

# Crescimento, arquitetura, fenologia e fisionomia das plantas

Citação: Aguiar, C. (2025). *Crescimento, arquitetura, fenologia e fisionomia das plantas* [E-book em atualização contínua]. Instituto Politécnico de Bragança.

<https://esa.ipb.pt/livros/books/crescimento-arquitetura-fenologia-e-fisionomia-das-plantas>

- [I. Crescimento e arquitetura do sistema radicular](#)
  - [1. Importância do estudo do sistema radicular](#)
  - [2. Interação genoma/ambiente a nível do sistema radicular](#)
  - [3. Sistema radicular aprumado vs. sistema fasciculado](#)
  - [4. Plasticidade fenotípica do sistema radicular](#)
  
- [II. Crescimento e arquitetura da canópis](#)
  - [1. Gemas](#)
  - [2. Repouso e crescimento vegetativo das plantas perenes](#)
  - [3. Alongamento rameal](#)
  - [4. Ramificação do caule](#)
  - [5. Dominância e controlo apicais](#)
  - [6. Arquitetura e ontogenia da canópis nas plantas lenhosas](#)
  - [7. Cladotose](#)
  - [8. Posição das inflorescências nos caules](#)
  - [9. Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas](#)
  - [10. Modelos arquiteturais](#)
  - [11. Arquitetura e melhoramento de plantas: a Revolução Verde e o conceito de ideótipo](#)

- III. Fenologia
  - Ciclo fenológico. Utilidade dos estudos de fenologia.
  - Escalas fenológicas
  
- IV. Tipos fisionómicos
  - Acerto conceptual
  - Sistema de Raunkjær

# I. Crescimento e arquitetura do sistema radicular

# 1. Importância do estudo do sistema radicular

A **configuração espacial** (= **arquitetura**) do sistema radicular condiciona o acesso das plantas aos recursos retidos no solo. Se uma qualquer planta é capaz de absorver mais água e nutrientes do que as suas vizinhas, tem condições para produzir mais biomassa e uma maior superfície fotossintética, com folhas mais eficientes na captura de luz. Isso maximiza o crescimento, a sobrevivência e, por fim, a produção de descendentes. A arquitetura da raiz é, assim, determinante na *fitness* dos indivíduos. A importância do estudo da arquitetura e da fisiologia do sistema radicular e da canóvia das plantas é equivalente.

Para compreender a distribuição espacial e o funcionamento das raízes em condições de campo, é necessário extrair cilindros de solo com sondas e separar, classificar, medir e pesar cuidadosamente as raízes; abrir valas e analisar o perfil do solo; ou dispersar as partículas do solo com água ou ar sob pressão, por exemplo. Os métodos não invasivos, adequados a estudos diacrónicos das raízes, são caros e enfrentam dificuldades técnicas. A canóvia 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 sobre a arquitetura da parte aérea das plantas do que sobre a arquitetura das raízes (v. «Crescimento e Arquitetura da canóvia»). A raiz é, na verdade, a metade escondida e desconhecida das plantas.

## 2. Interação genoma/ambiente a nível do sistema radicular

À semelhança da canópia, o sistema radicular das plantas adultas é um produto da interação genoma/ambiente. A configuração do sistema radicular tem, então, duas componentes: (i) a variação por causas genéticas e (ii) a plasticidade fenotípica. O desenho espacial do sistema radicular depende do genótipo (variando com a espécie, o ecótipo ou a cultivar) e, para o mesmo genótipo, do historial de condições ambientais experienciadas durante a ontogenia. A genética predispõe o sistema radicular a uma arquitetura base, mas o ambiente molda o seu perfil definitivo.

Estudos genéticos conduziram à identificação de regiões do genoma responsáveis pela expressão de caracteres fenotípicos quantitativos, como o comprimento, a ramificação, a profundidade ou o ângulo geotrópico das raízes (v.i.) (Bouteillé et al., 2012). O determinismo genético é bem evidente na oposição entre os sistemas radiculares aprumado e fasciculado (v.i.). Porém, a partir do momento em que as raízes emergem, ficam expostas a numerosos fatores bióticos e abióticos que vão condicionar a sua arquitetura final, tais como a gravidade, a temperatura, a disponibilidade temporal e espacial de oxigénio, água e nutrientes, a compactação do solo ou a biota edáfica. As condições ambientais e as eventuais perturbações a que a canópia está exposta também influenciam a arquitetura do sistema radicular.

Vejamos, desde já, alguns exemplos as características impostas pela genética condicionam a função do sistema radicular e, em seguida, a relevância da plasticidade fenotípica induzida pelo ambiente.

A arquitetura das raízes tem uma particular influência na eficiência da absorção dos nutrientes de menor mobilidade no solo, entre os quais sobressai o fósforo. Características genéticas que aumentem o volume de solo explorado pelas raízes, com reduzidos custos metabólicos, são vantajosas em solos pobres em nutrientes de baixa mobilidade. A absorção do fósforo é favorecida pela presença de aerênquima, de raízes de 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 (v. «Raízes proteoides»). 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-europeia 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<sup>o</sup>). Nas gramíneas, a redução da ramificação em favor do alongamento das raízes nodais de primeira ordem aumenta a resistência à secura (G. Viana et al., 2022). O sistema radicular profundante explica, em parte, a importância do milheto nas regiões áridas e semiáridas de África (Figura 206).

O sistema radicular tem um crescimento muito mais oportunístico do que a parte aérea, dirigido pela distribuição espacial dos recursos no solo. Para o mesmo genoma, a arquitetura do sistema radicular é espacialmente mais heterogênea do que a arquitetura da canópia, por duas razões: (i) o sistema radicular é substancialmente mais plástico (tem um controlo genético menos marcado do que a canópia), e (ii) os recursos obtidos no solo têm uma distribuição espacial mais heterogênea do que a luz ou o CO<sub>2</sub>, os dois recursos mais importantes capturados pela canópia. A flexibilidade morfológica da raiz advém de uma estrutura modular que, ao invés do caule, não é exteriormente evidente.

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 escassez de fotoassimilados. Como veremos mais adiante, as características do solo que mais condicionam o crescimento e a configuração das raízes são a compactação, a profundidade e a disponibilidade de recursos, onde se destacam a água, o oxigénio e os nutrientes.

Nas próximas linhas, explora-se um pouco mais o controlo genético e a plasticidade fenotípica do sistema radicular, recuperando a oposição entre os sistemas aprumado e fasciculado apresentada no ponto «v. Tipos de radicação», complementada com dois exemplos bem documentados na literatura: a planta do arroz (de sistema fasciculado) e as árvores (de sistema aprumado). As referências à plasticidade fenotípica do sistema radicular adicionam mais informação ao muito que já foi dito no início deste volume e em «v. Estrutura modular das plantas. Totipotência celular».

# 3. Sistema radicular aprumado vs. sistema fasciculado

## Sistemas radiculares aprumado e fasciculado

Reconhecem-se, então, dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: (i) aprumado e (ii) fasciculado (Figura 207).

Genericamente, no sistema radicular fasciculado, as raízes são semelhantes entre si (homogêneas), finas, delicadas e com abundantes pelos radiculares. A relação entre o volume de raízes com capacidade de absorção e o volume total de raízes é elevada. 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 também um efeito melhorador no solo porque produz grandes quantidades de resíduos orgânicos, e o denso raizame que o caracteriza favorece a agregação das partículas (melhorando a estrutura do solo). A taxa de substituição de raízes (*turnover*) é maior no sistema fasciculado do que no aprumado. Quanto maior a biomassa de raízes permutada anualmente, maior o teor de matéria orgânica do solo (o qual depende muito mais das adições subterrâneas de biomassa do que da deposição superficial de ramos e folhas). O sistema fasciculado resiste melhor e restaura-se mais rapidamente após uma destruição resultante, por exemplo, do arranque parcial por herbívoros, do movimento das partículas do solo em encostas declivosas ou após ciclos de congelação-descongelação. É por esta razão que muitas monocotiledóneas podem ser transplantadas com sistemas radiculares incipientes ou muito danificados (e.g., arroz, cebola e palmeiras).

A menor eficiência na captura de água em profundidade confere às plantas de sistema fasciculado alguma sensibilidade à secura do solo. As eudicotiledóneas radicantes nos nós (estolhosas ou rizomatosas), ou 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 exemplo, a batateira (*Solanum tuberosum*) é propagada por tubérculos e o trevo-branco (*Trifolium repens*) por estolhos – têm, por isso, um enraizamento superficial fasciculado e são muito sensíveis à falta de água no solo. Os medronheiros obtidos por semente (com raiz aprumada) são muito mais resistentes à secura do que os obtidos por micropropagação (de sistema fasciculado). As monocotiledóneas ultrapassam esta limitação com um ciclo biológico anual ou entrando em dormência no período seco (e.g., a dormência estival de muitas gramíneas perenes mediterrânicas).

O sistema aprumado, pelo contrário, 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, mas é a mais adequada a solos pedregosos e/ou heterogéneos, com camadas compactadas e onde a água e os nutrientes se encontram irregularmente distribuídos no perfil. Por isso, a vegetação das regiões semidesérticas pedregosas tende a ser dominada por plantas lenhosas dicotiledóneas; em contrapartida, nos solos homogéneos, sob climas similares, preponderam as gramíneas (Figura 209) (Breckle, 2002)).

