral modes resulting from time-periodic iterations. *J. Theor. Biol.* 178(3):255–74
- Doyle J. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 40(1):301–26
- Dresselhaus T, Sprunck S, Wessel GM. 2016. Fertilization mechanisms in flowering plants
- Dubrovsky D, Rost T. 2012. *Pericicle*. eLS. Chichester: John Wiley & Sons Ltd
- Endress P. 1982. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. *Taxon*. 31:48–52
- Endress P, Matthews M. 2006. Elaborate petals and staminodes in eudicots: Diversity, function, and evolution. *Org. Divers. Evol.* 6(4):257–93
- Eriksson O, Kainulainen K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13(2):73–87
- Esau K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. New York: Wiley. 2nd ed.
- Fabião M. 2007. *Árvores e Florestas*. Mem-Martins: Publicações Europa-América
- Federman S, Dornburg A, Daly D, Downie A, Perry G, *et al.* 2016. Implications of lemuriiform extinctions for the Malagasy flora. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113:5041–5046
- Fenner M, Thompson K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge: Cambridge University Press
- Fernandes R. 1972. Glossário de termos botânicos. *Anuário da Soc. Broteria-na*. 38:181–292
- Fernando DD, Quinn CR, Brenner ED, Owens JN. 2010. Male Gametophyte Development and Evolution in Extant Gymnosperms. *Int. J. Plant Dev. Biol. (Global Science Books)*:47–63
- Ferreirinha M. 1958. Elementos de anatomia das madeiras. *Folhosas portuguesas*. Memórias da Junta Investig. do Ultramar. 3
- Finet C, Timme R, Delwiche C, Marletaz F. 2012. Erratum: Multigene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants. *Curr. Biol.* 22(15):1456–57
- Fischer S, Poschold P, Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *J. Appl. Ecol.* 33(5):1206–22
- Florin R. 1951. Evolution in cordaites and conifers. *Acta Horti Bergiani*. 15:285–388
- Foley J, Ramankutty N, Brauman K, Cassidy E, Gerber J, *et al.* 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature*. 478(7369):337–42
- Font Quer P. 1985. *Diccionario de Botânica*. Barcelona: Editorial Labor
- Fraunhofer. 2014. New World record for solar cell efficiency at 46%. *Presseinformation*. (26/14):1–4
- Friedman WE. 2015. Development and evolution of the female gametophyte and fertilization process in *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae). *Am. J. Bot.* 102(2):312–24
- Friend D. 1965. Interaction of red and far-red radiations with the vernalization process in winter rye. *Can. J. Bot.* 43:161–70
- Friis E, Crane P, Pedersen K. 2011. *Early Flowers and Angiosperm Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- Frost SK, Frost PGH. 1981. Sunbird pollination of *Strelitzia nicolai*. *Oecologia*. 49(3):379–84
- Futuyma D. 2005. *Evolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates
- Geber MA, Dawson TE, Delph LF. 1999. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Berlin: Springer
- Geeta R, Davalos L, Levy A, Bohs L, Lavin M, *et al.* 2012. Keeping it simple: flowering plants tend to retain, and revert to, simple leaves. *New Phytol.* 193(2):481–93
- Gerrienne P, Dilcher DL, Bergamaschi S, Milagres I, Pereira E, Rodrigues MAC. 2006. An exceptional specimen of the early land plant *Cooksonia paranensis*, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 142(3–4):123–30
- Gerrienne P, Gensel PG, Strullu-Derrien C, Lardeux H, Steemans P, Prestianni C. 2011. A simple type of wood in two Early Devonian plants. *Science* (80-.). 333(6044):837
- Gerrienne P, Meyer-Berthaud B, Fairon-Demaret M, Strel M, Steemans P. 2004. *Runcaria*, a middle devonian seed plant precursor. *Science* (80-.). 306(5697):856–58
- Gibson TM, Shih PM, Cumming VM, Fischer WW, Crockford PW, *et al.* 2017. Precise age of *Bangiomorpha pubescens* dates the origin of eukaryotic photosynthesis. *Geology*. DOI 10.1130/G39829.1
- Gil-Albert F. 1995. *Tratado de Arboricultura Frutal*, Vol. I. Madrid: Mundi-Prensa. 4a ed.
- Gillaspy G, Ben-David H, Gruijssem W. 1993. Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell*. 5:1439–51
- Gilman EF. 2003. Branch-to-stem diameter ratio affects strength of attachment. *J. Arboric.* 29(5):291–93
- Golmirzaie A, Buendia S, Espinoza J, Ortiz R. 2004. Open pollinated offspring for producing potatoes from true seed. *Tropicultura*. 22:191–98
- Gordon D, Damiano C, DeJong TM. 2006. Preformation in vegetative buds of *Prunus persica*: factors influencing number of leaf primordia in overwintering buds. *Tree Physiol.* 26(4):537–44
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*. 8(1):4–15
- Graham L, Cook M, Busse J. 2000. The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97(9):4535–40
- Gregory P, Squire G. 1979. Irrigation Effects on Roots and Shoots of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides*). *Exp. Agric.* 15:161–68
- Grisvard P. 1994. *La Poda de Los Árboles Frutales*. Madrid: Mundi-Prensa
- Guillon JM. 1905. *Étude Générale de La Vigne: Historique, Les Vignobles et Les Crus, Anatomie et Physiologie, Sol et Climat*. Paris: Masson
- Haber WA. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica*. 16(4):269–75
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J. 2004. Analysis of circular bordered pit function - II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *Am. J. Bot.* 91(3):386–400
- Hallé F. 2002. In *Praise of Plants*. Portland: Timber Press
- Hallé F, Oldeman R, Tomlinson P. 1978. *Tropical Trees and Forests : An Architectural Analysis*. Berlin: New York : Springer-Verlag
- Hamilton W, Axelrod R, Tanese R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87(9):3566–73
- Hanke M, Flachowsky H, Peil A, Hattasch C. 2007. No flower no fruit - genetic potentials to trigger flowering in fruit trees. *Genes Genomes Genomics*. 1:1–20
- Hartmann, Kester D, Davies Jr. F, Geneve R. 2014. Seed Propagation. In *Hartmann & Kester's Plant Propagation: Principles and Practices*, pp. 148–70
- Hartmann, Kester D, Davies Jr. F, Geneve R. 2014. Principles of propagation by cuttings. In *Hartmann & Kester's Plant Propagation: Principles and Practices*, eds. H Hartmann, D Kester, F Davies Jr., R Geneve, pp. 296–359. Harlow: Pearson Education Limited
- Hattersley P, Watson L, Osmond C. 1977. In situ immunofluorescence labelling of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase in leaves of C₃ and C₄ plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 4:523–539
- Henderson A. 2002. *Evolution and Ecology of Palms*. Bronx, NY: New York Botanical Garden Press
- Heywood VH. 1993. *Flowering Plants of the World*. New York: Oxford University Press. Updated ed.
- Hibberd JM, Sheehy JE, Langdale JA. 2008. Using C-4 photosynthesis to increase the yield of rice - rationale and feasibility. *Curr. Opin. Plant Biol.* 11(2):228–31
- Hickey L. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In *Anatomy of the Dicotyledons*, Vol. 1, eds. CR Metcalfe, L Chalk, DF Cutler, M Gregory, pp. 25–39. Oxford: Clarendon Press. 2d ed.
- Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP. 2005. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct. Plant Biol.* 32(8):737–48

- Hochholdinger F, Park WJ, Sauer M, Woll K. 2004. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. *Trends Plant Sci.* 9(1):42–48
- Hochuli PA, Feist-Burkhardt S. 2013. Angiosperm-like pollen and Afropollis from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (Northern Switzerland). *Front Plant Sci.* 4:344
- Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F, Crespi M. 2009. Plant root growth, architecture and function. *Plant Soil.* 321(1–2):153–87
- Hollister J, Greiner S, Wang W, Wang J, Zhang Y, *et al.* 2014. Recurrent loss of sex is associated with accumulation of deleterious mutations in *Oenothera*. *Mol. Biol. Evol.* 32:896–905
- Holman R, Robbins W. 1939. *A Textbook of General Botany for Colleges and Universities*. New York: J. Wiley & sons, Inc. Chapman & Hall, limited. 4th ed.
- Hopper S, Lambers H. 2009. Darwin as a plant scientist: a Southern Hemisphere perspective. *Trends Plant Sci.* 14(8):421–35
- Hu Y-S, Yao B-J. 1981. Transfusion tissue in gymnosperm leaves. *Bot. J. Linn. Soc.* 83(3):263–72
- Hudson J. 1959. Effects of environment on *Rubus idaeus* L. I. Morphology and development of the raspberry plants. *J. Hortic. Sci.* 34:163–69
- Hutchinson G. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22:415–27
- Ingrouille M, Eddie B. 2006. *Plants: Diversity and Evolution*. Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press
- Jackson J. 1996. Gene flow in pollen in commercial almond orchards. *Sex. Plant Reprod.* 9:367–69
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *PNAS.* 94(14):7362–66
- Jenik PD, Gillmor CS, Lukowitz W. 2007. Embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana*. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* 23:207–36
- Jensen WA, Kavaljian LG. 1958. An Analysis of Cell Morphology and the Periodicity of Division in the Root Tip of *Allium-Cepa*. *Am. J. Bot.* 45(5):365–72
- Jersakova J, Johnson S, Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 81(2):219–35
- Johnson SD, Brown M. 2004. Transfer of pollinaria on birds' feet: A new pollination system in orchids. *Plant Syst. Evol.* 244(3–4):181–88
- Judd W, Campbell C, Kellogg E, Stevens P, Donoghue M. 2007. *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 3rd ed.
- Junqueira N, Veras M, Nascimento A, Chaves R, Matos A, Junqueira K. 2001. *A Importância Da Polinização Manual Para Aumentar a Produtividade Do Maracujazeiro*, Vol. 41. Planaltina DF: Embrapa Cerrados
- Kadmon R, Shmida A. 1992. Departure rules used by bees foraging for nectar: A field test. *Evol. Ecol.* 6:142–51
- Kao T-H, Tsukamoto T. 2004. The Molecular and Genetic Bases of S-RNase-Based Self-Incompatibility. *Plant Cell.* 16(suppl 1):S72–83
- Kaplan D. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *Am. J. Bot.* 88:1711–41
- Karthick B, Williams DM. 2012. The International Code for Nomenclature for algae, fungi and plants - a significant rewrite of the International Code of Botanical Nomenclature. *Curr. Sci.* 102(4):551–52
- Kasahara RD, Maruyama D, Hamamura Y, Sakakibara T, Twell D, Higashiyama T. 2012. Fertilization recovery after defective sperm cell release in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.* 22(12):1084–89
- Katznelson J. 1974. *Biological Flora of Israel*. 5. Subterranean clovers of *Trifolium* subsect - *Calycomorphum* Katzn - *Trifolium-subterraneum* L. (sensu lato). *Isr. J. Bot.* 23(1–2):69–108
- Keerthisinghe G, Hocking PJ, Ryan PR, Delhaize E. 1998. Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant. Cell Environ.* 21(5):467–78
- Keller R. 2004. *Identification of Tropical Woody Plants in the Absence of Flowers: A Field Guide*. Basel; Boston: Birkhauser Verlag. 2nd ed.
- Kellogg E. 2015. Poaceae. In *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 13, ed. K Kubitzki. Cham: Springer International Publishing
- Kenrick P, Strullu-Derrien C. 2014. The origin and early evolution of roots. *Plant Physiol.* 166(2):570–80
- Khan A. 2002. *Plant Anatomy and Physiology*. New Delhi: Kalpaz Publications
- Kirchoff B. 2003. Shape matters: Hofmeister's rule, primordium shape, and flower orientation. *Int. J. Plant Sci.* 164(4):505–17
- Knapp J, Bartlett L, Osborne J. 2016. Re-evaluating strategies for pollinator-dependent crops: How useful is parthenocarpy? *J. Appl. Ecol.* n/a-n/a
- Knoop W, Walker B. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *J. Ecol.* 73:235–53
- Kothari I, Patel J, Nair D, Raghu Ram Y. 1983. Abscission of clove in garlic (*Allium sativum* L.). *Flora.* 174:159–64
- Krajewski A, Rabe E. 1995. Citrus Flowering - a Critical-Evaluation. *J. Hortic. Sci.* 70(3):357–74
- Krizková I, Lopes M, Polónyi J, Belicová A, Dobias J, Ebringer L. 1999. Antimutagenicity of a suberin extract from *Quercus suber* cork. *Mutat Res.* 446:225–30
- Krupinska K, Humbeck K. 2008. Senescence processes and their regulation. *Plant Biol.* 10:1–3
- Kubitzki K. 1990. General Traits of the Gnetales. In *The Families and Genera of Vascular Plants. Pteridophytes and Gymnosperms*. Vol. I, eds. KU Kramer, PS Green, pp. 378–79. Berlin: Springer-Verlag
- Kutschera U, Niklas K. 2004. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften.* 91(6):255–76
- Kwak S, Shen R, Schiefelbein J. 2005. Positional signaling mediated by a receptor-like kinase in *Arabidopsis*. *Science (80-)*. 307(5712):1111–13
- Lane N. 2015. *The Vital Question: Why Life Is the Way It Is?* London: Profile Books. First Amer ed.
- Lang J, Martin G, Darnell R. 1987. Endo-, Para- and Ecodormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience.* 22:371–77
- Langer R. 1979. *How Grasses Grow*. Baltimore: University Park Press. 2nd ed.
- Laurens F, Audergon J, Claverie J, Duval H, Germain E, *et al.* 2000. Integration of architectural types in French programmes of ligneous fruit species genetic improvement. *Fruits Paris.* 55:141–52
- Leaf Architecture Working Group. 1999. *Manual of Leaf Architecture: Morphological Description of Dicotyledonous and Net-Veined Monocotyledonous Angiosperms*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution
- Lehnert M, Krug M, Kessler M. 2017. A review of symbiotic fungal endophytes in lycophytes and ferns—a global phylogenetic and ecological perspective. *Symbiosis.* 71:77–89
- Leite I, Encarnaçao C. 2002. Fenologia do coqueiro na zona costeira de Pernambuco. *Pesqui. Agropecuária Bras.* 37:745–52
- Leliaert F, Smith D, Moreau H, Herron M, Verbruggen H, *et al.* 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 31:1–46
- Le Maout E, Decaisne J. 1868. *Traité Général de Botanique Descriptive et Analytique*. Paris: Firmin Didot Frères, Fils et Cie
- Lespinasse J-M. 1977. *La Conduite Du Pommier. L'axe Vertical. La Rénovation Des Vergers*, Vol. 2. Paris: INVUFLEC
- Lev-Yadun S, Ne'eman G, Abbo S, Flaishman MA. 2006. Comment on "Early domesticated fig in the Jordan Valley." *Science (80-)*. 314(5806):1683; author reply 1683
- Li Z, De La Torre AR, Sterck L, Cánovas FM, Avila C, *et al.* 2017. Single-copy genes as molecular markers for phylogenomic studies in seed plants. *Genome Biol. Evol.* 9(5):1130–47
- Lifschitz E, Ayre B, Eshed Y. 2014. Florigen and anti-florigen – a systemic mechanism for coordinating growth and termination in flowering plants. *Front Plant Sci.* 5:465
- Linder H. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. In *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*, eds. S Owens, P Rudall, pp. 123–135. Kew: Royal Botanic Gardens
- Lineberger R. s.d. Origin, development, and propagation of chimeras. <https://aggie-horticulture.tamu.edu/tisscult/Chimeras/chimeralec/chimeras.html>
- Linkies A, Graeber K, Knight C, Leubner-Metzger G. 2010. The evolution of seeds. *New Phytol.* 186(4):817–31
- Lloyd D, Shoen D. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. *Int. J. Plant Sci.* 153:358–69
- Lorts C, Briggeman T, Sang T. 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: a phylogenetic and ecological snapshot. *J. Systematics Evol.* 46:396–404
- Losos J. 2014. *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton: Princeton University Press
- Louro J. 1943. Linguagem botânica. *Rev. Port. Série A.* 2(10):244–53