Os impermees são camadas do solo compactas e resistentes à penetração das raízes. Podem ser de origem natural (e.g., o horizonte B argílico [Bw] dos luvisolos, com grande expressão nos territórios mediterrânicos), ou causados 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 os impermees e, desta forma, usufruir de um *stock* alargado de água e nutrientes. Vejamos uma consequência prática desta propriedade: a introdução de leguminosas pratenses de raiz aprumada (e.g., tremoceiro-branco ou ervilheira) nas rotações mediterrânicas de culturas arvenses aumenta a produtividade dos cereais (Carvalho, 2009). Estas leguminosas, além de deixarem algum azoto residual no solo (pois são fixadoras eficientes de azoto), abrem poros no horizonte Bw que, no ano seguinte, são aproveitados por plantas de sistema radicular fasciculado mais débil (e.g., milho e trigo). Nas rotações das regiões de clima temperado, utiliza-se como melhoradora das condições físicas do solo, por exemplo, a *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) (Figura 208). Em agronomia moderna, este processo tem um termo específico: *bio-tillage* (Chen & Weil, 2010), traduzível por descompactação biológica do solo.

Existem evidências de uso complementar dos recursos hídricos e até de cooperação entre plantas de sistemas radiculares aprumado; por exemplo no montado e nas savanas tropicais. Nestes sistemas de vegetação herbácea com árvores dispersas, durante a noite, quando a transpiração cessa, as raízes aprumadas das árvores (ex., azinheira ou sobreiro) continuam a absorver água das camadas profundas e ainda húmidas do solo. Como a parte superior do solo está seca, alguma da água que circula pelo xilema é vazada, passivamente, pelas raízes laterais mais superficiais. A redistribuição hidráulica (*hydraulic redistribution*) desta água re-humedece algo o solo superficial, sendo aproveitada das gramíneas de raiz fasciculada (Prieto et al., 2012).

## Sistema radicular do arroz

No arroz, a planta modelo dos geneticistas de cereais, foram identificados quatro tipos de raízes (Gu et al., 2017). Uma raiz primária (seminal) emerge da semente na germinação – ao invés de outras espécies de cereais, o arroz não tem raízes seminais laterais – e dura cerca de 30 dias. Em seguida, formam-se raízes adventícias primárias (raízes nodais), primeiro no nó do coleóptilo, e depois noutros nós da base, do caule, da planta-mãe e dos descendentes por afilhamento. As raízes nodais, no arroz e em todas as monocotiledóneas, demonstram um gravitropismo positivo menos intenso do que a raiz primária das dicotiledóneas.

Na literatura da especialidade, a ramificação das raízes nodais do arroz dá origem a dois grandes tipos morfo-anatómicos de raízes laterais: as raízes laterais pioneiras (raízes tipo L, do inglês *large*

ou *thick lateral roots*) e as raízes laterais fibrosas (raízes tipo S, *short* ou *fine lateral roots*) (Rebouillat et al., 2009; Yamaijghi et al., 1987).

As raízes laterais pioneiras são mais grossas, de crescimento indeterminado, possuem uma coifa bem desenvolvida e um largo vaso de metaxilema central, com predisposição para um forte gravitropismo positivo (profundantes). Têm a capacidade de se ramificar até à quarta ou quinta ordem (Morita & Nemoto, 1995). A sua principal função é a exploração espacial e a expansão rápida do volume de solo ocupado. Em contraste, as raízes laterais fibrosas são muito mais finas, curtas, de crescimento determinado e de gravitropismo indefinido. Anatomicamente, carecem de metaxilema central (apresentando apenas protoxilema e floema) e não produzem ramificações de ordem superior. Apesar da sua simplicidade estrutural, as raízes fibrosas constituem a esmagadora maioria da superfície do sistema radicular do arroz e estão especializadas na absorção ativa de água e nutrientes (Rebouillat et al., 2009).

A anatomia geral das raízes do arroz é similar às de outros cereais, distinguindo-se, porém, pela abundância de aerênquima cortical, uma adaptação chave a solos encharcados (Morita & Nemoto, 1995). O oxigénio que desce por este tecido lacunoso não se destina apenas à respiração celular da raiz. Uma parte significativa difunde-se ativamente para o solo anóxico circundante, um fenómeno ecofisiológico conhecido como Perda Radial de Oxigénio (*Radial Oxygen Loss*). Esta libertação cria uma microzona aeróbia na rizosfera que oxida compostos fitotóxicos próprios dos solos alagados. O ferro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ), por exemplo, que é altamente solúvel e tóxico para a planta, é oxidado a ferro férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ), precipitando sob a forma de uma «placa de ferro» (*iron plaque*) na superfície das raízes. Esta placa atua como um escudo físico e químico, protegendo a planta da toxicidade dos suprarreferidos compostos fitotóxicos (Colmer, 2003).

À semelhança do que acontece na videira, as plantas de arroz com sistemas radiculares cujo ângulo geotrópico das raízes nodais e pioneiras é menor (raízes mais profundantes) são mais resistentes à secura. A arquitetura da raiz está, por isso, a ser intensamente trabalhada pelos geneticistas do arroz nesse sentido (Uga et al., 2013).

A configuração do sistema radicular do arroz pode ser também manipulada através de técnicas agronómicas, recorrendo à plasticidade natural da planta. O desenvolvimento de um sistema de raízes mais profundantes e denso é um dos princípios subjacentes do SRI (*Système de Riziculture Intensive*). Esta técnica de produção de arroz, inventada pelo agrónomo e padre católico francês Henri de Laulanié (1920-1995), em Madagáscar, é um dos temas mais fascinantes da agronomia tropical contemporânea (de 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 (alternância de humedecimento e secagem) de modo a forçar a proliferação das raízes, obtendo um sistema radicular capaz de explorar um maior volume de solo, capturar mais nutrientes e evitar que estes se percam para fora do ecossistema por lixiviação e desnitrificação.

## 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 radicular das árvores é geralmente dimórfico, com raízes plagiotrópicas e profundantes em proporção variável.

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), tanto mais longe quanto mais seco for o solo (Figura 210-B). 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 acontece nas florestas temperadas ou nas tropicais equatoriais 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 plagiotrópicas emitem raízes profundantes (*sinker roots*), as quais, em conjunto com a raiz principal, mergulham no solo até encontrarem algum imperme, água ou uma atmosfera do solo demasiado pobre em oxigénio. Estas raízes têm por função principal absorver a água retida nas camadas mais profundas do solo (Dinis, 2014). As trocas gasosas com o exterior a esta profundidade são difíceis, por isso as raízes mais finas contêm aerênquima (David et al., 2013). As raízes profundantes 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 períodos secos – só assim se compreende que as árvores consigam sobreviver nos territórios mediterrânicos e tropicais com estações secas prolongadas.

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 entre indivíduos vizinhos compatíveis, da mesma espécie ou de espécies evolutivamente próximas, é um fenómeno comum em condições naturais (Figura 210-C). Ocorre quando as raízes são pressionadas umas contra as outras em consequência do crescimento secundário (Mudge et al., 2009). A pressão esmaga os tecidos parenquimatosos do córtex e põe em contacto os câmbios – o contacto cambial é um pressuposto fisiológico da enxertia.

Além do reforço mecânico, a enxertia de raízes permite a troca de água, de nutrientes e de produtos da fotossíntese. Foi demonstrado que a redistribuição de recursos por um sistema radicular comum incrementa a taxa de crescimento das árvores e aumenta a sua longevidade (Adonsou et al., 2016). Quando a canópia de uma árvore morre por efeito de uma tempestade ou de um fogo, por exemplo, a toiça pode permanecer viva por longos períodos, alimentada pelas enxertias radiculares. A enxertia radicular parece ser adaptativa (Adonsou et al., 2016). Tem sido apresentada como exemplo de cooperação (Wohlleben, 2017), porém com evidentes ganhos individuais.



## 4. Plasticidade fenotípica do sistema radicular

Resumidamente, as plantas investem (alocam) mais biomassa nas raízes quando os fatores limitantes para o crescimento vegetal estão no solo (e.g., nutrientes e água), e investem mais na parte aérea quando os fatores limitantes se encontram acima do solo (e.g., luz e CO<sub>2</sub>) (Poorter et al., 2012). A plasticidade da alocação de fotoassimilados entre a canópia e as raízes incrementa a captura do fator limitante.

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 ramificação (formação de raízes laterais). São estas características que definem a configuração espacial da raiz, i.e., a sua arquitetura. Em suma, a arquitetura radicular demonstra um significativo grau de plasticidade em resposta à distribuição heterogénea de recursos e à variação das condições edáficas ao longo do tempo.

### Efeitos da impedância mecânica do solo

Tanto a raiz como o caule alongam-se pela extremidade. Para que as raízes possam crescer, os poros e as fraturas no solo têm de ser maiores do que os ápices radiculares (Mancuso, 2023). O ápice radicular é empurrado solo adentro pela ação da zona de alongamento, sendo o seu avanço lubrificado pelo mucigel. Primeiro a expansão celular e, mais tarde, o crescimento secundário, aumentam o diâmetro da raiz e forçam o afastamento das partículas de terra. Pese embora a sua aparência frágil, ao aumentarem de diâmetro as raízes exercem pressões elevadíssimas, capazes de fraturar a rocha mais sólida.

As raízes são propensas a invadir zonas de baixa impedância mecânica com macroporos, em particular bioporos formados pela decomposição de raízes antigas ou abertos por minhocas (Figura 211). Em contrapartida, em solos compactados, o sistema radicular é menos extenso e as raízes são tendencialmente mais espessas (o efeito na ramificação não é tão claro) (Rich & Watt, 2013). Os solos compactados têm uma elevada densidade aparente e uma baixa permeabilidade à água e ao oxigénio, com a sua porosidade e estrutura comprometidas (Quadro 37). Reduzir a compactação e criar um ambiente propício ao crescimento radicular é uma das principais razões pelas quais se mobiliza o solo antes das sementeiras. Por consequência, solos delgados (com a rocha-mãe próxima da superfície) oferecem naturalmente piores condições de ancoragem e um menor sustento de água e nutrientes.

## QUADRO 37. Alguns conceitos básicos de física do solo (adaptado de Santos et al. 2012)

Conceito	Descrição
<b>Estrutura do solo</b>	Refere-se à distribuição dos poros do solo, a qual, por sua vez, é condicionada pela textura e pelas partículas compostas do solo (os chamados agregados ou pedes). Os agregados do solo tomam múltiplas formas: esferoforme (granular e grumoso), prisforme (prismático e colunar) ou anisoforme. Um solo bem agregado é mais permeável.
<b>Imperme</b> (horizonte compactado ou impermeável)	Horizonte, <i>i.e.</i> , camada do solo com características químicas, físicas ou biológicas que a diferenciam das camadas adjacentes — de elevada densidade aparente e pouco permeável. Tem origens diversas; <i>e.g.</i> , circulação de animais e máquinas, e mobilização incorreta do solo.
<b>Massa volúmica aparente</b>	Massa do solo seco (a 105 °C) por unidade de volume total (volume das partículas sólidas + volume dos poros), geralmente expressa em g/cm <sup>3</sup> ou kg/m <sup>3</sup> . A densidade aparente do solo é uma grandeza adimensional com o mesmo valor da massa volúmica aparente.
<b>Permeabilidade</b>	Propriedade que expressa a maior ou menor facilidade com que o ar, a água e as raízes atravessam o solo.
<b>Porosidade do solo</b>	Proporção entre o volume dos poros e o volume total do solo. As raízes e a água transitam pelos macroporos; os poros de menor diâmetro são essenciais para a retenção da água. Quanto mais compacto um solo, menor a porosidade, maior a densidade aparente e menor a permeabilidade.
<b>Textura do solo</b>	Distribuição granulométrica das partículas individuais do solo, expressa pela proporção de areia fina e grossa, limo e argila. As propriedades dos solos de textura fina ( <i>e.g.</i> , solo argiloso) são condicionadas pelas partículas de pequena dimensão (argila e limo); nos solos de textura grosseira domina a fração de areia. Quanto mais fina a textura, menor a macroporosidade (embora a porosidade total seja geralmente maior), e, por regra, maior a retenção de água (disponível para as plantas) e menor a permeabilidade.

## Resposta à disponibilidade de água e ao encharcamento

A falta de água no solo tem um efeito direto no crescimento das raízes e um efeito indireto através do aumento da impedância mecânica do solo. Curiosamente, o crescimento das raízes apenas é inibido a teores de água mais baixos do que aqueles que afetam a canópia. Embora a biomassa total de raízes possa ser comprometida nestas condições, as plantas priorizam a construção de raízes em detrimento da parte aérea. Esta redução da relação parte aérea/raiz diminui as perdas por evaporação e aumenta a probabilidade de as raízes encontrarem água. A escassez moderada

induz a formação de raízes mais finas e menos ramificadas – as raízes alongam-se em busca de água. Quando os sensores de humidade das raízes detetam água, estas ramificam-se intensamente para a explorar, um mecanismo designado por *hydropatterning* (Orosa-Puente et al., 2018).

Por outro lado, o encharcamento deprime o sistema radicular porque as raízes precisam de respirar (com exceção dos helófitos, adaptados a esta limitação). O efeito depressivo da hipoxia é maior nos períodos de atividade vegetativa e agrava-se com a temperatura, pois o consumo de oxigénio também sobe. Em solos encharcados ou compactados em profundidade, as árvores tendem a desenvolver um sistema radicular superficial que pode comprometer seriamente a sua ancoragem.

Esta dinâmica explica muito da ecologia regional. Plantas de regiões pouco chuvosas têm, frequentemente, um determinismo genético para um sistema profundante. Nas regiões de clima mediterrânico, quando os invernos são secos e frios, os cereais investem num sistema radicular profundo que os prepara para a eventualidade de primaveras secas. Pelo contrário, invernos húmidos e quentes seguidos de primaveras secas têm um efeito desastroso na produtividade: a planta mantém as raízes à superfície e não desenvolve a arquitetura adequada para explorar a água profunda. A ecofisiologia da raiz explica, assim, a sabedoria do adágio popular: «*Em janeiro sobe ao outeiro, se vires verdejar põe-te a chorar, se vires terrear põe-te a cantar.*»

## Efeito dos nutrientes

Em solos férteis, arejados e equilibrados em humidade, as plantas desviam fotoassimilados para a parte aérea, enquanto contraem e ramificam intensamente o sistema radicular. Em contrapartida, solos inférteis ou tóxicos deprimem toda a planta (geralmente mais a canópia a níveis moderados). À semelhança do stress hídrico, a escassez moderada de azoto e fósforo assimiláveis estimula o alongamento e reduz a ramificação – as raízes partem em busca de alimento (Varenes, 2003). A falta de fósforo, em particular, altera muito a arquitetura espacial: nas dicotiledóneas, a raiz primária é deprimida e a planta investe em raízes laterais superficiais para explorar as camadas onde se faz a ciclagem deste nutriente (já nas monocotiledóneas esta alteração morfológica é menos marcada) (Péret et al., 2014). Já foi referida a diferenciação de raízes proteoides. A deteção de "bolsas de fertilidade" estimula fortemente a ramificação localizada, um efeito tanto mais visível quanto mais pobre for o solo em termos químicos.

## Renovação radicular (turnover) e poda

A taxa de renovação (*turnover*) das raízes finas, não atingidas pelo crescimento secundário, é muito elevada. As plantas desadensam ou eliminam ativamente partes do seu sistema perante escassez severa. Calcula-se que esta renovação corresponda a ~30% da produtividade primária líquida anual dos ecossistemas terrestres (Jackson et al., 1997). As raízes mortas são degradadas pelos micróbios deixando macroporos no solo. A morte das raízes tem uma tripla ação melhoradora do solo: (i) através da acumulação de matéria orgânica, (ii) libertação de nutrientes por mineralização, e (iii) da abertura de macroporos por onde circulam água, ar e novas raízes. A renovação cíclica do sistema radicular não evita que as raízes desenvolvam emaranhados densos

em volumes confinados de solo. Por essa razão, ciclicamente, é necessário podar parte do sistema radicular das plantas envasadas antes do início da estação de crescimento (entre janeiro e fevereiro no hemisfério Norte).

O corte (deliberado ou acidental) altera a forma do sistema radicular. O corte (deliberado ou acidental) altera a forma da raiz. A poda de raízes em viveiro estimula ramificações perto do corte e aumenta o sucesso da transplantação. O corte das raízes plagiotrópicas das árvores com máquinas de mobilização do solo deprime o crescimento da canópis, 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, num vaso) e a sua poda antecipam e encorajam a produção de flor e fruto nas plantas lenhosas – são, de resto, dois truques clássicos usados para estimular a floração em árvores de fruto improdutivas.

## Competição e alelopatia

Embora ainda insuficientemente estudada, a alteração morfológica do sistema radicular de plantas em competição – ou submetidas a interações mediadas por alelopatia – é um fenómeno generalizado em ecossistemas naturais e agroecossistemas.

A alelopatia radicular ocorre quando uma planta liberta compostos bioquímicos (exsudados) na rizosfera que inibem a germinação ou o desenvolvimento do sistema radicular de plantas vizinhas. Em agricultura, tira-se partido desta "guerra química" e do poder competitivo conferido pelo denso sistema fasciculado de certas gramíneas para controlar infestações de ervas rizomatosas difíceis, como a junça (*Cyperus rotundus*, Cyperaceae) e a grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae). Para o efeito, semeiam-se espécies como o azevém-anual (*Lolium multiflorum*), a aveia (*Avena sativa*) ou o sorgo (*Sorghum bicolor*). O sorgo, por exemplo, liberta através dos seus pelos radiculares um composto chamado sorgoleona, que atua como um herbicida natural, paralisando o crescimento das raízes das infestantes competidoras (Bais et al., 2006).

Em relvados ou pastagens, o declínio e a mortalidade de árvores e arbustos é frequente. Este fenómeno resulta de uma feroz competição subterrânea, frequentemente potenciada por efeitos alelopáticos e pela dificuldade de regeneração das plantas lenhosas por semente em tapetes densos de gramíneas. O raizame das gramíneas é exímio a excluir as raízes das plantas lenhosas das camadas superficiais (mais ricas e ativas do ponto de vista biológico), sobretudo em solos delgados e de textura fina (Knoop & Walker, 1985). Em contrapartida, para sobreviver, a densidade de raízes profundantes das árvores tende a aumentar na presença de coberto herbáceo, forçando uma segregação de nichos radiculares (Dawson et al., 2001).