- Lunau K. 2002. The evolution of flowering plants, flower visitors and interactions between them - a look at flower biology with G. von Wühlert. *Bonn. Zool. Monogr.* 50:109–36
- Magalhães N. 2008. *Tratado de Viticultura: A Videira a Vinha E O Terroir*, Vol. Lisboa. Chaves Ferreira Publicações
- Magallón S, Hilu K, Quandt D. 2013. Land plant evolutionary timeline: gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates. *Am. J. Bot.* 100(3):556–73
- Maheshwari P. 1950. *An Introduction to the Embryology of Angiosperms*. New York: McGraw-Hill. 1st ed.
- Majerowicz N, Söndahl M. 2005. Induction and differentiation of reproductive buds in *Coffea arabica* L. *Brazilian J. Plant Physiol.* 17:247–54
- Marshall D, Ellstrand N. 1985. Proximal causes of multiple paternity in wild radish, *Raphanus sativa*. *Am. Nat.* 126:596–605
- Martin W, Tielens A, Mentel M, Garg S, Gould S. 2017. The physiology of phagocytosis in the context of mitochondrial origin. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 81(3):e00008-17
- Martins C. 1991. A filoxera na viticultura nacional. *Análise Soc.* 26:653–88
- Mathews S, Kramer EM. 2012. The evolution of reproductive structures in seed plants: a re-examination based on insights from developmental genetics. *New Phytol.* 194(4):910–23
- McCully M. 1999. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 50:695–718
- McNaughton SJ, Tarrant JL. 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 80(3):790–91
- McNeill J, Barrie F, Buck W, Demoulin V, Greuter W, *et al.* 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Veg.* (157):xix, 492 pages
- Meier A, Saunders M, Michler C. 2012. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiol.* 32(5):565–84
- Meier U. 2001. *Entwicklungsstadien Mono- Und Dikotylar Pflanzen*. Braunschweig: Biologische Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft
- Merrill W, Shigo A. 1979. Expanded Concept of Tree Decay. *Phytopathology.* 69(10):1158–60
- Miedema P. 1994. Bulb dormancy in onion. I. The effects of temperature and cultivar on sprouting and rooting. *J. Hort. Sci.* 69:29–39
- Milberg P, Andersson L. 1997. Seasonal variation in dormancy and light sensitivity in buried seeds of eight annual weed species. *Can. J. Bot.* 75(11):1998–2004
- Moles AT, Ackerly DD, Tweddle JC, Dickie JB, Smith R, *et al.* 2007. Global patterns in seed size. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16(1):109–16
- Monselise S. 1986. *CRC Handbook of Fruit Set and Development*. Boca Raton, Fla.: CRC Press
- Mooney HA, Dunn EL. 1970. Convergent Evolution of Mediterranean-Climatic Evergreen Sclerophyll Shrubs. *Evolution.* 24(2):292–303
- Moreira I. 1983. *Histologia Vegetal*. Lisboa: Didáctica Editora. 3a ed.
- Moreira I. 2010. *Anatomia das Plantas: Estruturas*. Lisboa: ISA Press
- Morris JL, Puttick MN, Clark JW, Edwards D, Kenrick P, *et al.* 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Motomura H, Fujii T, Suzuki M. 2000. Distribution of Silicified Cells in the Leaf Blades of *Pleioblastus chino* (Franchet et Savatier) Makino (Bambusoideae). *Ann. Bot.* 85:751–57
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York: Wiley
- Mulcahy DL. 1979. The rise of the angiosperms: A genecological factor. *Science* (80-). 206(4414):20–23
- Navara J. 1987. Participation of individual root types in water uptake by maize seedlings. *Biol.* 42:17–26
- Nepi M, von Aderkas P, Wagner R, Mugnaini S, Coulter A, Pacini E. 2009. Nectar and pollination drops: how different are they? *Ann. Bot.* 104:205–219
- Nickrent D, Costea M, Barcelona J, Pelsler P, Nixon K. *PhytoImages*. <http://www.phytoimages.siu.edu>
- Nicolson T. 1967. Vesicular-arbuscular mycorrhiza - a universal plant symbiosis. *Sci. Prog.* 55:561–81
- Nielsen R. 2014. The emergence process in corn. <http://www.kingcorn.org/news/timeless/Emergence.html>
- Niklas K. 1984. The motion of wind borne pollen grains around conifer ovulate cones implications on wind pollination. *Am. J. Bot.* 71:356–74
- Niklas K. 2016. *Plant Evolution: An Introduction to the History of Life*. Chicago, London: University of Chicago Press
- Niklas K, Kutschera U. 2010. The evolution of the land plant life cycle. *New Phytol.* 185(1):27–41
- Nyeki J, Soltés M. 1996. *Floral Biology of Temperate Zone Fruit Trees and Small Fruits*. Budapest: Akademiai Kiado
- Offer CE, McCurdy DW, Patrick JW, Talbot MJ. 2003. Transfer cells: cells specialized for a special purpose. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54:431–54
- Ohler J. 1999. *Modern Coconut Management: Palm Cultivation and Products*. London: Intermediate Technology
- Oliveira I, Lopes P, Silva-Matos R, Cavalcantes Í. 2013. Fenologia da macieira, cv. "Condessa" no vale de São Francisco. *Rev. Ciências Agrárias.* 36:23–30
- Ollerton J, Alarcon R, Waser NM, Price M V, Watts S, *et al.* 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Ann. Bot.* 103(9):1471–80
- Ollerton J, Rech A, Waser N, Price M. 2015. Using the Literature to Test Pollination Syndromes — Some Methodological Cautions. *J. Pollinat. Ecol.* 16(17):119–25
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos.* 120(3):321–26
- Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, *et al.* 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecol. Lett.* 17:988–997
- Osborne B, Bergman B. 2009. Why does *Gunnera* do it and other angiosperms don't? An evolutionary perspective on the *Gunnera*–*Nostoc* symbiosis. In *Prokaryotic Symbionts in Plants*, ed. K Pawlowski, pp. 207–24. Dordrecht, New York: Springer
- Ozinga WA, Bekker RM, Schaminee JHJ, Van Groenendael JM. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *J. Ecol.* 92(5):767–77
- Pallardy S. 2007. *Physiology of Woody Plants*. San Diego: Academic Press
- Pant D. 2002. *An Introduction to Gymnosperms, Cycas and Cycadales*. BSIP Monograph No. 4. Lucknow: Birbal Sahni Institute of Palaeobotany
- Pearson C, Ison R. 1997. *Agronomy of Grassland Systems*. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Pérez-Morales C. 1999. *Morfología de Espermatófitos*. Léon: Editorial Celarayn
- Perin L, Martinez-Aguilar L, Castro-Gonzalez R, Estrada-de Los Santos P, Cabellos-Avelar T, *et al.* 2006. Diazotrophic burkholderia species associated with field-grown maize and sugarcane. *Appl. Environ. Microbiol.* 72(5):3103–10
- Pimienta E, Polito V. 1983. Embryo Sac Development in Almond [*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb] as Affected by Cross-, Self- and Non-pollination. *Ann. Bot.* 51(4):469–79
- Pirani J, Prado J. 2012. Embryopsida, a new name for the class of land plants. *Taxon.* 61:1096–98
- Popper K. 1972. *Objective Knowledge: An Evolutionary Approach*. Oxford: Clarendon Press
- Potter D, Eriksson T, Evans RC, Oh S, Smedmark JEE, *et al.* 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Syst. Evol.* 266(1–2):5–43
- Potts s., Biesmeijer J, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin W. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25(6):345–53
- Poulsen B, O'Leary S, Haddow J, von Aderkas P. 2005. Identification of proteins present in the Douglas-fir ovular secretion: An insight into conifer pollen selection and development. *Int. J. Plant Sci.* 166:733–39
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. 2004. *The Algorithmic Beauty of Plants*. New York: Springer-Verlag
- Punt W, Hoen PP, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 143(1–2):1–81
- Pyke N, Alspach P. 1986. Inter-relationships of fruit weight, seed number and seed weight in kiwifruit. *N. Z. Agric. Sci.* 20:153–56
- Qiu Y, Taylor A, McManus H. 2012. Evolution of the life cycle in land plants. *J. Syst. Evol.* 50:171–194
- Rallo M, Montecinos D, Mundaca T. 2008. Perforaciones escalariformes en vasos de árboles nativos de Chile. *Maderas. Cienc. y Tecnol.* 10:163–72