Se os solos forem 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 seca, extraindo água de onde as gramíneas não chegam. Contudo, nos solos delgados, não há escapatória possível para as raízes lenhosas expostas à competição das gramíneas. E 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 têm à sua disposição, sonegando-a às plantas lenhosas; a diminuição do arrastamento (lixiviação) dos nutrientes para as camadas mais profundas do solo

prejudica duplamente as árvores (Simmons et al., 2007).

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., havendo proteção da regeneração natural contra o excesso de pastoreio), densidades elevadas de herbívoros que consumam as gramíneas podem ter um efeito altamente favorável na vegetação lenhosa, aliviando a competição radicular, tal como se constata em algumas savanas africanas (Breckle, 2002).

## II. Crescimento e arquitetura da canóvia

# 1. Gemas

## Estrutura e tipologia

As células meristemáticas são demasiado frágeis para contactar diretamente com o exterior. Os meristemas caulinares estão, por isso, resguardados contra impactos, abrasão, secura, parasitas e radiações mutagénicas ultravioletas por várias camadas de folhas mais ou menos modificadas. Este invólucro protetivo inclui desde folhas recém-diferenciadas em início de desenvolvimento (**esboços foliares**) até folhas de proteção especializadas (**catafilos**). É uma estrutura muito flexível: tanto acomoda meristemas inativos, como protege células meristemáticas em divisão que, numa única estação de crescimento, produzem vários metros de caule com dezenas de folhas.

Designa-se por **gema** (*bud*) a estrutura constituída por um esboço de caule, esboços foliares e/ou florais, com catafilos ou não, mais o meristema que lhes deu origem, eventualmente coadjuvado por outros meristemas, exposta ou não ao exterior. Os **pontos meristemáticos** (*meristematic points*; Figura 214) são meristemas adventícios não encapsulados por esboços foliares por si diferenciados; são frequentes em troncos e ramos velhos e originam crescimentos adventícios/epicórmicos.

Uma gema pode encontrar-se **ativa** (a produzir caule e folhas) ou **inativa/em repouso** (permanecendo quiescente ou dormente). Vasconcellos (1969) reconhece dois tipos de gemas inativas:

- **Gomo** (*scaly buds*): gema externamente revestidas por catafilos (Figura 212); o conceito de gomo é mais restrito do que o de gema;
- **Olho** (gema nua, gomo nú; *naked buds*): gema sem catafilos (Figura 213); meristemas envolvidos apenas por esboços foliares e/ou folhas modificadas não escamiformes.

O significado dos termos gema, gomo e olho não é, contudo, consensual. Em **arboricultura** (o ramo da agronomia dedicado ao cultivo de plantas lenhosas), a palavra «olho» é comumente aplicada a gomos foliares ou a gemas foliares ativas. Outros autores consideram a gema um gomo foliar, com ou sem catafilos (Fernandes, 1972). O termo gomo não se usa no Brasil, somente gema.

No intuito de simplificar a terminologia nesta obra, considerou-se o gomo uma gema exposta ao exterior (não inclusa noutro gomo), em repouso e com catafilos. Designando-se por gema nua ou gomo nú caso não possua catafilos. Evitou-se o termo olho. Frequentemente, usa-se o termo «gema» de forma indiscriminada sem precisar as características morfo-anatómicas.

As gemas (e os gomos) são classificadas de acordo com os oito critérios expostos no Quadro 38 (Figura 215). A classificação das gemas/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 das gemas/gomos tem, em alguns grupos, um enorme interesse taxonómico; e.g., *Pinus* e *Abies* (Pinaceae) (Figura 212), e rubiáceas tropicais.

Vejamos alguns tipos em pormenor.

As gemas das plantas lenhosas de climas frios ou muito secos estão geralmente revestidos por **catafilos**. Estes são filomas escamiformes, impregnados de suberina (logo, hidrófobos), sem clorofila, rígidos e geralmente sem meristemas axilares. Têm por função proteger o meristema durante a estação ou nos períodos 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 gemas nuas –, como é o caso da oliveira, uma árvore de afinidades filogenéticas tropicais. Em substituição dos catafilos podem aparecer pelos, 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) (Figura 254).

Na bibliografia de arquitetura de plantas, as gemas/gomos que produzem inflorescências precedidas por vários entrenós curtos com nomofilos são considerados mistos. Embora não seja esta a tradição em arboricultura (onde se debate se as flores da macieira ou pereira brotam de gomos mistos ou florais), adota-se a primeira interpretação. São também mistos as gemas que dão origem a inflorescências com proliferação tardia, como no abacateiro (v. «Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses»).

As gemas/gomos compostas guardam no seu interior mais de um meristema revestido por primórdios foliares por si produzidos; e.g., macieira, quivi e videira-europeia (Figuras 214 e 216-C,D). Por meio de cortes histológicos, identifica-se, no seu interior, uma gema principal (= primária), ladeada por uma ou mais gemas secundárias (de segunda ordem), inclusas, individualmente, axiladas por catafilos ou esboços foliares pertencentes à gema primária. O quivi soma às gemas secundárias inclusas vários pontos meristemáticos. Geralmente, as gemas secundárias só são ativadas quando a principal é destruída. Nos trópicos, ocorrem espécies que, a partir de um único gomo composto, emitem espontaneamente vários caules (ou caules e flores) independentes uns dos outros (e.g., anona-cherimola).

A interpretação dos complexos de **gemas/gomos axilares (colaterais** ou sobrepostos) exige algum cuidado. Se estas gemas/gomos são independentes umas das outras dizem-se **supranumerários** ou acessórios (*supernumerary buds*); e.g., noqueira-europeia e outras juglandáceas (Figura 215-C). Noutros casos, diferencia-se uma gema/gomo secundária (gema/gomo axilar de segunda ordem), geralmente na axila de um ou de ambos os perfis das gema/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 gemas/gomos axilares são interpretados como sistemas condensados de caules (Barthelemy & Caraglio, 2007).

Os gomos colaterais secundários do pessegueiro produzem flores (Figura 215-D); na pereira e no marmeleiro são foliares. Os gomos colaterais da pereira e do marmeleiro, e de muitas outras espécies, são muito pequenos e passam facilmente despercebidos, ou simplesmente não emergem das escamas que os axilam, sendo então designados, com pouca propriedade, por gomos estipulares (Figura 217-C) (Grisvard, 1994). Os complexos de gomos axilares são, afinal, um caso extremo em que as gemas secundárias inclusas, referidas anteriormente, emergem para o exterior, protegidas por catafilos por si produzidos, sendo então visíveis a olho nu. Para os distinguir das gemas/gomos supranumerárias, é necessário observar a posição dos perfilos. Os complexos de gomos axilares são particularmente difíceis de interpretar na videira-europeia (Quadro ???).

#### QUADRO ???. Complexos de gomos axilares 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 216). Muito raramente, desenvolvem-se um gomo axilar pronto mais 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 216-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 da videira-europeia são folheares ou mistos, consoante, na primavera seguinte à sua formação, derem origem a um sarmento sem ou com cachos de flores. Cada gomo hibernante contém três gemas: uma principal e duas secundárias inclusas. 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 216-D). Os cachos preformados na gema primária inserem-se, geralmente, no 4.º ou no 4.º e 5.º nós, por vezes, no 6.º; nos restantes nós, a cada esboço de folha opõe-se geralmente um esboço de gavinha (Vasconcelos et al., 2009). A fertilidade dos gomos hibernantes, avaliada pelo número médio de cachos, é máxima nos gomos situados a meio dos sarmentos.

As gemas secundárias inclusas dos gomos hibernantes diferenciam-se na axila dos dois perfilos da gema primária (Figura 216-C) – são ativadas nas plantas sujeitas a podas violentas ou quando, pela ação de doença, geada, ou de outro qualquer acidente, a gema principal ou o pâmpano por ela originado são destruídos. Como a videira-europeia é incapaz de gerar gomos adventícios, a destruição simultânea das gemas primárias e secundárias impede qualquer ramificação no nó. Salvo raras exceções varietais, as gemas secundárias são estritamente foliares, pelo que a sua ativação resulta em perdas de produção.

Na base dos sarmentos da videira, dos ramos do ano de castanheiro-europeu e de tantas outras espécies lenhosas, 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, scale buds; Figura 217). A sua posição nos caules e as cicatrizes que os axilam mostram que se diferenciaram na axila de catafilos ou de folhas de transição para os nomofilos, caducos no abrolhamento. Muitos destes gomos terão origem nas gemas secundárias antes referidas. Geralmente ficam dormentes ou abortam, sendo ativados apenas se os gomos distais forem aniquilados – constituem mais um sistema de segurança da planta para mitigar o impacto de acidentes na estrutura da canópia.

O conceito de **gema pronta** (*prompt bud*) exposto no Quadro 38 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, geralmente, origem em gemas prontas formadas na mesma estação em que abrolham (neoformadas). Já as inflorescências laterais do castanheiro ou muitas netas da videira provêm de gemas preformadas no ano anterior no interior de gomos hibernantes.

Todas as plantas acumulam gemas à medida que constroem novos fitómeros. Dessas gemas dependem o alongamento e a ramificação do corpo vegetativo e a produção de flores. Grande parte das gemas acaba por nunca ser ativada caso contrário o corpo evoluiria num emaranhado ineficiente de caules e folhas (v. «Dominância apical»). Nas plantas perenes, herbáceas ou lenhosas, as gemas não ativadas abortam ou permanecem dormentes protegidas no interior da canópia ou em estruturas subterrâneas (e.g. rizomas e lenhotubérculos), constituindo um banco de gemas (*bud bank*). O banco de gemas é uma importante estratégia de sobrevivência para enfrentar perturbações (destruição cíclica da biomassa) pelo fogo, secas ou pastoreio, por exemplo (Ott et al., 2019). Contudo, a maioria das gemas dormentes acaba por ser descartada mais tarde ou mais cedo.

As gemas que sobrevivem no tronco e nas partes mais velhas da canópia das plantas lenhosas acabam por ficar invisíveis, submergidas submergidas na casca. Durante o crescimento, estas gemas alongam-se na base para acompanhar o aumento de diâmetro do ramo, deixando uma marca indelével no lenho chamada **traço** (Figura 84). Em cortes transversais, verifica-se que estas gemas dormentes estão conectadas por traços até ao anel de xilema mais interior; já os traços das *gemas adventícias* desembocam no anel correspondente ao ano da sua formação (Meier et al., 2012).

Nas angiospérmicas, há uma tendência para se diferenciarem pontos meristemáticos e gemas adventícias nas regiões caulinares feridas ou sujeitas a stresse, a partir de células cambiais ou parenquimatosas (v. «Reparação de feridas. Resposta ao corte»). Nas fruteiras temperadas assim acontece nas feridas resultantes de desramações e na face superior da convexidade dos ramos 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.

### QUADRO 38. Tipologia de gemas

Critério/tipo	Descrição e Exemplos
QUANTO AO REVESTIMENTO	
<b>Gomos</b>	Gemas inativas revestidas de catafilos.
<b>Gemas nuas</b> (gomos nús, olhos)	Gemas inativas sem catafilos.
QUANTO À SITUAÇÃO	
<b>Aéreos</b>	De caules aéreos. Superficiais se formados na proximidade da superfície do solo; e.g., no colo de uma árvore.
<b>Subterrâneos</b>	Localizados abaixo da superfície do solo.
<b>Aquáticos</b>	Submersos na água.
QUANTO À NATUREZA	
<b>Folheares</b> (vegetativos ou de madeira)	Dão origem a caules estéreis (sem flores), curtos (braquiblastos estéreis) ou longos (macroblastos estéreis).

<b>Critério/tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
<b>Florais</b> (botões)	Dão, exclusivamente, origem a flores. Os gomos florais são geralmente maiores, mais bojudos e arredondados do que os gomos folheares.
<b>Mistos</b>	Originam caules floríferos, <i>i.e.</i> , macroblastos ou braquiblastos com um ou mais nomofilos, e com uma ou mais inflorescências. As inflorescências estão previamente diferenciadas no interior do gomo numa posição terminal ( <i>e.g.</i> , castanheiro-da-índia) ou lateral ( <i>e.g.</i> , castanheiro-europeu), posições que se mantêm depois do abrolhamento.
QUANTO À POSIÇÃO	
<b>Terminais</b> (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 215-A).
<b>Axilares</b> (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-europeu; Figura 215-B).
<b>Adventícios</b>	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	
<b>Alternos</b>	Posicionados na axila de folhas alternas. Podem ainda ser: <ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>espiralados</b> – dispostos em espiral ao longo dos caules;</li> <li>• <b>disticados</b> – dispostos no mesmo plano.</li> </ul>
<b>Opostos</b>	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 <b>oposto-cruzados</b> (= decussados).
<b>Verticilados</b>	Formados na axila de folhas verticiladas.
QUANTO À DISPOSIÇÃO	
<b>Solitários</b>	1 por nó.
<b>Colaterais</b>	2 ou mais gomos por nó, uns ao lado dos outros; <i>e.g.</i> , pessegueiro (Figura 215-D), amendoeira, figueira (Figura 215-E) e videira-europeia (Figura 216).
<b>Sobrepostos</b>	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 215-C).
QUANTO À EVOLUÇÃO	

<b>Critério/tipo</b>	<b>Descrição e Exemplos</b>
<b>Prontos</b>	Evoluem na mesma estação de crescimento em que são exteriormente visíveis.
<b>Hibernantes</b>	Ativados na estação de crescimento seguinte ao da sua formação, por conseguinte, atravessam latentes ou dormentes um período de repouso vegetativo; e.g., gomos das árvores de climas temperados ou tropicais com estação seca.
<b>Dormentes</b>	Gomos que permanecem num estado de vida latente durante dois ou mais anos, podendo nunca abrolhar; condição frequente nas plantas lenhosas. A designação <b>gemas/gomos epicórmicos</b> refere-se ao conjunto dos gomos terminais, axilares ou adventícios dormentes.
QUANTO AO NÚMERO DE MERISTEMAS	
<b>Simple</b>	Com um meristema.
<b>Compostos</b>	Encapsulam dois ou mais meristemas; e.g., gomos compostos hibernantes da videira-europeia (Figura 216).

# Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação

As flores estão preformadas em todas as espécies com gomos florais hibernantes, como é o caso das prunóideas com interesse económico. Nos gomos mistos hibernantes poderá haver exceções. A preformação de flores é comum nas plantas de floração precoce, por norma características de regiões com uma estação de crescimento muito curta (Rawat & Gaur, 2004).

O número de folhas diferenciadas retidas no interior dos gomos folheares varia de espécie para espécie, e entre génotipos. Em muitas espécies lenhosas tropicais, as folhas expandem-se pouco depois da sua diferenciação - verifica-se uma neoformação contínua de folhas sempre que as gemas estejam ativas. Nos gomos folheares hibernantes das espécies lenhosas de clima extratropical, ou tropical com estação seca bem marcada, geralmente ocorre uma preformação 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 diferenciados no interior do gomo que lhes dá origem. Os braquiblastos são caules determinados; e.g., esporões. Na noqueira-europeia (Hallé et al., 1978) e no pessegueiro (Gordon et al., 2006), os gomos encerram, respetivamente, os esboços de todas ou da maioria das folhas dos macroblastos que serão expandidos na primavera. Na cerejeira é variável (Figura 218). Como referi anteriormente, o número de nós com folhas preformados contidos nos gomos hibernantes da videira-europeia varia de 8 a 10, raramente 12 (Magalhães, 2008).

Os esboços foliares preformados no interior dos gomos já se assemelham na sua morfologia às folhas adultas, e cada esboço axila desde logo um pequeno meristema axilar que dará origem aos gomos axilares dos ramos do ano. A perfolheação (ptixia) e a vernação definem, respetivamente, a forma como os esboços foliares se dobram individualmente e como se arrumam em grupo no interior das gemas em repouso (v. «Ptixia e vernação»).

# Quiescência e dormência das gemas

Quiescência e dormência são dois conceitos crípticos de fisiologia vegetal de amplo uso em biologia e na agronomia que expressam dois tipos distintos de paragem de crescimento. Considine & Considine (2016) propõem uma definição genérica:

- Quiescência (*quiescence*) – repressão da taxa de divisão celular cuja retoma pode ocorrer rapidamente. Sinónimos: ecodormência (Lang et al. 1987), latência;
- Dormência (*dormancy*) – condição em que a retoma do crescimento depende de uma exposição suficiente a sinais ambientais. Sinónimo: endodormência (Lang et al., 1987).

Os órgãos quiescentes ou dormentes nunca estão completamente inativos. Pese embora a aparente imobilidade morfológica, consomem O<sub>2</sub> e energia, expelem CO<sub>2</sub> e sofrem modificações contínuas a nível molecular e fisiológico.

A **quiescência** pode referir-se a células (incluindo meristemas), órgãos, indivíduos ou comunidades. A quebra da quiescência ocorre assim que seja eliminada a causa da repressão da taxa de divisão celular (e implicitamente do crescimento); e.g., frio, calor excessivo ou falta de água no solo. A quiescência é, portanto, um mecanismo oportunístico de causas conjunturais.

A dormência é exclusiva de órgãos meristemáticos (e.g., gomos) e embrionários (sementes) de plantas multicelulares (Considine & Considine, 2016). A entrada em dormência está pré-programada (e.g., sementes dormentes) ou responde a estímulos de vária ordem que não são necessariamente impeditivos do crescimento vegetal (e.g., descida da temperatura e dias curtos). A simples exposição dos órgãos dormentes a condições ambientais favoráveis não é suficiente para a retoma imediata da atividade meristemática. A quebra da dormência depende de sinais ambientais específicos; e.g., aumento do fotoperíodo e exposição a uma determinada quantidade de horas de frio. A dormência assegura a sincronização do período de atividade com a estação do ano mais favorável ao crescimento vegetativo, sendo parte integrante do ciclo fenológico anual. Trata-se de um fenómeno intrincado e com uma complexa regulação hormonal.