- Ramírez F, Davenport TL. 2013. Apple pollination: A review
- Ratnaparkhi S. 1973. Co-existence of monosporic and bisporic embryo sacs in *Tellima grandiflora*. *Phyt.* 16:123–26
- Raunkjaer C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford: Clarendon Press
- Razanajatovo M, Maurel N, Dawson W, Essl F, Kreft H, *et al.* 2016. Plants capable of selfing are more likely to become naturalized. *Nat. Commun.* 7:13313
- Refrégier G, Höft H, Venhettes S. 2012. La cellulose, un acier végétal. *Doss. Pour la Sci.* 77:14–21
- Reiser L, Fischer R. 1993. The ovule and the embryo sac. *Plant Cell.* 5(10):1291–1301
- Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H. 1994. 4-hundred-million-year-old vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 91(25):11841–43
- Ren M, Tang J. 2010. Anther fusion enhances pollen removal in *Campsis grandiflora*, a hermaphroditic flower with didynamous stamens. *Int. J. Plant Sci.* 171(3):275–82
- Renner S. 2005. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In *Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization*, eds. N Waser, J Olerton, pp. 123–44. Chicago: University of Chicago Press
- Rich S, Watt M. 2013. Soil conditions and cereal root system architecture: review and considerations for linking Darwin and Weaver. *J. Exp. Bot.* 64(5):1193–1208
- Rickson F. 1975. The ultrastructure of *Acacia cornigera* L. beltian body tissue. *Am. J. Bot.* 62:913–22
- Robertson A. 1992. The relationships between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in *Myosotis colensoi* (Kirk) McBride (Boraginaceae). *Biol. J. Linn. Soc.* 46:333–49
- Robson M, Ryle G, Woledge J. 1988. The grass plant - its form and function. In *The Grass Crop: The Physiological Basis of Production*, eds. M Jones, A Lazenby, p. xiv, 369. London; New York: Chapman and Hall
- Roger P. 1996. *Biology and Management Floodwater Ecosystem in Ricefields*. Manila: International Rice Research Institute
- Rom C, Barritt B. 1987. Management of apple fruiting spurs for fruit quality and profitability. Part one: the importance of spurs. *Good Fruit Grow.* 38:14–20
- Ronse De Craene LP. 2010. *Floral Diagrams: An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*. Cambridge; New York: Cambridge University Press
- Ronse De Craene LP, Wänntorp L. 2011. Introduction: establishing the state of the art – the role of morphology in plant systematics. In *Flowers on the Tree of Life*, eds. L Wänntorp, LP Ronse De Craene, pp. 1–7. Cambridge; New York: Cambridge University Press
- Rønsted N, Weiblen G, Cook J, Salamin N, Machado C, Savolainen V. 2005. 60 million years of codivergence in the fig-wasp symbiosis. *Proc. R. Soc. B-Biological Sci.* 272:2593–99
- Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Marten-Rodríguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, *et al.* 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.* 17:388–400
- Ross J, Reid J, J. W, Symons G. 2005. Shoot architecture. 1. Regulation of stem length. In *Plant Architecture and Its Manipulation*, ed. C Turnbull, pp. 57–91. Oxford: Blackwell Publishing
- Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A review. *Ann. Bot.* 87(5):553–66
- Rudall P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. *Bot. Rev.* 57(2):150–63
- Rudall P. 2007. *Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development*. Cambridge; New York: Cambridge University Press. 3rd ed.
- Rudall P, Bateman R. 2011. Defining the limits of flowers: the challenge of distinguishing between the evolutionary products of simple versus compound strobili. *Philos Trans R Soc L. B Biol Sci.* 365:397–409
- Ruse M. 2010. Cross- and self-fertilization of plants. *C. R. Biol.* 333(2):112–18
- Sablowski R. 2007. Flowering and determinacy in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 58(5):899–907
- Sachs J. 1874. *Traité de Botanique Conforme À L'état Présent de La Science*. Paris: F. Savy
- Sack L, Scoffoni C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytol.* 198(4):983–1000
- Sage RF, Christin PA, Edwards EJ. 2011. The C₄ plant lineages of planet Earth. *J. Exp. Bot.* 62(9):3155–69
- Sage R, Sage T, Kocacinar F. 2012. Photorespiration and the Evolution of C₄ Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* 63:19–47
- Sagili R, Burgett D. 2011. Evaluating Honey Bee Colonies for Pollination: A Guide for Commercial Growers and Beekeepers, Vol. PNW 623. Oregon State University, University of Idaho & Washington State University
- Sánchez-Pérez R, Dicenta F, Martínez-Gómez P. 2012. Inheritance of chilling and heat requirements for flowering in almond and QTL analysis. *Tree Genet. Genomes.* 8:379–89
- Santi C, Bogusz D, Franche C. 2013. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Ann. Bot.* 111(5):743–67
- Sanzol J, Herrero M. 2001. The “effective pollination period” in fruit trees. *Sci. Hortic. (Amsterdam).* 90:1–17
- Sargent RD. 2004. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci.* 271(1539):603 LP-608
- Sass J. 1951. *Botanical Microtechnique*. Ames: Iowa State College Press. 2nd ed.
- Scheiter S, Higgins SI, Osborne CP, Bradshaw C, Lunt D, *et al.* 2012. Fire and fire-adapted vegetation promoted C₄ expansion in the late Miocene. *New Phytol.* 195(3):653–66
- Schiestl F, Schlüter P. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. *Annu. Rev. Entomol.* 54:425–46
- Schneider E, Carlquist S. 1998. SEM studies on vessels in fern. 9. Dicranopteris (Gleicheniaceae) and vessel patterns in leptosporangiate ferns. *Am. J. Bot.* 85:1028–32
- Scholes R. 1997. Savanna. In *Vegetation of Southern Africa*, eds. R Cowling, D Richardson, S Pierce, pp. 258–77. Cambridge: Cambridge University Press
- Schreiber L, Franke R. 2011. Endodermis and Exodermis in Roots. In *eLS*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd
- Schupp EW, Jordano P, Gomez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol.* 188(2):333–53
- Shaltout AD, Unrath CR. 1983. Rest completion prediction model for “Starkrimson Delicious” apples. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 108(6):957–61
- Shigo A. 1991. *Modern Arboriculture: A Systems Approach to the Care of Trees and Their Associates*. Durham: Shigo and Trees
- Shigo A. 1985. How tree branches are attached to trunks. *Can. J. Bot.* 63:1391–1401
- Silvestro D, Cascales-Miñana B, Bacon CD, Antonelli A. 2015. Revisiting the origin and diversification of vascular plants through a comprehensive Bayesian analysis of the fossil record. *New Phytol.* 207(2):425–36
- Simmons M, Archer S, Ansley R, Teague W. 2007. Grass effects on tree (*Prosopis glandulosa*) growth in a temperate savanna. *J. Arid Environ.* 69:212–27
- Singh MB, Bhalla PL. 2006. Plant stem cells carve their own niche. *Trends Plant Sci.* 11(5):241–46
- Sitte P, Weiller E, Bresinsky A, Kadereit J, Kadereit C. 2003. *Strasburger: Tratado de Botânica*. Barcelona: Ed. Omega
- Skoss JD. 1955. Structure and Composition of Plant Cuticle in Relation to Environmental Factors and Permeability. *Bot. Gaz.* 117(1):55–72
- Slater D, Bradley R, Withers P, Ennos A. 2014. The anatomy and grain pattern in forks of hazel (*Corylus avellana* L.) and other tree species. *Trees.* 28(5):1437–48
- Smith GF, Figueiredo E, Moore G. 2011. English and Latin as alternative languages for validating the names of organisms covered by the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants: The final chapter? *Taxon.* 60(5):1502–3
- Soares Filho A de O. 2012. *Fitogeografia e Estrutura das Florestas Estacionais Deciduais no Brasil*. Universidade Estadual de Feira de Santana
- Soler L, Cuevas J. 2008. Development of a new technique to produce winter cherimoyas. *Horttechnology.* 18:24–28
- Soltis D, Soltis P, Endress P, Chase M, Manchester S, *et al.* 2018. *Phylogeny and Evolution of the Angiosperms*. Chicago: University of Chicago Press. 2nd ed.

- Spichiger R-E, Savoillain V, Figeat M, Jeanmonod D. 2009. Botanique Systématique des Plantes à Fleurs. Une Approche Phylogénétique Nouvelle des Angiospermes des Régions Tempérées et Tropicales. Lausanne: Presses Polytechniques et Universitaires Romandes. 3ème ed.
- Srinivasan V, Kumar P, Long S. 2016. Decreasing, not increasing, leaf area will raise crop yields under global atmospheric change. *Glob. Chang. Biol.* 23:1626–35
- Stanley S. 2016. Estimates of the magnitudes of major marine mass extinctions in earth history. *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Stebbins G. 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press
- Steeves TA, Sussex IM. 1989. Patterns in Plant Development. New York: Cambridge University Press
- Stein W, Boyer J. 2006. Evolution of land plant architecture: beyond the telome theory. *Paleobiology.* 32(3):450–82
- Stevens P. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Sulas L, Canu S, Ledda L, Carroni A, Salis M. Yield and nitrogen fixation potential from white lupine grown in rainfed Mediterranean environments. *Sci. Agric.* 73:338–46
- Sundareshan V. 2005. Control of seed size in plants. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 102(50):17887–88
- Swistonoff S, Benabdoun F, Nambiar-Veetil M, Imanishi L, Vaissayre V, *et al.* 2013. The Independent Acquisition of Plant Root Nitrogen-Fixing Symbiosis in Fabids Recruited the Same Genetic Pathway for Nodule Organogenesis. *PLoS One.* 8(5):e64515
- Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology. 1962. II Terminology of simple symmetrical plane shapes (Chart 1). *Taxon.* 11:145–56
- Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P, Pardos JA. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *J. Ecol.* 89(4):629–38
- Taylor T, Taylor E, Krings M. 2009. Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. Amsterdam: Academic Press
- Teixeira A, Ricardo C. 1993. Fotossíntese. Lisboa: Didáctica Editora. 2a ed.
- Testo W, Sundue M. 2016. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Mol. Phylogenet. Evol.* 105:200–211
- Thomas P. 2016. Biological Flora of the British Isles: *Fraxinus excelsior*. *J. Ecol.* 104:1158–1209
- Thomas P. 2000. Trees: Their Natural History. Cambridge: Cambridge University Press
- Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL. 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 108(50):20260–64
- Tobin B, Cermak J, Chiatante D, Danjon F, Di Iorio A, *et al.* 2007. Towards developmental modelling of tree root systems. *Plant Biosyst.* 141(3):481–501
- Tomescu AMF. 2009. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. *Trends Plant Sci.* 14(1):5–12
- Tomescu AMF, Pratt LM, Rothwell GW, Strother PK, Nadon GC. 2009. Carbon isotopes support the presence of extensive land floras pre-dating the origin of vascular plants. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 283(1–2):46–59
- Tomlinson P, Takaso T. 2002. Seed cone structure in conifers in relation to development and pollination: a biological approach. *Can. J. Bot.* 80:1250–73
- Torre Grossa J, Vaissière B, Rodet G, Botella L, Cousin M. 1994. Besoins en pollinisation de la variété d'amandier auto-compatible "Lauranne." *Acta Hort.* 373:145–52
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen: Typologie Und Stellung Im Aufbau Des Vegetationskörpers. Stuttgart; Portland-USA: Fischer
- Troll W. 1954. Praktische Einführung in Die Pflanzenmorphologie; Ein Hilfsbuch Für Den Botanischen Unterricht Und Für Das Selbststudium. Jena: G. Fischer
- Ueno O, Kawano Y, Wakayama M, Takeda T. 2006. Leaf vascular systems in C₃ and C₄ grasses: A two-dimensional analysis. *Ann. Bot.* 97(4):611–21
- Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, Rane J, Ishitani M, *et al.* 2013. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nat. Genet.* 45(9):1097–1102
- Unkovich M, Herridge D, Peoples M, Cadisch G, Boddey B, *et al.* 2008. Measuring plant-associated nitrogen fixation in agricultural systems. *ACIAR Monogr.* (136):258
- Uphoff N, Kassam A, Harwood R. 2011. SRI as a methodology for raising crop and water productivity: productive adaptations in rice agronomy and irrigation water management. *Paddy Water Environ.* 9(1):3–11
- Valle C, Savidan Y. 1996. Genetics, cytogenetics and reproductive biology of Brachiaria. In *Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement*, eds. J Miles, B Maass, C Valle, pp. 147–63. Brasília: EMBRAPA-CNPQC
- Van Dijk P. 2009. Apomixis: Basics for non-botanists. In *Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis*, eds. I Isa, K Martens, P Van Dijk, pp. 47–62. Dordrecht: Springer
- Van Loo J, Coussement P, Deleenheer L, Hoebregs H, Smits G. 1995. On the presence of inulin and oligofructose as natural ingredients in the western diet. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 35(6):525–52
- Van Tieghem P. 1898. Éléments de Botanique, Vol. I. Paris: Masson et Cie. 3ème ed.
- Van Wyk B, Van Wyk P. 2006. Field Guide to Trees of Southern Africa. Cape Town: Struik Publishers
- Varennes A. 2003. Produtividade dos Solos e Ambiente. Lisboa: Escolar Editora
- Varga A, Bruinisma J. 1986. Tomato. In *CRC Handbook of Fruit Set and Development*, ed. S Monselise, pp. 461–80. Boca Raton: CRC Press
- Varoquaux F, Blanvillain R, Delseny M, Gallois P. 2000. Less is better: new approaches for seedless fruit production. *Trends Biotechnol.* 18(6):233–42
- Vasconcellos J. 1969. Noções Sobre a Morfologia Externa das Plantas Superiores. Lisboa: Ministério da Economia, Direcção Geral dos Serviços Agrícolas
- Vasconcelos M, Greven M, Winefield C, Trought M, Raw V. 2009. The Flowering Process of *Vitis vinifera*: A Review. *Am. J. Enol. Vitic.* 60(4):411–34
- Verheij E. 2006. Fruit Growing in the Tropics, Vol. 5. Wageningen: Agromisa Foundation
- Vitasse Y, Lenz A, Körner C. 2014. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. *Front Plant Sci.* 5:541
- Vogel S. 1996. Christian Konrad Sprengel's theory of the flower: The cradle of floral ecology. In *Floral Biology*, eds. D Lloyd, S Barret, pp. 44–62. New York: Chapman & Hall
- Vogt L, Bartolomaeus T, Giribet G. 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics.* 26(3):301–25
- von Willert DJ. 1993. Can *Welwitschia mirabilis* have more than only two foliage leaves? *South African J. Bot.* 59(6):639–40
- von Willert DJ. 1985. *Welwitschia mirabilis* – new aspects in the biology of an old plant. *Adv. Bot. Res.* 11(C):157–91
- Vozzo JA. 2002. Tropical Tree Seed Manual. Washington, D.C.: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service
- Walton E, Fowke P, Weis K, McLeay P. 1997. Shoot axillary bud morphogenesis in kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Ann. Bot.* 80(1):13–21
- Wang X, Luo B. 2013. Mechanical pressure, not genes, makes ovulate parts leaf-like in *Cycas*. *Am. J. Plant Sci.* 4:53–57
- Waser N. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. *Am. Nat.* 127:593–603
- Watt M, Evans JR. 1999. Proteoid roots. Physiology and development. *Plant Physiol.* 121(2):317–24
- Werner GD, Cornwell WK, Sprent JI, Kattge J, Kiers ET. 2014. A single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms. *Nat Commun.* 5:4087
- Westerkamp C, Classen-Bockhoff R. 2007. Bilabiate flowers: The ultimate response to bees? *Ann. Bot.* 100(2):361–74
- White R, Murray S, Rohweder M. 2000. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems. World Resources Institute: Washington, DC.
- Whitfield JB, Lockhart PJ. 2007. Deciphering ancient rapid radiations. *Trends Ecol. Evol.* 22(5):258–65
- Whittaker RH. 1969. New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms. *Science* (80-.). 163(3863):150–60
- Willems A. 2006. The taxonomy of rhizobia: an overview. *Plant Soil.* 287(1–2):3–14
- Williams CG. 2009. Conifer Reproductive Biology. Dordrecht: Springer