A suspensão do crescimento por fatores externos à estrutura dormente — sejam eles a dominância apical, o desequilíbrio canópia/raiz ou a floração — escapa aos conceitos de dormência e quiescência formulados anteriormente. Para obviar a estas limitações, no estudo da fisiologia de gomos e sementes impôs-se a classificação de Lang et al. (1987). Estes autores propõem um conceito mais lato de dormência, subdividindo-a em três tipos sequentes no tempo:

- Paradormência (= ectodormência, dominância apical, repressão ou inibição correlativa, dormência de verão; paradormancy) – estágio inicial da dormência induzido por fatores

fisiológicos externos à estrutura dormente; e.g., inibidores hormonais (auxinas) produzidos nas folhas ou nos gomos apicais;

- Endodormência (= dormência inata, dormência verdadeira, dormência no sentido estrito, dormência de inverno; endodormancy) – suspensão do crescimento por fatores fisiológicos internos; e.g., acumulação de inibidores de crescimento (e.g., ácido abscísico);
- Ecodormência (= quiescência, dormência imposta; ecodormancy) – suspensão do crescimento por condições ambientais desfavoráveis; e.g., por temperaturas extremas (calor ou frio) ou a falta de água no solo.

Genericamente, a paradormência (por vezes, conjugada com a ecodormência) precede a entrada em endodormência e; a ecodormência sucede a endodormência. A transição entre tipos de dormência é gradual: não ocorre de um dia para o outro.

A maior parte dos gomos entram em paradormência à medida que se vão diferenciando. A paradormência pode, muitas vezes, ser rapidamente ultrapassada com a eliminação de folhas, gomos (por desgoma ou poda) ou pela exposição a condições ambientais extremas (e.g., *secura*) ou manipulando o comprimento do dia. A dormência das sementes imposta pela impermeabilidade do tegumento (sementes duras) é interpretada por alguns autores dentro da paradormência (v. «Dormência e germinação da semente»), assim como a suspensão do crescimento causada por desequilíbrios canópia/sistema radicular e pela floração ou associada a momentos específicos da formação do fruto (Lewak, 2011).

A endodormência é, geralmente, mais intensa nos gomos foliares do que nos florais. Inicia-se antes da estação de repouso vegetativo — nas plantas de folha caduca, coincide aproximadamente com a abscisão foliar. Nas regiões extratropicais, é induzida pela redução do comprimento do dia e/ou pela descida da temperatura. Nas regiões tropicais, a entrada e a quebra da endodormência estão frequentemente relacionadas com a insolação/fotoperíodo. Ao contrário da paradormência, a quebra da endodormência não pode ser conseguida através de poda ou desfoliações, nem pela simples exposição a temperaturas elevadas; requer o cumprimento de exigências fisiológicas específicas. Fora dos trópicos, a quebra da endodormência e a consequente transição para a ecodormência ocorrem em algum momento durante o inverno (v. «Repouso e crescimento vegetativos nas regiões extratropicais»).

A classificação dos tipos de dormência de Lang et al. (1987) enfrenta várias dificuldades. Os mecanismos fisiológicos e as interações que controlam as paragens de crescimento e o abrolhamento dos gomos na maior parte das espécies não são totalmente compreendidos (Polgar & Primack, 2011). Consequentemente, é incorreto generalizar a endodormência dos gomos a todas as plantas com repouso vegetativo porque, em muitas delas, a paragem do crescimento na estação desfavorável tem causas estritamente ecológicas (ecodormência).

Por outro lado, desconhece-se o exato papel desempenhado pelos mecanismos de endodormência nas interrupções de crescimento que ocorrem em plena estação favorável — por exemplo, nas plantas extratropicais de crescimento determinado e nas plantas de clima equatorial ou tropical húmido (Considine & Considine, 2016). A paragem de crescimento estival, não resolúvel com irrigação, de muitas gramíneas perenes mediterrânicas é claramente um tipo de endodormência (Voltaire et al., 2009). A classificação de Lang et al. (1987) é particularmente difícil de aplicar nos

trópicos. Por isso, na bibliografia dirigida aos trópicos, o termo dormência é usado de um modo impreciso ou substituído pelo termo «repouso».

## 2. Repouso e crescimento vegetativo das plantas perenes

### Estações de crescimento e de repouso vegetativo

Neste texto, distingue-se a **estação** (*season*) do **surto** (*flush*) de crescimento vegetativo, sendo o primeiro conceito o mais abrangente. As **estações de crescimento vegetativo** (*growing season*) e de **repouso vegetativo** (*resting season*) alternam no tempo. Cada estação de crescimento é composta por um ou mais **surto de crescimento**, intercalados por **períodos de repouso** (*rest*). Como se verá mais adiante, são raras as plantas perenes que não exibem um crescimento rítmico (episódico) durante a estação favorável, mesmo que esta dure o ano inteiro, como acontece nas regiões equatoriais e tropicais húmidas (v. «Crescimento contínuo e crescimento rítmico»).

Nas plantas perenes, o funcionamento dos meristemas é suspenso de forma prolongada durante a estação de repouso vegetativo, de modo a evitar danos irreparáveis nas células meristemáticas e nos tecidos jovens. Nas regiões extratropicais, a estação de repouso coincide normalmente com a estação fria; nas regiões tropicais, quando existe, corresponde à estação seca. A insolação e o fotoperíodo, conjugados ou não com a disponibilidade de água no solo e com a temperatura, são os sinais ambientais que desencadeiam a entrada em repouso. Curiosamente, algumas espécies dos trópicos húmidos podem experimentar uma ou duas estações de repouso anuais sem que estas estejam, como se verá, relacionadas com riscos ambientais evidentes.

A queda das folhas assinala de forma visual e clara o começo da estação de repouso nas espécies caducifólias. Contudo, a paragem da atividade cambial — avaliada na prática pela dificuldade em destacar a casca do lenho — é um critério fisiológico mais rigoroso para definir o início e o fim do repouso vegetativo, sendo aplicável tanto a espécies caducifólias como a perenifólias (Michelot et al., 2012).

A drástica diminuição da atividade metabólica na parte aérea, aliada à ausência de folhas e de transpiração (que implica a paragem do fluxo de massa de água na planta), faz da estação de repouso a época mais apropriada para a maioria das intervenções de poda e para a transplantação. O sucesso da transplantação invernal é alicerçado no princípio da **assincronia do crescimento radicular**. É um erro comum assumir que a estação de repouso da canópia corresponde a uma inatividade total do sistema radicular. Em muitas espécies arbóreas e arbustivas, as raízes não entram em endodormência profunda; desde que a temperatura do solo se mantenha acima do zero biológico da espécie e exista humidade adequada, as raízes finas podem

continuar a crescer durante o outono e parte do inverno (Abramoff & Finzi, 2015). Esta assincronia permite que o sistema radicular se regenere e se estabeleça no novo local antes da canópia abrolhar na primavera.

Pese embora a vitalidade radicular, a drástica diminuição da atividade metabólica, a ausência de folhas e de transpiração (e a consequente paragem do fluxo de massa da água na planta) implica que fertilizar as plantas nesta altura do ano com nutrientes de grande mobilidade no solo (como o azoto ou o boro) é uma prática agronómica francamente errada, conduzindo inevitavelmente à sua lixiviação e desperdício.

A estação de crescimento principia com a reativação dos meristemas da canópia: primeiro o câmbio e, logo a seguir, os meristemas caulinares apicais e axilares. Durante a estação de repouso, a sobrevivência da planta e esta retoma da atividade meristemática dependem inteiramente das reservas de **hidratos de carbono não estruturais** (maioritariamente amido e açúcares solúveis) acumuladas no final da estação de crescimento anterior (Martínez-Vilalta et al., 2016). Estas reservas, armazenadas no parênquima das raízes, do tronco e dos ramos primários, são mobilizadas no início da nova estação para suportar o primeiro *surto* de crescimento foliar e floral, alimentando a planta até que a nova folhagem seja capaz de fotossintetizar de forma autónoma (Dietze et al., 2014). Consequentemente, práticas culturais incorretas, como desfoliações severas não controladas ou podas drásticas no final do verão, impedem a acumulação destas reservas, resultando num abrolhamento fraco ou na morte de gomos no ano seguinte.

Os sinais ambientais decifrados pelas plantas para a retoma do crescimento são o aumento da temperatura, o alongamento do fotoperíodo/insolação e/ou o restabelecimento da disponibilidade de água no solo. Durante a estação de crescimento, os gomos recém-diferenciados que não abrolham de imediato encontram-se em paradormência ou, caso o seu abrolhamento esteja comprometido por adversidades ambientais pontuais, em ecodormência. Eventualmente, entrarão em endodormência pouco antes da chegada da nova estação desfavorável. Assim, na estação de repouso vegetativo pleno, os efeitos da endodormência ou da ecodormência dos gomos (e do câmbio) acabam por se sobrepor, à escala de toda a planta, à paradormência inicial.

Por seu turno, as plantas anuais dependem exclusivamente da semente (banco de sementes no solo) para atravessar períodos ambientalmente desfavoráveis. Estes podem coincidir com uma estação seca e quente (como nas regiões de clima mediterrânico) ou com uma estação fria (como acontece com muitas infestantes de primavera-verão) (v. «Sistema de Raunkjær»). O facto de terem um ciclo de vida anual suportado pela semente não impede, porém, que as plântulas sofram uma segunda interrupção do crescimento (por mecanismos de ecodormência ou endodormência) caso enfrentem um novo período adverso antes de completarem o seu ciclo (e.g., o pico do frio no inverno mediterrânico).

## Repouso e crescimento vegetativos nos trópicos

# Regiões equatoriais e tropicais húmidas

Nas regiões equatoriais e tropicais húmidas próximas do equador, a água no solo não é geralmente limitante e o comprimento do dia é constante todo o ano. As plantas lenhosas são perenifólias porque raramente sofrem défices significativos de água no solo (v. «Perenifolia vs. caducifolia: vantagens e desvantagens»).

Diversas espécies, por falta de sinais ambientais, produzem folhas de forma irregular ao longo do ano, com um desfasamento de árvore para árvore ou até entre ramos da mesma árvore (Hallé et al., 1978). O abrolhamento é, neste caso, determinado em grande medida por um ritmo endógeno de substituição das folhas (a queda das folhas mais velhas provoca o abrolhamento dos gomos), e não pela sazonalidade climática (Borchert et al., 2005). Há flores nas florestas equatoriais durante todo o ano, geralmente inacessíveis a dezenas de metros de altura, na canópia das árvores e lianas, onde chega a luz do sol.

Outras plantas equatoriais, porém, estão ativas e florescem periodicamente. Pesem embora as condições ótimas para um crescimento contínuo em muitas plantas, ocorrem uma, duas, e (com menos frequência) mais de duas interrupções do crescimento. A sincronização do crescimento vegetativo e da floração é induzida pela insolação, observando-se dois períodos de intenso abrolhamento das plantas: um em fevereiro e outro em julho e agosto, meses em que se regista um aumento rápido da insolação até atingir um pico no equinócio (Quadro 39; (Borchert et al., 2015; Calle et al., 2009)).

## QUADRO 39. Correlações entre latitude, fotoperíodo, insolação e crescimento vegetativo

Entende-se por **insolação** o produto entre a intensidade da radiação e o número de horas de luz.

- No Equador: o número de horas de luz é constante ao longo do ano, mas a intensidade da radiação tem dois picos equinociais, um em março e outro em setembro.
- Nas regiões tropicais não equatoriais (Hemisfério Norte): a insolação tem um mínimo em dezembro e janeiro, atingindo um patamar elevado nos meses de verão (de maio a setembro), precisamente quando mais chove. No Hemisfério Sul, a dinâmica da insolação tem um desfasamento de seis meses em relação ao Norte.
- Nas latitudes extratropicais: a insolação é máxima no solstício de verão e mínima no de inverno. Tanto nestas regiões como nas tropicais não equatoriais, a insolação está estritamente correlacionada com o comprimento do dia (fotoperíodo).

Por conseguinte, nas regiões equatoriais, muitas plantas lenhosas são sensíveis à insolação e concentram o crescimento vegetativo num ou nos dois períodos de insolação máxima. Nas regiões extratropicais, o crescimento vegetativo é regulado pelo fotoperíodo, pelo frio, pela secura edáfica, ou pela interação complexa destes fatores.

## Regiões tropicais com estação seca

Os solos tropicais são frequentemente espessos; se tiverem a toalha freática próxima da superfície, a sazonalidade da precipitação pouco efeito tem quer na queda da folha quer na definição de uma estação de repouso vegetativo porque a disponibilidade de água no solo sobrepõe-se ao efeito da secura climática. Este efeito tampão (*buffer*) é acentuado nas plantas com um sistema radicular profundante, razão pela qual, por exemplo, a mangueira mantém as folhas durante a estação seca.

Em condições tropicais de stresse hídrico pouco acentuado, a falta de água antecipa a queda das folhas velhas e, para as mesmas espécies na mesma região, antecipa o abrolhamento dos gomos em relação a locais mais húmidos e favoráveis. Nas regiões com uma estação seca prolongada, as plantas lenhosas comportam-se como caducifólias ou semicaducifólias: o stresse hídrico inibe o abrolhamento dos gomos após a queda das folhas e as plantas permanecem em repouso até que a chuva reponha a água do solo (Borchert et al., 2005).

A elevada correlação entre a temperatura e o desenvolvimento das plantas explica o sucesso da modelação matemática dos estádios fenológicos (e.g., abrolhamento e floração) nas regiões extratropicais, quer de plantas herbáceas quer de plantas lenhosas. Porém, nas regiões tropicais com grande variação da precipitação, a fenologia de muitas árvores não pode ser prevista porque depende criticamente da hidratação das células ou da queda de folhas produzidas na estação de crescimento anterior (Borchert et al., 2005). Por essa razão, numa mesma área do Cerrado brasileiro ou das savanas da Guiné, Angola e Moçambique, as mesmas espécies podem ser perenifólias em sítios húmidos e comportar-se como semicaducifólias ou caducifólias nos secos. A variação interanual da extensão dos períodos seco/húmido tem exatamente o mesmo efeito.

No entanto, à semelhança do que ocorre no trópico húmido, estudos fenológicos demonstraram que um grande número de espécies lenhosas das regiões tropicais com estação seca (de perenifólias a caducifólias) renova as folhas da canópia e emite ramos antes da chegada das chuvas, induzidas pelo aumento do comprimento do dia (e implicitamente da insolação) — no hemisfério Norte em fevereiro-março, e seis meses depois no hemisfério Sul (Borchert et al., 2015).

As épocas de floração são também, com frequência, concentradas e reguladas pela insolação/fotoperíodo, sendo anteriores ou coincidentes com o abrolhamento dos gomos foliares das espécies com gomos florais, e mais tardia, no período de declínio da insolação, nas plantas com flores em ramos do ano (v. «Posição das inflorescências nas plantas lenhosas»). Assim se explica que, nas regiões tropicais de estação seca, seja frequente observar-se plantas despidas de folhas a florir exuberantemente, antes da chegada das chuvas; e.g., ipês (*Tabebuia*, Bignoniaceae) no Cerrado do Brasil e *Bombax costatum* (Malvaceae, Bombacoideae) no NO de África (Figura 219).

Mas como conseguem as espécies lenhosas caducifólias tropicais florir e produzir uma nova folhagem no pico da estação seca, antes da chegada das primeiras chuvas? A expansão celular exige turgidez ... num cenário de *secura edáfica* extrema. A resposta a este aparente paradoxo está na arquitetura hidráulica destas plantas. Muitas destas espécies possuem madeira de baixa densidade, rica em parênquima aquífero (e.g., embondeiros, *Adansonia* spp., Malvaceae, Bombacoideae). Durante a estação húmida, o tronco e as raízes grossas atuam como gigantescos reservatórios. Após a queda das folhas, a transpiração cessa quase por completo, permitindo uma lenta redistribuição e reidratação dos tecidos distais através da água armazenada no próprio tronco. É este fornecimento interno de água que viabiliza o abrolhamento foliar e a floração induzidos pelo fotoperíodo, independentemente do estado hídrico do solo (Borchert, 1994).

Nas plantas de fenologia controlada pela insolação/comprimento do dia estão envolvidos fenómenos de endodormência, enquanto a ecodormência dos gomos rege as plantas que respondem ao teor de água disponível no solo (Borchert & Rivera, 2001). Como seria expectável, as plantas que respondem ao comprimento do dia, ao contrário das plantas que respondem ao teor

de água no solo, mostram variações mínimas interanuais das datas de abrolhamento.

# Repouso e crescimento vegetativos nas regiões extratropicais

Como referido anteriormente, nas regiões tropicais com estação seca desenha-se já uma sazonalidade de crescimento que se propaga e acentua nas latitudes mais elevadas das regiões extratropicais. Sob clima mediterrânico, ocorrem duas estações de crescimento ao longo do ano — uma vigorosa na primavera e outra no outono (esta geralmente mais curta ou mesmo inexistente) —, correspondentes aos períodos em que coincidem temperaturas favoráveis com a presença de água no solo. Com algumas exceções, durante a interrupção invernal do crescimento as plantas estão **endodormentes**; na interrupção estival estão **ecodormentes** (devido ao stresse hídrico e térmico). Curiosamente, algumas áreas tropicais com estação seca (e.g., o Leste de África) exibem, de igual modo, duas estações de crescimento que intercalam as respetivas épocas de chuva.

Nas regiões extratropicais, é o comprimento do dia — frequentemente complementado pela descida da temperatura (frio) — que sincroniza a redução e a interrupção do crescimento de toda a atividade meristemática. Este sinal ambiental desencadeia a diferenciação dos gomos, a aquisição de resistência ao frio, a senescência e abscisão das folhas (nas espécies caducifólias) e a entrada em dormência profunda na maior parte das espécies lenhosas (Rohde & Bhalerao, 2007; Vitasse et al., 2014).

Nas espécies com preformação de caules (crescimento determinado), a interrupção do crescimento e a diferenciação dos catafilos estão pré-programadas geneticamente, sendo largamente independentes das flutuações ambientais no final da estação de crescimento. No entanto, fruteiras como a macieira, a pereira e outras rosáceas constituem exceções a esta regra: a sequência de eventos que as conduz ao repouso vegetativo é induzida estritamente por temperaturas baixas (< 12 °C), independentemente do comprimento do dia (Heide & Prestrud, 2005). Num outro extremo fisiológico, existem plantas que nunca chegam a entrar em endodormência profunda; simplesmente cessam o crescimento porque a temperatura ambiente se torna demasiado baixa para sustentar a divisão celular (e.g., *Spiraea*, Rosaceae), encontrando-se apenas num estado de quiescência (Howard, 1911).