- Williams JH, Taylor ML, O'Meara BC. 2014. Repeated evolution of tricellular (and bicellular) pollen. *Am. J. Bot.* 101(4):559–71
- Willis A, Rodrigues B, Harris P. 2013. The ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 32:1–20
- Willis KJ, McElwain JC. 2013. *The Evolution of Plants*. New York: Oxford University Press
- Wilsom EO. 1998. *Consilience: The Unity of Knowledge*. New York: Knopf
- Woese CR, Kandler O, Wheelis ML. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 87(12):4576–79
- Woodward FI. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from preindustrial levels. *Nature.* 327(6123):617–18
- Wright SI, Barrett SCH. 2010. The long-term benefits of self-rejection. *Science* (80-.). 330(6003):459–60
- Yeung E, Meinke D. 1993. Embryogenesis in angiosperms: Development of the suspensor. *Plant Cell.* 5(10):1371–81
- Zavada, MS.; Taylor TN. 1986. The Role of Self-Incompatibility and Sexual Selection in the Gymnosperm-Angiosperm Transition: A Hypothesis. *Am. Nat.* 128(4):538–50
- Zhang J, Gao G, Chen JJ, Taylor G, Cui KM, He XQ. 2011. Molecular features of secondary vascular tissue regeneration after bark girdling in *Populus*. *New Phytol.* 192(4):869–84
- Zhong B, Liu L, Yan Z, Penny D. 2013. Origin of land plants using the multispecies coalescent model. *Trends Plant Sci.* 18(9):492–95
- Zhu X-G, Long S, Ort D. 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Curr. Opin. Biotechnol.* 19(2):153–59
- Zimmerman R. 1972. Juvenility and flowering in wood plants: a review. *HortScience.* 5:447–55
- Zobel RW, Waisel Y. 2010. A plant root system architectural taxonomy: A framework for root nomenclature. *Plant Biosyst.* 144(2):507–12

ÍNDICE REMISSIVO

A

- abacateiro (*Persea americana*, Lauraceae) 168, 212
- Acanthaceae 41
- acrogimnospérmicas 236
- actinomorfa. Vd. flor actinomórfica
- acúleos (emergências) 38
- Adansonia digitata* (Bombacoideae, Malvaceae) «embondeiro, baobá» 91
- adaptação 23
- adelfia (androceu) 116
- aderência. Vd. adnação
- adnação 23
- afilhamento (gramíneas) 173
- Azalia africana* (Fabaceae) 134
- Agavaceae 33, 91, 229
- agrião (*Rorippa nasturtium-aquaticum*, Brassicaceae) 183
- Ailanthus altissima* (Simaroubaceae) 216
- alburno. Vd. borne
- alcaparra (*Capparis spinosa*, Capparaceae) 108, 206
- alelopatia 144
- alface (*Lactuca sativa*, Asteraceae) 189, 223
- algas-castanhas 232
- alho (*Allium sativum*, Alliaceae) 96
- Alnus lusitanica* (Betulaceae) «amieiro» 55
- alogamia. Vd. polinização cruzada
- alogamia (polinização)
mecanismos de promoção da alogamia 199
- alongamento
alongamento do colmo (gramíneas) 174
- alongamento (caule) 29, 151, 158
alongamento intercalar 30
alongamento monopodial. Vd. monopódio
alongamento simpodial. Vd. simpódio
intensidade do alongamento 153
sistemas de alongamento rameal 152
- alporquia 224
- alteração ontogénica de sexo 199
- alternância de fases nucleares (ciclos de vida) 232
- alternância de gerações (ciclos de vida) 232, 233
- Amaranthaceae 40, 110
- amontoa 224
- analogia 24
- ananaseiro (*Ananas comosus*, Bromeliaceae) 104, 131
- anatomia vegetal 27
anatomia entrenodal 59
anatomia nodal 59
- androceu 21, 115, 126, 191
- androdioicia (sistemas sexuais) 193
- andromonoicia (sistemas sexuais) 193
- anéis de crescimento 49, 62, 66, 156, 165
- anel cicatricial 150
- anemocoria (dispersão) 216
- anemofilia. Vd. polinização
- angiospérmicas 13, 16, 29, 36, 37, 63, 66, 83, 97, 105, 117, 123, 248
angiospérmicas basais 211
- ângulo de inserção (caule) 158
- ângulo geotrópico (raiz) 141
- anona-cherimola (*Annona cherimola*, Annonaceae) 147, 191
- antera 115, 199
anteras basifixas 115
anteras coniventes 116
anteras dorsifixas 115
- anterídio 13, 236
- anterozoides 236
- ântese 105, 177, 196, 211
- antípodas (saco embrionário) 192
- antofilo 80, 94
- antofilo (flor) 79
antofilos estéreis 110
- antóforo (flor) 108
- apomixia 227
agamospermia. Vd. apomixia
apomixia esporofítica 227
apomixia gametofítica 227
aposporia 227
diplosporia 227
embrionia adventícia. Vd. apomixia
esporofítica
- apoplasto 34
- aquénio (fruto) 129
- Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) 105
- Araucariaceae 93, 242
- Archaeplastida. Vd. Plantas
- áreas crivosas (floema) 37
- Arecaceae 62, 136, 176
- arilo (semente) 135, 246
- arista (inflorescência das gramíneas) 125, 176
- arquegónio 13, 236
- arquitetura de plantas 162
análise arquitetural das plantas 174
arquitetura das gramíneas 172
modelos arquiteturais 174
- modelo de Corner 176
modelo de Rauh 176
modelo de Tomlinson 176
- arroz (*Oryza sativa*, Poaceae) 31, 173
- Artocarpus altilis* (Moraceae) «fruta-pão» 168
- árvore
árvores folhosas 67
árvores-garrafa 72
árvores resinosas 66
- asa (semente) 135
- Ascomycota 231
- assimilação 13
- Asteraceae 116, 126, 226
- atarraque 162
- atempamento (caule) 63
- atividade vegetativa 177
- aurículas (folha) 90
- autocoria (dispersão) 216
- autofecundação. Vd. polinização
- autogamia (polinização) 194
- autoincompatibilidade 199
autoincompatibilidade esporofítica 201
autoincompatibilidade gametofítica 200
autoincompatibilidade heteromórfica 200
autoincompatibilidade homomórfica 200
- Avena fatua* (Poaceae) 220
- Azolla filiculoides* (Azollaceae) 56

B

- bactérias fixadoras de azoto 55
- baga (fruto) 129
- bainha (anatomia)
bainha de Kranz 79
bainha do feixe 78
bainha endodermoide 59
extensões da bainha do feixe 78
- bainha (folha) 80
- balaústia (fruto) 129
- bandas de Caspary (anatomia da raiz) 34, 45
- bandeira (gramíneas) 174
- barocoria (dispersão) 215
- batateira-doce (*Ipomoea patatas*, Convolvulaceae) 24, 52, 223
- batateira (*Solanum tuberosum*, Solanaceae) 11, 70, 189, 206, 223
- Begoniaceae 108
- beringela (*Solanum melongena*, Solanaceae) 206
- Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) «castanha-do-pará» 217
- beterraba (*Beta vulgaris*, Amaranthaceae) 49, 52, 53, 136, 189, 190
- bioporo (solo) 143
- bolbilho 94
- bolbo 94
bolbo de bolbilhos 96
bolbo entunicado 94
bolbo escamoso 94
bolbo monopodial 94
bolbo simpodial 94

- falso bolbo 94
prato ou disco do bolbo 72, 94
bolsa (caule) 154
lançamento da bolsa 154
borne 66
bóstrix (inflorescência) 101
bráctea (estróbilo)
brácteas estéreis 242
brácteas férteis 242
bráctea (inflorescência) 97
brácteas florais 98
brácteas involucrais 98, 100
bractéola 97
braquiblasto 153
braquiblastos com inflorescências terminais 166
Brassicaceae 54, 90, 126
Brassica rapa (Brassicaceae) 136
briófitos 13, 236
Bryophyllum (Kalanchoe) daigremontiana (Crassulaceae) 90
bursícula (flor das orquídeas) 206
Buxaceae 204
- C**
- cabelame (raiz) 49
cacauero (Theobroma cacao, Malvaceae) 212
cacho (inflorescência) 100
cacho composto 101
cacho fechado 99
Cactaceae 71, 136
caducifolia 91
semicaducifolia 92
calaza (primórdio seminal) 123, 212
cálice
cálice acrescente 111
cálice dialissépalo 111
cálice petaloide 110
cálice sinsépalo 111
calíptra (raiz) 44, 48
caliptrogene 44
calo (células) 31, 164, 229
calo de lavoura (solo) 142
calo (gramíneas) 125
camada de aleurona 136
câmara polínica 243
câmbio 30, 49
iniciais dos raios 63
iniciais fusiformes 63
procâmbio 30
procâmbio foliar 76
caméfito (fisionomia) 181
cana-de-açúcar (Saccharum officinarum, Poaceae) 56, 79, 223
canal de resina 66
cânhamo (Cannabis sativa, Cannabaceae) 33, 58
Cannaceae 108
Canna indica (Cannaceae) 136
capítulo (inflorescência) 100
caprificação (polinização) 208
cápsula (fruto) 129
cariogamia 187, 211
cariopse (fruto) 129, 137
gramíneas de sementes nuas 138
gramíneas de sementes vestidas 138
carolo 104
carpelo 105, 118, 120, 122, 126, 191
carúncula (semente) 135
casca 30, 62, 68
casca inclusa 158
ruga da casca 155
casmogamia (polinização) 196
castanheiro (Castanea sativa, Fagaceae) 171, 177, 212
Casuarinaceae 16
catafilo (folha) 79, 145, 147
categoria formal (nomenclatura) 11
caule 57
caule determinado 149
caule fistuloso 61
caule florífero 146, 166
braquiblasto florífero 166
macroblasto florífero 166
caule indeterminado 149
caule maciço 61
caule meduloso 61
caule paquicaule 72
caule volúvel 72
caulifloria. Vd. posição da inflorescências nos caules
caulómero (simpódio) 152
cebola (Allium cepa, Alliaceae) 94, 189
Cecropia (Urticaceae) 217
Ceiba pentandra (Malvaceae, Bombacoideae) 183
Celtis australis (Cannabaceae) «lódão-bastardo» 70
célula
célula anteridial (microgametófito das gimnospérmicas) 192, 244
célula apical (embrião) 212
célula arquesporial (megasporogênese) 192
célula basal (embrião) 212
célula buliforme (folha) 76
célula central (saco embrionário) 192, 248
célula de Kranz (folha) 79
célula do tubo (pólen). Vd. célula vegetativa
célula estaminal (meristemas) 18, 20, 29
célula generativa (microgametófito) 192, 211, 244
célula mãe dos grãos de pólen. Vd. microsporócito
célula mãe dos megásporos. Vd. megasporócito
célula mãe dos micrósporos. Vd. microsporócito
célula parietal (megasporogênese) 192
célula reprodutora 21, 232
células albuminosas (floema) 38, 82
células amiláceas 136
células cenocíticas 213
células companheiras (floema) 37
células crivosas (floema) 38
células de aleurona 136
células de transferência 32, 34, 136
células espermáticas (microsporogênese) 192, 211, 238
células germinais (meristemas) 21
células guarda (estoma) 76
células iniciais (meristemas) 21, 29
células mãe dos esporos 232, 236
células progenitoras (meristemas) 29
células protaliais (microgametófito das gimnospérmicas) 244
células silicificadas (folha) 26
células somáticas 232
células subsidiárias (estoma) 77
célula vegetativa (microgametófito) 192, 211
desenvolvimento celular 26
divisão celular
divisão anticlinal 26
divisão periclinal 26
inclusões celulares 26
migração celular 21
centro quiescente (anatomia da raiz) 29, 44
Cephalotaxaceae 244
Cercis siliquastrum (Fabaceae) «olaia» 168
cerejeira (Prunus avium, Rosaceae) 41, 70, 149, 152, 154, 168, 171, 190
cerne 66
Charophyceae 12, 231, 236
Chelidonium majus (Papaveraceae) 42, 135
chifona (caule) 171
Chlorophyta 232
Chlorophytum comosum (Agavaceae) 26, 229
Chorisia speciosa (Malvaceae) 216
ciclo de crescimento 177
ciclo de vida 187, 231
ciclo de vida das angiospérmicas 248
ciclo de vida das gimnospérmicas 238
ciclo de vida diplonte 232
ciclo de vida dos brófitos 234
ciclo de vida dos fetos 235
ciclo de vida haplodiplonte 232
seres haplodiplontes heteromórficos 232
seres haplodiplontes homomórficos 232
ciclo de vida haplonte 231
ciclo floral 105, 177
ciclo reprodutivo 105
ciclo vegetativo. Vd. ciclo de crescimento
cilindro central (anatomia) 28, 46
cíncino (inflorescência) 101
Cistaceae 220
Cistus ladanifer (Cistaceae) 40
clado (filogenética) 14
cladotose (caule) 62, 164, 165
cleistogamia (polinização) 196
cleistogamia obrigatória 196
clone 194, 223, 226
clorênquima. Vd. parênquima
clusa (fruto) 128
CODIT (modelo) 164
coifa (raiz). Vd. calíptra
colar (caule lenhoso). Vd. colo do ramo
colar (folha das gramíneas) 90
colênquima 32

- coleóptilo (semente das gramíneas) 138
 coleorriza (semente das gramíneas) 138
 colmo (caule) 30, 72
 colo (corpo das plantas) 16, 160
 colo do ramo 155
 colpo (pólen) 118
 compartimentação (dos tecidos caulinares) 164
 barreiras de compartimentação 164
 concetáculos (briófitos) 233
 concrecência 23
 cone. Vd. estróbilo
 conectivo (estame) 115
 cone de dessecação 156
 conivência 23
 constância floral (polinização) 198, 205
 coqueiro (*Cocus nucifera*, *Arecaceae*) 136, 169, 212
Cordyline australis (*Asparagaceae*) «fiteira» 68
 corimbo (inflorescência) 100
 cormo (caule) 72
 cormo (corpo das plantas) 16
 cormófitos 80
 coroa (corola) 111
 corola 111
 corola afunilada 112
 corola assalveada 112
 corola bilabiada 112
 corola campanulada 112
 corola crucífera 112
 corola dialipétala 111
 corola gomilosa 112
 corola hipocrateriforme 112
 corola ligulada 112
 corola papilionácea 112
 corola personada 112
 corola rodada 112
 corola rosácea 112
 corola simpétala 111
 corola tubulosa 112
 corola unilabiada 112
 corola urceolada 112
 estruturas corolinas 111
 fauce da corola 113
Coronilla glauca (*Fabaceae*) 216
 corpo primário 29
 corpo secundário 30
 corpos nutritivos 41
 córtex (anatomia) 28
 córtex primário caulinar 58
 córtex radicular 45
 cotilédone (embrião) 16, 79, 136
 cremocarpo (fruto) 129
 crescimento 14
 crescimento contínuo 154, 174
 crescimento determinado 16, 99, 105
 crescimento indeterminado 13, 18, 142, 149
 crescimento primário 30
 crescimento rítmico 154, 174
 crescimento secundário 30
 criptófito (fisionomia) 181
 cultivar
 cultivar base 201
 cultivares clonais 223
 cultivares de linhas puras 223
 cultivares polinizadoras 201
Cupressaceae 66, 240, 243
Cupressus (*Cupressaceae*) «ciprestes» 156, 165, 244
 cúpula (brácteas) 98
 cutícula 13, 34
 ceras epicuticulares 34
 cutina 34
Cycadaceae 56, 155, 239
Cynodon dactylon (*Poaceae*) «grama» 71, 215, 228
Cyperus longus (*Cyperaceae*) «junça» 71
Cytisus (*Fabaceae*) «giestas» 168, 174, 206, 215
- D**
 dardo (caule) 171
 dardo coroado 171
 deiscência 23
 depressão endogâmica 195, 197
 desrama 156
 diafragma (anatomia nodal) 61
 diagramas florais 125
 diásporo (dispersão) 215
 dicásio (inflorescência) 100
 dicogamia (polinização) 199
 protandria 199
 protoginia 199
 diferenciação (conceito de) 14
 diferenciação floral 105, 189
 dioícia (sistemas sexuais) 107, 193, 226
 diospireiro (*Diospyrus kaki*, *Ebenaceae*) 171
 diplófase (ciclos de vida) 232
 dispersão 215
 agentes de dispersão 216
 mecanismos de dispersão. Vd. sistemas de dispersão
 sistemas de dispersão 216
 unidade de dispersão 215
 domácias 41
 dormência (gomos) 149, 218
 ecodormência 150, 212
 endodormência 150
 paradormência 150
 quebra da dormência dos gomos 149
 dormência (semente). Vd. semente
 drepânio (inflorescência) 101
 drupa (fruto) 129
 dupla fecundação 211
 durame. Vd. cerne
- E**
Ecballium elaterium (*Cucurbitaceae*) 216
 ectexina (pólen) 117
 eixo (caule) 57
 elementos crivosos (floema) 37
 elementos traqueais (xilema) 35
 emborrachamento (fenologia das gramíneas) 174
 embrião 13, 21, 134, 238
 embrião cilíndrico 212
 embriões partenogenéticos 195
 estádio cordiforme 212
 estádio de torpeda 213
 estádio globular 212
 pró-embrião 212
 quiescência do embrião 218
 embriófitos. Vd. plantas-terrestres
 Embryopsida. Vd. Plantas-terrestres
 emergências 38, 221
 empa 158
 encanamento (fenologia das gramíneas) 174
 endexina (pólen) 117
 endocarpo (fruto) 132
 endoprotalia (ciclo de vida) 237
 endosperma (semente) 134, 136
 amiláceo 136
 endosperma celular 213
 endosperma nuclear 213
 endosperma primário 246
 oleaginoso 136
 proteico 136
 textura e composição 136
 endosporia 237
 endotécio (antera) 115
 entomofilia. Vd. polinização
 entrecasco (ritidoma) 68
 enxertia 224
 afinidade de uma enxertia 228
 compatibilidade de uma enxertia 228
 enxertia de garfo 225
 enxertia radicular 143
Ephedraceae 16
 epicálce 98
 epicarpo (fruto) 132
 epicótilo (caule) 16, 137
 epiderme 33, 58
 epifilia (folha) 90
 episperma (semente) 134, 213
Ericaceae 54
Erica (*Ericaceae*) 183
 ervilheira (*Pisum sativum*, *Fabaceae*) 142, 194, 222
 escama (estróbilo)
 escama ovulífera 240
 escama polínica 239
 escama tetriz 240
 escama (indumento) 39
 escapo (caule) 72
 esclerênquima 32
 bainha de esclerênquima 59
 escleritos 32
 esclerotesta (semente) 134
 escutelo (semente das gramíneas) 138
 espata (bráctea) 98
 espermatófitos. Vd. plantas-com-
 -semente

espessamento (caule) 151
 espiga (inflorescência) 100
 espiguetas (inflorescência, gramíneas) 103
 espinafre (*Spinacea oleracea*, *Amaranthaceae*) 189
 espinho 70
 espinhos folheares (emergências) 38
 espique (caule) 72
 espirais de Fibonacci (filotaxia) 93
 esporângio 232
 megasporângio 124, 232. Vd. nucelo
 microsporângio 232. Vd. saco polínico
 esporão (caule) 154, 171
 esporões retos 154, 171
 esporões tortuosos 154, 171
 esporão (flor)
 esporão corolino 111
 esporão recetacular 108
 esporo 13, 20, 26, 105, 232
 esporângio 13
 esporo feminino. Vd. megásporo
 esporo masculino. Vd. micrósporo
 homosporia 232
 megásporo 123, 192, 232, 236, 237
 megasporócito 192
 meiósporo 187, 233
 micrósporo 232, 236, 237
 mitósporo 233
 mobilidade esporica 238
 retenção do esporo (ciclo de vida) 237
 esporócito 232
 esporoderme (pólen) 117
 esporofilo 236, 238
 esporofilo feminino. Vd. megasporofilo
 esporofilo masculino. Vd. microsporofilo
 esporófito 14, 21, 187, 232
 mobilidade do esporófito imaturo 238
 esporogênese 237
 megasporogênese 192
 microsporogênese 191
 esporopolenina 117, 192, 236
 esquizocarpo. Vd. fruto
 estacaria 224
 estame 21, 115, 199
 estames alternipétalos 116
 estames definidos 116
 estames diadelfos 116
 estames didinâmicos 116
 estames epipétalos 116
 estames indefinidos 116
 estames monadelfos 116
 estames oposipétalos 116
 estames poliadelfos 116
 estames sinantéricos 116
 estames tetradinâmicos 116
 estaminódios 115
 estela. Vd. cilindro central
 estenospermia (partenocarpia) 215
 estigma 118, 122, 199, 210
 margem estigmática 122
 oclusão do estigma 198, 207
 recetividade do estigma 210
 estilete 118, 122, 192, 199, 205, 211, 238
 estilete fistuloso 122, 211

estilete ginobásico 122
 estilete lateral 122
 estilete sólido 122, 210
 estilete terminal 122
 estípula 24
 estípula (folha) 89
 estípulas foliáceas 90
 estipululas 89
 estivação 113
 estolho (caule) 72
 divisão de estolhos 224
 estoma 13, 76
 câmara estomática 77
 complexos estomático 77
 criptas estomáticas 77
 ostíolo 76
 estratificação (semente) 219
 estróbilo (estruturas reprodutivas das gimnospermas) 239
 estróbilo composto 240
 estróbilo simples 240
 estrofiolo (semente) 135
 estruturas secretoras 40
 eucalipto (*Eucalyptus globulus*, *Myrtaceae*) 68, 70, 78, 87
 evolução
 mudança evolutiva 14
 trade-off evolutivo 156, 197
 exina (pólen) 117
 exoderme 45, 48
 exotécio 115

F

Fabaceae 126
 estrutura da flor 124
 estrutura da semente 138
Faidherbia albida (Fabaceae) 91
 falaenofilia. Vd. polinização
 falso septo (ovário) 120
 fanerófito (fisionomia) 181
 fanerófito escandente 181
 megafanerófito 181
 mesofanerófito 181
 microfanerófito 181
 nanofanerófito 181
 fecundação 187, 211
 heterofecundação 211
 feijão-frade (*Vigna unguiculata*, *Fabaceae*) 135
 feijoeiro-comum (*Phaseolus vulgaris*, *Fabaceae*) 123, 138, 194, 222
 feixes vasculares 35, 59
 feixes abertos 47, 59
 feixes bicolaterais 59
 feixes colaterais 59
 feixes concêntricos 59
 feixes anficrivais 59
 feixes anfvaisais 59
 feixes fechados 47, 59
 feixes fibrovasculares 59
 feixes vasculares discretos 59
 feixes vasculares duplos 59
 feixes vasculares primários 47
 feixes vasculares simples 46
 felema (periderme) 34
 feloderme (periderme) 34
 felogene (meristema) 30, 67
 fibras (esclerênquima) 33
 fibras extraxilémicas 33
 fibras corticais 33
 fibras liberianas 33
 fibras perivasculares 33
 fibras xilémicas 33
 fibras libríformes 33
 fibrotraqueídeos 33
Ficus carica (*Moraceae*) 207
 filete (estame) 115
 conrescência dos filetes 116
 filídios (briófitos) 79
 filódio (folha) 95
 filoma (folha) 80
 filotaxia (folha) 107
 fitólitos 26
 fitómero (caule) 18, 58, 152
 flecha (caule) 164
 floema 30, 37
 metafloema 47, 60
 protofloema 47, 60
 flor
 biologia floral 195
 botão floral 105
 conceito de flor 105
 estrutura da flor 106
 flor acíclica 107
 secundariamente acíclica 107
 flor aclamídea 109
 flor actinomórfica 108
 flor apétala 106
 flor assimétrica 108
 flor bissexual 106
 flor bissimétrica 108
 flor cíclica 107
 flor clamídea 109
 flor completa 21, 106
 flor diclamídea 109
 flor diploclamídea 109
 flor epigínica 121
 flor estéril 106
 flor haploclamídea 109
 flor hemicíclica 107
 flor hermafrodita 106
 flor heteroclamídea 109
 flor hipogínica 121
 flor homoclamídea 109
 flor nua 106
 flor perigínica 113, 121
 flor poliândrica 116
 flor séssil 106
 flor unissexual 106
 flor funcionalmente unissexual 107
 flor zigomórfica 108, 197
 órgãos da flor 191
 peças florais 191
 senescência da flor 105
 simetria floral 107
 floração. Vd. antese
 folha
 aréolas folheares 83
 cicatriz folhear 16
 esboço folhear 75, 145
 espinhos foliares 95
 folha absorvente 95
 folhas adunadas 92
 folhas aéreas 80
 folhas alternas 92
 folhas aquáticas 80

- folhas carnudas 94
 folhas cilíndricas 82
 folhas completas 80
 folhas compostas 88
 folhas bifolioladas 87
 folhas bipinadas 88
 folhas digitadas. Vd. folhas palmaticompostas
 folhas multifolioladas 87
 folhas palmaticompostas 88
 folhas penaticompostas 88
 imparipinadas 88
 paripinadas 88
 folhas pinadas. Vd. folhas penaticompostas
 folhas pinuladas. Vd. folhas recompostas
 folhas pseudocompostas 88
 folhas recompostas 88
 folhas trifolioladas 87
 folhas unifolioladas 87
 folhas decussadas. Vd. folhas oposito-
 cruzadas
 folhas dísticas 92
 folhas dorsiventrais 82
 folhas ensiformes 82
 folhas equifaciais 82
 folhas escamiformes 94
 folhas gordas 95
 folhas incompletas 82
 folhas inteiras 87
 folhas opostas 92
 oposto-cruzadas 92
 oposto-dísticas 92
 folhas pecioladas 81
 folhas primordiais 75, 79
 folhas pseudodísticas 92
 folhas sésseis 81
 folhas simples 88
 folhas subterrâneas 20
 folhas verticiladas 92
 posição 82
 recorte
 recorte marginal 87
 recorte profundo 87
 situação 80
 folículo (fruto) 129
 folíolo 88
 fórmulas florais 125
 fotoautotrofia 17
 fotoperiodismo 189
 plantas de dias curtos 189
 plantas de dias longos 189
 fotossíntese 17, 34, 54, 55, 79, 176
 Fraxinus (Oleaceae) «freixos» 168
 frutificação
 hábito de frutificação 170
 unidade de frutificação 156
 frutificação (gimnospérmicas) 246
 fruto
 conceito de fruto 127
 fases de formação do fruto 214
 frutículo 128
 fruto carnudo 128
 fruto esquizocárpico 128
 fruto múltiplo 128
 frutos deíscentes 132
 fruto seco 128
 fruto simples 128
 frutos serotinos 132
 frutos s. str. 128
 infrutescência 127
 pseudofruto 127
 vingamento 177
 fruto seco (conceito agrônomico) 132
 funículo (primórdio seminal) 122
 fuste. Vd. tronco
G
 gálbulo 248
 gálbulo baciforme 248
 galhas 42
 gâmeta 21, 118, 187, 232
 anisogamia 232
 gametângio 232
 isogamia 232
 mobilidade gamética 238
 gametófito 6, 21, 187
 megagametófito 236, 238, 243
 microgametófito 192, 210, 211, 236, 244
 mobilidade do gametófito masculino (ciclo
 de vida) 238
 gametogênese 237
 megagametogênese 192
 microgametogênese 192
 gavinha
 gavinha caular 72
 gavinha foliar 95
 geitonogamia (polinização) 194, 197,
 200
 gemas 16, 145
 abrolhamento 150
 complexos de gemas/gomos axilares 147
 gemas epicórmicas 160, 168
 gemas/gomos apicais axilares 16
 gemas/gomos basais 148
 gemas/gomos subterminais 146
 gemas/gomos superficiais 146
 gemas/gomos supranumerários 147
 gomos 145
 gomos estipulares 148
 gomos/gemas apicais 16
 olhos 145
 gémula. Vd. plúmula
 geófito (fisionomia) 181
 germinação 220
 germinação epígea 221
 germinação hipógea 221
 taxa de germinação 221
 Gesneriaceae 16
 gimnospérmicas 13, 16, 38, 63, 65,
 236, 238
 gineceu 21, 106, 118, 126, 191
 apocárpico 119
 bicarpelar 119
 monocarpelar 119
 sincárpico 119
 paracárpico 120
 sincárpico s.str. 120
 Ginkgo biloba (Ginkgoaceae) 134, 240
 ginodioícia (sistemas sexuais) 193
 ginóforo (flor) 108
 ginomonocia (sistemas sexuais) 193
 ginostemo (flor das orquídeas) 117, 206
 glande (fruto) 129
 glândulas 40
 glândulas digestivas 40
 glândulas epidérmicas 40
 glândulas salinas 40
 glauco 91
 Glomeromycota 54
 glumas (inflorescência das gramíneas)
 97, 103
 glumelas (flor das gramíneas) 97, 124,
 125
 Gmelina arborea (Lamiaceae) 108
 Gnetidae 16, 66, 238, 242, 244
 Gnetum africanum (Gnetaceae) 243
 gomos. Vd. gemas
 grado (filogenética) 6, 13
 gramíneas. Vd. Poaceae
 Grossulariaceae 114
 guia (caule) 163
 guias nectaríferas 111, 202
 guias ultravioletas 202
 Gunnera (Gunneraceae) 56
H
 hábito 157, 162
 haplófase (ciclos de vida) 232
 Heliconia tortuosa (Heliconiaceae) 208
 helófito (fisionomia) 181
 hemicriptófito (fisionomia) 181
 hercogamia (polinização) 199
 hesperídio (fruto) 129
 heterofilia (folha) 93
 heterosporia 232
 heterostilia (polinização) 200, 226
 distilia 200
 tristilia 200
 heterozigotia 223
 Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae)
 «árvore-da-borracha» 42
 hidátodos 41
 hidrocoria (dispersão) 216
 ombro-hidrocoria 215
 hidrofília. Vd. polinização
 hidrófito (fisionomia) 181
 hilo (semente) 135
 hipanto 106, 113
 pseudo-hipanto 114
 hipocótilo (caule) 16, 136, 137
 arco hipocotilar 222
 hipoderme 34, 45, 58
 hipótese (conceito de) 3
 hipótese das gnepinas (filogenia de
 gimnospérmicas) 237
 hipótese da variação e seleção (sexuali-
 dade) 187
 hipótese do investimento em aprendiza-
 gem (polinização) 198
 hipsofilo (folha) 79, 94
 homoicía 107, 193
 homologia 22
 princípio da homologia 24
 homozigotia 223
 Hydrangeaceae 215
 Hydrangea macrophylla (Hydrangea-
 ceae) «hortênsia» 166, 216, 228
 Hyphaene petersiana (Arecaceae) 217

- I**
- ictiocoria (dispersão) 217
- idioblasto 26, 27
- Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae) «azevinho» 152
- incisão anelar 68
- indução floral 189
- indumento 38
função do indumento 40
tipos de indumento 39
- inflorescência
conceito de inflorescência 97
inflorescência axilar 99, 166, 169
inflorescência bracteada 99
inflorescência composta 99
inflorescência definida. Vd. inflorescência determinada
inflorescência determinada 99
inflorescência ebracteada 99
inflorescência folhosa 99
inflorescência grupada 98
inflorescência indefinida. Vd. inflorescência indeterminada
inflorescência indeterminada 99
inflorescência lateral. Vd. inflorescência axilar
inflorescência parcial 99
inflorescências dispersas em caules simpodiais 169
inflorescência simples 99
inflorescência solitária 98
inflorescência terminal 99, 166, 169
sinflorescência 99
tipos especializados de inflorescências 103
- iniciação floral 189
- inovações (gramíneas) 173
- intina (pólen) 117
- invólucro (brácteas) 98
- Isoetaceae 236
- J**
- jabuticabeira (*Plinia cauliflora*, Myrtaceae) 168, 224
- juvenildade 19, 158, 188, 191
fase adulta 20, 188
fase juvenil 188
- K**
- kiwi (*Actinidia sinensis*) 107, 115, 147, 171, 209
- L**
- lacuna foliar 61
- lacunas (caule) 31, 77
- Lamiaceae 92, 116, 126, 199
- lançamento (caule) 157
- Landolphia* (Apocynaceae) 42
- latência. Vd. dormência
- látex 35, 41
canais laticíferos 41
- Lavandula (Lamiaceae) 104
- LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) 25
- Lecythydaceae 115
- leghemoglobina 55
- lema (flor das gramíneas) 125
- Lemna minor* (Araceae) 215
- lenho (xilema) 35
lenho de compressão 155
lenho de ferida 164
lenho de fim de estação 66
lenho de início de estação 66
lenho de reação 155
lenho de tração 155
lenho heterogêneo 67
lenho homogêneo 67
- lentículas 68, 70
- Leontopodium* (Asteraceae) 104
- lígula (folha) 90, 173
- Lilium candidum* (Liliaceae) «açucena» 94
- Lilium martagon* (Liliaceae) 198
- limbo
limbo da folha 81, 88
forma do limbo 85
limbo das pétalas 111
- linhagem-verde. Vd. plantas
- Linum usitatissimum* (Linaceae) 200
- Litchi (*Litchi chinensis*, Sapindaceae) 224
- Lithodora* (Boraginaceae) 200
- lóculo (ovário) 120
- lodículas (flor das gramíneas) 124
- Lodoicea maldivica* (Arecaceae) 214
- lomento (fruto) 128
- Loranthaceae 134
- loureiro (*Laurus nobilis*, Lauraceae) 117
- Lythrum salicaria* (Lythraceae) 200
- M**
- Macaranga (Euphorbiaceae) 41
- macroblasto 153
macroblastos com inflorescências axilares 166
macroblastos com inflorescências opostas às folhas 152, 166
macroblastos com inflorescências terminais 166
- Magnolia x soulangeana* (Magnoliaceae) 154
- malóideas (Rosaceae) 154
- mamalocoria (dispersão) 217
- mandioca (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) 52, 223, 226
- mangueira (*Mangifera indica*, Anacardiaceae) 104, 168, 212
- marcescência 92
- Marchantia polymorpha* (Marchantiidae) 233
- margo (xilema) 36
- Marsileaceae 236
- mecanicismo biológico (definição de) 2
- Medicago polymorpha* (Fabaceae) 217
- medula (anatomia) 28, 46
- megafilo 80
- megasporócito 123, 192, 232, 244
- megasporofilo 118
- meiose 187
divisão equacional 187
divisão reducional 187
meiose pós-zigótica 231
meiose pré-espórica 232
meiose pré-gamética 232
- melitofilia. Vd. polinização
- meloeiro (*Cucumis melo*, Cucurbitaceae) 194
- mergulhia 224
- merismo (flor) 109
- meristemas 28
meristema apical caulinar 16, 29
meristema apical da folha 75
meristema apical radicular 29
meristema da inflorescência 31, 191
meristema floral 31, 191
meristema fundamental 30
meristemas adventícios 31
meristemas axilares 16, 30
meristemas de espessamento
meristema de espessamento primário 30, 69
meristema de espessamento secundário 30, 69
meristemas determinados 31
meristemas folheares 30
meristemas indeterminados 31
meristemas intercalares caulinares 30
meristemas intercalares das folhas 75
meristemas laterais 30
meristemas marginais 76
meristemas reprodutivos 31
meristemas vegetativos 31
pontos meristemáticos 145
promeristema 30
- mesocarpo (fruto) 132
- mesocótilo (caule) 16, 222
- mesofilo
isobilateral 78
- mesofilo (anatomia da folha) 77
- Mespilus germanica* (Rosaceae) 127
- metabolitos secundários 40
- metâmero 18
- metamorfose 23
- metaxenia 201
- micorrizas 53
manto micorrízico 54
micorrizas formadoras de manto 54
micorrizas vesículo-arbusculares 54
- microfilia 85
- microfilo 80
- microgametófito 117, 192
- microgametogênese 192
- micrópilo (primórdio seminal) 123, 135, 212, 244
- micropropagação 226
- microsítio 218
- microsporângio. Vd. saco polínico
- microsporócito 191, 232, 244
- microsporofilo 115, 238
- milho-graúdo (*Zea mays*, Poaceae) 56, 188, 221

miofilia. Vd. polinização
 mirmecofilia 41
 mirmecoria (dispersão) 217
 modularidade (nas plantas) 13, 18
 identidade dos módulos 19
 módulo 18
 monocarpia 31
 monócasio (inflorescência) 100
 monoícia (sistemas sexuais) 107, 193
 monopódio (caule) 99, 152, 174
 alongamento monopodial 152
 Moraceae 16, 207
 morangueiro (*Fragaria x ananassa*, Rosaceae) 161, 226
 morangueiro-silvestre (*Fragaria vesca*, Rosaceae) 228
 Morella (*Myrica faya* (Myricaceae) 55
 morfologia vegetal (conceito de) 1
Morus nigra (Moraceae) «amoreira-negra» 131
 movimentos násticos 82
 multiplicação vegetativa 226
 mutação 229
 mutação deletéria 21
 mutação somática 21
 mutualismo 55

N

néctar 109, 124
 nectários
 nectários extraflorais 41
 nectários florais 124
 nectários septais 124
 nervação (folha)
 curvilíneo-paralelinérveas 84
 densidade de nervuras 83
 folha palminérvea 83
 folha paralelinérvea 83
 folha peninérvea 83
 folhas uninérveas 84
 nervação aberta 83
 nervação fechada 83
 nervura marginal 84
 nervura média 83
 nervuras anastomosadas 83
 nervura submarginal 84
 nitrogenase 55
 nó (caule) 16
 entrenó 16
 noqueira (*Juglans regia*, Juglandaceae) 147, 168
 nomofilo (folha) 79
 nós da madeira 156
 nó cego 170
 nó firme 156
 nó solto 156
 nucelo (primórdio seminal) 123, 136, 192, 212, 237, 244
 núcleos polares (saco embrionário) 192, 211
 nuculânio (fruto) 129
 Nymphaeaceae 137

O

ócrea (folha) 90
 Oleaceae 127, 204
 olhos. Vd. gemas
 oliveira (*Olea europaea*, Oleaceae) 42, 77, 107, 147, 150, 158, 168, 188, 220
 Onagraceae 114
 ontogênese 14
 mudanças ontogênicas 14
 oogamia 232, 236
 Oomycota 232
 oosfera 192, 236
 Orchidaceae «orquídeas» 54, 126
 organogênese
 organogênese direta 31
 organogênese indireta 31
 órgãos
 órgãos adventícios 31
 órgãos cilíndricos 26
 órgãos de frutificação 170
 órgãos de suporte 238
 órgãos fundamentais das plantas 14
 órgãos indeterminados 31
 órgãos reprodutivos 18
 órgãos vegetativos 18
 ornitocoria (dispersão) 217
 ornitofilia. Vd. polinização
 Orobanchaceae 116
 ortotropia (caule) 158, 174
 osmóforos 124
Osyris alba (Santalaceae) 217
 ouriço (infrutescência) 129
 ovário 106, 109, 118, 127, 132, 207, 214, 246
 ovário ínfero 121
 ovário semi-ínfero 121
 ovário súpero 113, 121
 posição do ovário 121
 Oxalis (Oxalidaceae) 200

P

pálea (flor das gramíneas) 125
 pântano (caule) 157
Pancratium maritimum (Liliaceae) 216
Pandanus (Pandanaeae) «pandanos» 155
 panícula (inflorescência) 101
 papadeira (*Carica papaya*, Caricaceae) 42, 169
 Papaveraceae 42, 201
Papaver rhoeas (Papaveraceae) 108
 papilas (indumento) 39
 papilho (cálice) 110
 parafilia (filogenética) 13
 parede celular 21, 25, 48, 76, 123
 parede primária 25
 parede radial 27
 parede secundária 25
 parede tangencial 27
 parede transversal 27
 parênquima 31
 aerênquima 31
 clorênquima 32, 77
 parênquima aquífero 32
 parênquima axial 63
 parênquima clorofilino. Vd. clorênquima
 parênquima cortical 59
 parênquima de reserva 32
 parênquima em paliçada 77
 parênquima floémico 64
 parênquima fundamental 31
 parênquima lacunoso 77
 parênquima lenhoso (xilema) 65
 parênquima axial terminal 65
 parênquima radial 63, 65
 parênquima radial 63
 parênquima vascular 47
 partenocarpia 215
 partenocarpia autônoma 215
 partenocarpia estimulada 215
 partenogênese. Vd. apomixia gametofítica
 Passifloraceae 41, 104
 pecíolo (folha) 80
 pecíolulo 88
 pseudopécíolo 81
 pedicelo (inflorescência) 97
 pedúnculo (inflorescência) 97
Pennisetum glaucum (Poaceae) 141
 pepino (*Cucumis sativus*, Cucurbitaceae) 189, 194
 pepónio (fruto) 129
 perfurações (xilema) 35, 155
 placas de perfuração 35
 perianto 108
 orientação das peças do perianto 109
 perianto duplo. Vd. flor heteroclamídea
 perianto simples. Vd. flor haploclamídea e flor homoclamídea
 pericarpo (fruto) 132
 periciclo (anatomia da raiz) 46
 periderme 30, 34, 67
 perigónio 110
 perisperma (semente) 136
 pessegueiro (*Prunus persica*, Rosaceae) 147, 162, 168, 171, 177, 202
 pétala 21, 111
Phacelia tanacetifolia (Hydrophyllaceae) 142
 Phaeophyceae 232
 pimento (*Capsicum annum*, Solanaceae) 121, 189, 194
 Pinaceae 244, 246
 pina (folha composta) 88
 pinha 248
 pinheiro-bravo (*Pinus pinaster*, Pinaceae) 165, 248
 pínula (folha composta) 88
Pinus halepensis (Pinaceae) 92
Pinus (Pinaceae) «pinheiros» 54, 238
Piper nigrum (Piperaceae) «pimenteira» 136
 pirenário (fruto). Vd. nuclânio (fruto)
Pistacia terebinthus (Anacardiaceae) 42

- pistilo 118, 132, 199, 211, 239
 pistilódio 118
- placas crivosas (floema) 37
- placenta 121
 placentação axilar 121
 placentação basal 121
 placentação central livre 121
 placentação marginal 121
 placentação parietal 121
- plagiotropia (caule) 50, 158, 174
- planos de corte 27
 plano radial 27
 plano tangencial 27
 plano transversal 27
- Plantae (conceito de) 11
- Plantaginaceae 135
- Plantago lanceolata (Plantaginaceae) 198
- plantas 12
 plantas-com-semente 13, 237
 plantas criptogâmicas. Vd. plantas de esporulação livre
 plantas de esporulação livre 13
 plantas efémeras 61
 plantas fanerogâmicas. Vd. espermatófitos
 plantas jovens 221
 plantas micoparasitas 221
 plantas sufruticosas 61
 plantas-terrestres 12, 14
 plantas-verdes 12
- plântula 221
- plasmodesmos 25
- plasticidade fenotípica 13, 19, 143
- plastocrono 58
- Platanaceae 123
- platiclado (caule) 74
- pleiocásio (inflorescência) 100
- Plumeria rubra (Apocynaceae) 206
- plúmula 16, 137
- Poaceae 126, 172, 201, 226
 estrutura da flor 124
 estrutura da semente 137
- Podocarpaceae 242
- pôlas 224
 pôlas caulinares 224
 pôlas radiculares 224
- pólen 117
 arrastamento do pólen 198
 pólen bicelular 192, 210
 pólen bissacado 243
 pólen tricelular 192, 210
 tétradas 191
 tubo polínico 210
- policarpia 31
- poliembriõnia 227
 poliembriõnia por clivagem 246
 poliembriõnia simples 246
- poligamia (sistemas sexuais) 193
- polinídia (flor das orquídeas) 206
- polinização 195, 237
 autopolinização 194
 vantagens e mecanismos de promoção da autopolinização 196
 autopolinização autônoma 197
 gota de polinização 241, 243, 244
 importância económica 208
- período efectivo de polinização 211
- polinização abiótica 204
- polinização anemófila 203
- polinização biótica 202
- polinização cantarófila 203
- polinização cruzada 194
- polinização direta. Vd. autogamia
- polinização entomófila 203
- polinização falaenófila 203
- polinização hidrófila 203
- polinização melitófila 203
- polinização miófila 203
- polinização ornitófila 203
- polinização por engano alimentar 206
- polinização por engano sexual 206
- polinização por vibração 206
- polinização psicófila 203
- polinização quiropterófila 203
- síndrome de polinização 204
- sistema de polinização 202
- vetores polínicos 202
- Polygonaceae 54
- Polypodium vulgare (Polypodiaceae) 235
- Polytrichum (Polytrichaceae) 234
- pomo (fruto) 129
- pomóideas (Rosaceae) 170
- Pontederiaceae 90
- pontuações (xilema) 25, 35
 pontuações areoladas 25, 33, 36
 pontuações simples 25, 36
- Populus nigra (Salicaceae) «choupo-negro» 70, 86, 217
- poros (vasos lenhosos) 67
- Portulacaceae 135
- Portulaca oleracea (Portulacaceae) «bel-droega» 196
- posição da inflorescência nos caules
 cauliflora 168
 floração em ramos de dois anos 168
 floração em ramos do ano 166
- primina (semente) 123
- primórdio seminal 237
 primórdio anatópico 123
 primórdio bitegumentado 123
 primórdio campilotrópico 123
 primórdio crassinucelado 123, 192
 primórdio ortotrópico 123
 primórdio tenuinucelado 123, 192
 primórdio unitegumentado 123
- princípio da monofilia 11
- perfilo (folha) 79, 94, 96, 98, 125, 147, 159
- proliferação tardia (inflorescência) 104
- propágulo 187, 216, 226
- protalo 236
 macroprotalo. Vd. megaprotalo
 megaprotalo 236
 microprotalo 236
- Proteaceae 54
- protoderme 30
- prunóideas (Rosaceae) 154, 170, 214
- pseudanto (inflorescência) 104
- pseudoaquénio (fruto) 129
- pseudobaga (fruto) 129
- pseudocápsula (fruto) 129
- pseudocaula (folha) 82, 173
- pseudocópula (orquídeas) 207
- pseudodrupa (fruto) 129
- pteridófitos 13, 236
- ptixia 93, 113
- pulvino (folha) 82, 88
- Q**
- Quercus (Fagaceae) «carvalhos» 54, 67, 92, 105, 152, 154, 166, 212, 215, 216
- Quercus faginea (Fagaceae) «carvalho-cerquinho» 42, 92
- Quercus pyrenaica (Fagaceae) «carvalho-negral» 42, 92
- Quercus robur (Fagaceae) «carvalho-robre» 165
- Quercus rotundifolia (Fagaceae) «azinheira» 42, 66, 93
- quiescência 150
 quiescência da semente 212, 218
- quimera 229
- quiropterocoria (dispersão) 217
- quiropterofilia. Vd. polinização
- R**
- rafe (semente) 136
- ráfide 26
- raios
 raios floémicos 63
 raios heterocelulares 65
 raios homocelulares 65
 raios primários 59
 raios vasculares 63
 raios xilémicos 63
 sistema radial 63
- raiz 43
 metamorfoses da raiz 52
 nódulos radiculares 55
 nódulos determinados 55
 nódulos indeterminados 55
 pelos radiculares 47
 primórdios radiculares adventícios 50
- radícula 16, 137
- raiz aprumada 50
- raízes adventícias 50
- raízes amiláceas 52
- raízes carnudas 49
- raízes contrácteis 51
- raízes escora 51
- raízes estranguladoras 52
- raízes laterais 49
- raízes pastadeiras 50
- raízes primárias 49
- raízes profundantes 143
- raízes proteoides 53
- raízes secundárias 49
- raízes seminais laterais 222
- raízes tabulares 51
- raízes trepadoras 51
- raízes tuberosas 52
- raiz fasciculada 50
- ramificação da raiz 48
- rebentos radiculares 16, 224
- rizosfera 43
- zona de alongamento 47

- zona de divisão 47
 zona de ramificação 48
 zona pilífera 47
 ramalhetes de maio. Vd. esporão (caule)
 ramificação (caule) 158
 axila das ramificações 155
 grau de ramificação 157
 ramificação dicotômica 155, 174
 ramificação em ramos codominantes 155, 156, 158
 ramificação lateral 155, 174
 tipos de ramificação 155
 ramo
 ramo antecipado 159
 ramo de madeira 170
 ramo do ano 157
 ramo epicórmico 159, 225
 ramo fértil 170
 ramo ladrão 160
 ramo misto 171
 ramo proléptico 158
 ramo siléptico 159
 ramo vegetativo 170
 ráquila (espiguetas das gramíneas) 103
 ráquis (folha composta) 24, 88
 ráquis (inflorescência) 97
 rebento (caule) 157
 recetáculo (flor) 108, 114, 118, 124, 127
 recompensas alimentares 217
 reducionismo (definição de) 2
 regma (fruto) 128
 regra de Hofmeister 93, 191
 reiteração (ramificação do caule) 161
 repouso vegetativo 150, 177
 reprodução 187
 reprodução assexuada 187, 223
 reprodução sexuada 187
 reprodução vegetativa 226
 retináculo (flor das orquídeas) 206
 Revolução Verde 176
 Rhododendron ponticum (Ericaceae) 228
 Rhus coriaria (Anacardiaceae) 42
 rícino (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae) 58, 136, 216
 ripídio (inflorescência) 101
 ritidoma 21, 49, 68
 rizobainha (raiz) 53
 rizóbio 55
 rizoma (caule) 72
 divisão de rizomas 224
 rizoma monopodial 71
 rizoma simpodial 71
 Rosaceae 201
 rostelo (flor das orquídeas) 206
 Rubiaceae 90, 117
 RuBisCo 79
- S**
- saco embrionário 123, 136, 192, 211, 237, 246
 saco embrionário não reduzido 227
 saco embrionário tipo Polygonum 123, 192
 saco polínico 115, 237, 239
 sacos aeríferos (pólen) 243
 Salicaceae 161
 Salix x spulcralis (Salicaceae) «salgueiro-chorão» 161
 Salviniaceae 236
 sarmento (caule) 72
 secreção 40
 secundina (semente) 123
 segmento 23
 Selaginellaceae 236
 semente 20
 banco de sementes 218
 cama da semente 221
 conceito agrônomico de semente 134
 densidade de sementeira 173
 desenvolvimento da semente
 expansão celular 212
 histodiferenciação 212
 maturação fisiológica 212
 dispersão de sementes. Vd. dispersão
 dormência 212
 dormência combinada 219
 dormência física 219
 dormência fisiológica 219
 dormência morfofisiológica 219
 dormência morfológica 219
 dormência primária 218
 dormência secundária 218
 quebra de dormência 218
 escarificação de sementes 220
 microsementes 221
 pós-maturação da semente 220
 sementes albuminosas 213
 sementes cotiledonares 136
 sementes dormentes 218
 sementes duras 220
 sementes endospermicas 136
 sementes exalbuminosas 136, 213
 sementes fotoblásticas 219
 sementes ortodoxas 212
 sementes perispérmicas 136
 sementes recalcitrantes 212
 viabilidade da semente 210
 senescência 14
 sépala 21, 110
 Sequoia sempervirens (Cupressaceae) «sequoia» 70
 seres unitários (definição de) 17
 séries heteroblásticas (folha) 94
 sícono (infrutescência) 129, 207
 sifonogamia 238
 sifonogamia imperfeita 238
 Silene latifolia (Cariophyllaceae) 193
 silíqua (fruto) 129
 simbiose (definição de) 55
 simetria 16, 22, 43, 75, 125
 simetria da flor 107
 simetria do limbo 85
 simplasto 34
 simpódio (caule) 61, 99, 163, 170, 174
 alongamento simpodial 152
 sinais (polinização)
 sinais olfativos 202
 sinais tácteis 202
 sinais visuais 202
 sinérgidas (saco embrionário) 192
 singamia 201, 211
 sistema de reprodução 192
 sistema reprodutivo 16
 sistemas de cruzamento 194
 sistemas sexuais 193
 sistema vegetativo 16
 sobreiro (*Quercus suber*, Fagaceae) 42, 90
 Solanaceae 126, 201
 Solanum muricatum (Solanaceae) 127
 solo
 água do solo 17, 34
 impedância mecânica do solo 143
 imperme 142
 mobilização do solo 71, 142, 144
 nutrientes do solo 20, 22
 porosidade do solo 47
 Sorghum bicolor (Poaceae) 138
 sorose (infrutescência) 129
 SRI (système de riziculture intensive) 142
 Stenotaphrum secundatum (Poaceae) 71
 Strelitzia reginae (Strelitziaceae) 108, 205
 Streptophyta 12
 suber. Vd. felema
 suberina 25, 34, 45, 49, 68, 69
 substâncias ergásticas 26
 suspensor (embrião) 212
- T**
- talhadia alta 160
 tapetum (estame) 115
 Taxaceae 238, 242, 244, 246
 Taxus baccata (Taxaceae) «teixo» 238
 tecidos vegetais 27
 sistemas de tecidos 27
 tecido de suporte 28
 tecido de transfusão 82
 tecido de transmissão 122, 211
 tecido fundamental 28
 tecido glandular 40
 tecido laticífero 40
 tecidos complexos 27
 tecidos de elaboração 28
 tecidos definitivos 27
 tecidos de proteção 28
 tecidos de reserva 28
 tecidos de transporte 28
 tecidos meristemáticos 27
 tecidos secretores 28
 tecidos simples 27
 tecido tegumentar 28
 tecido vascular 28
 tégmen (semente) 134
 tegumento (primórdio seminal) 123
 teoria científica (conceito de) 3
 tépala 110
 Terminalia catappa (Combretaceae) 153
 terófito (fisionomia) 181

- testa (semente) 134
sarcotesta 134
- Thymelaeaceae 114
- tiloses (xilema) 32, 164
- tirso (inflorescência) 101
- toiça 160
- tomateiro (*Solanum lycopersicum*, Solanaceae) 48, 119, 121, 123, 153, 170, 189, 194
- tórus (xilema) 36
- totipotência celular 18, 227
- traços (caule)
traços caulinares 61, 155
traços de gomos dormentes 148
traços folheares 60
- traqueídeos (xilema) 35, 66
traqueídeos transversais 63, 66
- tremoceiro-branco (*Lupinus albus*, Fabaceae) 53, 142
- trevo-branco (*Trifolium repens*, Fabaceae) 217
- trevo-subterrâneo (*Trifolium subterraneum*, Fabaceae) 169, 194, 196, 217, 220
- Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) 233
- tricomas (indumento) 39
- tridioícia (sistemas sexuais) 193
- Trifolium cherleri* (Fabaceae) 215
- trigo-mole (*Triticum aestivum*, Poaceae) 173, 176, 190, 194, 196, 209
- Trigonella foenum-graecum* (Fabaceae) 136
- trimonoícia (sistemas sexuais) 193
- tronco (caule) 72
- Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae) 108
- tropismo 82
- tubérculo (caule) 72, 224
- tubos crivosos (floema) 37
- túnica (bolbo) 94
- turião (caule) 72, 171
- Typha latifolia* (Typhaceae) 181
- U**
- Ulex* (Fabaceae) «tojos» 215
- Ulva* (Chlorophyta) 232
- umbela (inflorescência) 100
- umbela composta 101
- unidade de extensão (caule) 152
- V**
- Vachellia* [Acacia] *cornigera* (Fabaceae) 41
- vacúolo 26
- vagem (fruto) 129
- vasos lenhosos (xilema) 35
elementos dos vasos 35
- velâmen 53
- verdasca (caule) 171
- vernação 93
- vernalização 96, 190
- videira (*Vitis vinifera*, Vitaceae) 33, 61, 141, 148, 152, 157, 171, 188, 191
- vigor 151
- Vinca major* (Apocynaceae) 228
- vingamento (fruto) 202, 214
- Viola* (Violaceae) 196
- Vitis berlandieri* (Vitaceae) 141
- Vitis rupestris* (Vitaceae) 141
- W**
- Welwitschiaceae 242
- Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae) 16, 75
- X**
- xenia 201
- xenogamia. Vd. polinização cruzada
- xerófito 6
- xilema 30, 35
embolia do xilema 20
metaxilema 37, 47, 60
protoxilema 37, 60
xilema endarco 47
xilema exarco 47
xilema secundário 35
- xilopódio (caule) 72
- Z**
- Zamiaceae 240
- zigomorfia. Vd. flor zigomórfica
- zigoto 187, 211
zigoto primário 211
zigoto secundário 211
- Zingiberaceae 90
- zoocoria (dispersão) 216
ectozoocoria 216
endozoocoria 217
epizoocoria. Vd. ectozoocoria

ANEXO. NOMES DE PLANTAS CULTIVADAS

- Actinidia chinensis* (Actinidiaceae) «kiwi»
- Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae) «castanheiro-da-índia»
- Allium cepa* (Alliaceae) «cebola»
- Allium sativum* (Alliaceae) «alho»
- Anacardium occidentale* (Anacardiaceae) «cajueiro»
- Annona cherimola* (Annonaceae) «anona-cherimola»
- Arachis hypogaea* (Fabaceae) «amendoim»
- Asparagus officinalis* (Asparagaceae) «espargo»
- Avena sativa* (Poaceae) «aveia»
- Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* (Amaranthaceae) «beterraba»
- Brassica napus* (Brassicaceae) «rábano, nabo-amarelo, nabiça, colza»
- Brassica rapa* (Brassicaceae) «nabo-branco»
- Brassica oleracea* (Brassicaceae) «couve»
- Cajanus cajan* (Fabaceae) «feijão-congo»
- Camelia japonica* (Theaceae) «cameleira»
- Cannabis sativa* (Cannabaceae) «cânhamo, canábis»
- Capsicum annuum* (Solanaceae) «pimento, pimentão»
- Capparis spinosa* (Capparaceae) «alcaparra»
- Carica papaya* (Caricaceae) «papaeira, mamoeiro»
- Castanea sativa* (Fagaceae) «castanheiro»
- Ceratonia siliqua* (Fabaceae) «alfarrobeira»
- Chenopodium quinoa* (Amaranthaceae) «quinoa»
- Cichorium intybus* var. *sativum* (Asteraceae) «chicória»
- Citrullus lanatus* (Cucurbitaceae) «melancia»
- Cocos nucifera* (Arecaceae) «coqueiro»
- Coffea arabica* (Rubiaceae) «cafeeiro-arábica»
- Coffea canephora* (Rubiaceae) «cafeeiro-robusta»
- Cucumis melo* (Cucurbitaceae) «meloeiro»
- Cucumis sativus* (Cucurbitaceae) «pepino»
- Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) «abóbora-menina»
- Daucus carota* (Apiaceae) «cenoura»
- Diospyros kaki* (Ebenaceae) «diospireiro»
- Eucalyptus globulus* (Myrtaceae) «eucálpto»
- Eugenia uniflora* (Myrtaceae) «pitangueira»
- Ficus carica* (Moraceae) «figueira»
- Foeniculum vulgare* (Apiaceae) «funcho»
- Fragaria x ananassa* (Rosaceae) «morangueiro»
- Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) «ginkgo»
- Hordeum vulgare* (Poaceae) «cevada»
- Humulus lupulus* (Cannabaceae) «lúpulo»
- Ipomoea patatas* (Convolvulaceae) «batateira-doce»
- Juglans regia* (Juglandaceae) «nogueira»
- Lactuca sativa* (Asteraceae) «alface»
- Laurus nobilis* (Lauraceae) «loureiro»
- Litchi chinensis* (Sapindaceae) «litchi»
- Lupinus albus* (Fabaceae) «tremoceiro-branco»
- Malus domestica* (Rosaceae) «macieira»
- Mangifera indica* (Anacardiaceae) «mangueira»
- Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) «mandioca»
- Myristica fragrans* (Myristicaceae) «noz-moscada»
- Olea europaea* var. *europaea* (Oleaceae) «oliveira»
- Persea americana* (Lauraceae) «abacateiro»
- Plinia cauliflora* (Myrtaceae) «jabuticabeira»
- Pinus pinaster* (Pinaceae) «pinheiro-bravo»
- Pinus pinea* (Pinaceae) «pinheiro-manso»
- Pistacia vera* (Anacardiaceae) «pistacheiro»
- Pisum sativum* (Fabaceae) «ervilheira»
- Prunus armeniaca* (Rosaceae) «damasqueiro»
- Prunus avium* (Rosaceae) «cerejeira»
- Prunus domestica* (Rosaceae) «ameixeira-europeia»
- Prunus dulcis* (Rosaceae) «amendoeira»
- Prunus persica* (Rosaceae) «pessegueiro»
- Prunus salicina* (Rosaceae) «ameixeira-japonesa»
- Punica granatum* (Lythraceae) «romãzeira»
- Pyrus communis* (Rosaceae) «pereira»
- Quercus suber* (Fagaceae) «sobreiro»
- Ricinus communis* (Euphorbiaceae) «rícino»
- Rorippa nasturtium-aquaticum* (Brassicaceae) «agrião»
- Rubus caesius* (Rosaceae) «amora-cultivada»
- Rubus fruticosus* (Rosaceae) «amora-cultivada»
- Rubus idaeus* (Rosaceae) «framboesa»
- Saccharum officinarum* (Poaceae) «cana-de-açúcar»

Sambucus nigra (*Adoxaceae*) «sabugueiro»

Secale cereale (*Poaceae*) «centeio»

Solanum lycopersicum (*Solanaceae*) «tomateiro»

Solanum melongena (*Solanaceae*) «beringela»

Solanum tuberosum (*Solanaceae*) «batateira, batateira-rena»

Spinacia oleracea (*Amaranthaceae*) «espinafre»

Theobroma cacao (*Malvaceae, Sterculioideae*) «cacaueiro»

Trifolium repens (*Fabaceae*) «trevo-branco»

Trifolium subterraneum (*Fabaceae*) «trevo-subterrâneo»

Triticum aestivum (*Poaceae*) «trigo-mole»

Triticum durum (*Poaceae*) «trigo-duro»

Vicia faba (*Fabaceae*) «faveira»

Vigna unguiculata (*Fabaceae*) «feijão-frade»

Vitis vinifera (*Vitaceae*) «videira-europeia»

Zea mays (*Poaceae*) «milho-graúdo»



INSTITUTO POLITÉCNICO DE BRAGANÇA Centro de Investigação de Montanha