As exigências fisiológicas destas espécies lenhosas de clima temperado (e.g., macieira, pereira, pessegueiro e videira) criam dinâmicas singulares quando são cultivadas em condições tropicais. Sem os sinais ambientais de outono/inverno, os gomos destas plantas entram apenas em paradormência. Para forçar o abrolhamento e iniciar um novo ciclo, as plantas têm de ser ativamente desfolhadas (prática frequentemente aliada à poda) logo após a colheita. Com um maneio técnico rigoroso, é mesmo possível obter duas colheitas por ano, embora este ritmo intensivo comprometa severamente a longevidade das plantas. Caso não sejam alvo desta desfoliação artificial, os gomos acabarão por transitar para a endodormência; no entanto, dada a total ausência de frio invernal nos trópicos para a quebra desse estado, as plantas ficam bloqueadas e acabam por morrer.

Ao longo da evolução, as plantas desenvolveram estes mecanismos intrincados para sincronizar anualmente o abrolhamento e o crescimento das folhas com a estação favorável. O objetivo é duplo: maximizar a captura de recursos (como a luz primaveril) e, simultaneamente, minimizar os severos custos de *fitness* que resultariam de um falhanço nessa sincronização (e.g., morte dos tecidos jovens por geadas tardias ou falta de água no solo). No entanto, é importante reter que estes mecanismos endógenos não as protegem da imprevisibilidade dos extremos meteorológicos.

A modelação matemática da fenologia demonstra que, fora dos trópicos, a quebra da dormência, o abrolhamento e as datas de floração são ditados por um modelo térmico de duas etapas sequenciais: a quebra da endodormência (acumulação de frio) e a quebra da ecodormência (acumulação de calor). A integração do aumento do comprimento do dia incrementa ainda mais a precisão destes modelos de previsão nas fruteiras lenhosas temperadas (Blümel & Chmielewski, 2012).

Numa primeira etapa, as plantas precisam de acumular um número mínimo de "horas de frio" — um valor variável entre espécies e cultivares, portanto, controlado geneticamente — para superar o bloqueio fisiológico inato, evitar a abscisão dos gomos e sincronizar a floração. Por exemplo, as **necessidades em frio** (*chilling requirement*) de algumas cultivares de macieira podem atingir as 2000 horas. O frio é fisiologicamente mais eficiente no intervalo entre os 2,5 °C e os 9,1 °C; temperaturas inferiores a 0 °C não contabilizam para este processo e temperaturas anormalmente altas durante o inverno podem até anular o frio acumulado e intensificar a endodormência (Shaltout & Unrath, 1983).

A falta de frio invernal resulta num abrolhamento errático, incremento da dominância apical, inviabilidade do pólen e perdas drásticas na produção e qualidade dos frutos. Para mitigar esta falta de frio, a arboricultura recorre frequentemente à aplicação de promotores químicos de abrolhamento (como a cianamida hidrogenada ou extratos de alho) no final do repouso vegetativo. Estes produtos provocam um stresse oxidativo transitório nos gomos que simula o efeito metabólico do frio, induzindo uma retoma sincronizada da divisão celular (Botelho & Müller, 2007; Sudawan et al., 2016).

Satisfeitas as necessidades em frio, e com o progressivo alongamento dos dias, os gomos transitam para um estado de ecodormência (ficam quiescentes à espera de bom tempo). A partir deste momento, o abrolhamento passa a depender estritamente da acumulação de calor. Estas necessidades em calor (*heat requirement*) ditam a data exata da floração e do aparecimento das folhas.

Genericamente, as lenhosas extratropicais atrasam o abrolhamento e a floração com outonos quentes (as necessidades em frio são satisfeitas tardiamente) e finais de inverno/primaveras frios (as necessidades em calor são satisfeitas tardiamente). O inverso ocorre com outonos frios e finais de inverno/primaveras quentes. As necessidades em frio e em calor para o abrolhamento estão positivamente correlacionadas, embora a primeira tenha um impacto maior nas datas finais de floração (Sánchez-Pérez et al., 2012). Por exemplo, na Bacia Mediterrânica, as amendoeiras transitam da endodormência para ecodormência em dezembro (Alonso et al., 2005); por conseguinte, um dezembro frio seguido de um janeiro quente antecipa imenso a data da floração, aumentando drasticamente o risco de perda de colheita por geadas tardias; o inverso acontece se

dezembro for quente e janeiro frio.

Sabe-se que a temperatura deixa de ser o principal determinante nas datas de abrolhamento dos gomos da flora indígena quando a média das temperaturas mínimas de janeiro de uma dada região ultrapassa, *grosso modo*, os 7-8 °C. Nessas zonas mais quentes e de mais baixa latitude, o abrolhamento passa a ser controlado pelo fotoperíodo e insolação (Borchert et al., 2005).

O atual cenário de alterações climáticas introduziu um novo e severo desafio ecofisiológico e agronómico: o desfasamento fenológico (*phenological mismatch*). Como o aquecimento global eleva significativamente as temperaturas de final de inverno e início de primavera, mas não tem qualquer efeito no fotoperíodo, os modelos térmicos intrínsecos das plantas desequilibram-se. Muitas espécies lenhosas satisfazem as suas necessidades em calor muito mais cedo do que num passado recente, sendo enganadas por "falsas primaveras" que induzem um abrolhamento precoce e desprotegido. O impacto agronómico surge quando as estruturas recém-abrolhadas (rebentos e flores) são atingidas por eventos de geada tardia, resultando em quebras de produção catastróficas (Zohner et al., 2020). A nível ecológico, este abrolhamento induzido pelo calor precoce cria uma descoordenação temporal (*mismatch*) fatal entre a época de floração das plantas e o pico de atividade sazonal dos seus insetos polinizadores, podendo comprometer o sucesso reprodutivo de ecossistemas inteiros (Renner & Zohner, 2018).

Como referido anteriormente (v. «Estações de crescimento»), o sistema radicular tem um repouso vegetativo muito mais curto do que a parte aérea: as raízes param de crescer mais tarde no outono e arrancam mais cedo no final do inverno. O fenómeno do "**choro da videira**" é a prova visual deste desfasamento. Quando as videiras são podadas no final do inverno, pingam seiva abundante pelas feridas (Figura 220); embora os gomos caulinares estejam imobilizados em ecodormência, o sistema radicular já se encontra perfeitamente ativo, bombeando água e nutrientes do solo em direção à canópia, escapando-se, em parte, pelas zonas de corte.

Em média, as angiospérmicas abrolham mais cedo do que as gimnospérmicas, as espécies caducifólias mais cedo do que as perenifólias, os arbustos antes das árvores, e as angiospérmicas de porosidade difusa arrancam antes das de porosidade em anel e as de pequenos vasos antes das de vasos de maior diâmetro (Panchen et al., 2014).

Nas espécies extratropicais de fruto, o abrolhamento dos gomos florais precede frequentemente o dos gomos foliares. A amendoeira, o damasqueiro e o pessegueiro, por exemplo, florescem exuberantemente nos ramos despídos, muito antes da expansão das folhas. Na macieira, oliveira e citrinos, o abrolhamento dos gomos foliares e florais é mais ou menos simultâneo.

Com o inchar e a abertura dos gomos — o **abrolhamento** —, inicia-se a atividade dos meristemas axilares e apicais, a qual geralmente não é sincrónica com os restantes meristemas da planta (e.g., o câmbio arranca mais cedo). O alongamento do esboço do 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 para monitorizar o crescimento dos ramos do ano (Figura 222-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 o número de anos — e determinar a idade de plantas jovens.

À medida que os caules do ano se alongam durante a primavera e o verão, vão deixando para trás novos gomos axilares num estado de **paradormência** (inibidos pela dominância apical). A eliminação do ápice caulinar força o abrolhamento imediato destes gomos laterais. É com base neste princípio que se "despontam" plantas ornamentais (e.g., crisântemos e perpétuas) para obter um porte mais ramificado e atrativo. Contudo, esta prática vai perdendo eficácia à medida que a estação avança, pois os gomos começam gradualmente a transitar para a endodormência de outono. É pela mesma razão fisiológica que, na fruticultura, os gomos enxertados em junho abrolham imediatamente ("enxertia de gomo pronto"), enquanto os gomos enxertados a partir de meados de agosto soldam, mas já não abrolham nesse ano ("enxertia de gomo dormente").

## Crescimento contínuo e crescimento rítmico

Como referido anteriormente, as regiões equatoriais reúnem as condições ambientais necessárias para que as plantas lenhosas cresçam continuamente (**crescimento contínuo**, e.g., o coqueiro) ou alternem períodos de crescimento rápido com períodos de crescimento lento (e.g., a noz-moscada, *Myristica fragrans*, Myristicaceae). Na maioria das vezes, porém, o **crescimento é rítmico**, caracterizando-se por: (i) interrupções cíclicas do crescimento à escala do ramo ou de toda a planta sem uma sincronização ambiental evidente, ou (ii) uma, duas, ou eventualmente mais interrupções controladas pela insolação (Borchert et al., 2015; Calle et al., 2009; Hallé et al., 1978).

Aprofundando ligeiramente a fisiologia subjacente a este fenómeno, a intermitência do crescimento e da floração sem sincronização ambiental (em territórios equatoriais e não só) poderá, em muitos casos, estar relacionada com desequilíbrios cíclicos da relação raiz/canópia. Uma expansão muito rápida da canópia após a retoma do crescimento, não acompanhada por um crescimento proporcional do sistema radicular, gera um défice que impõe paragens cíclicas endógenas no alongamento dos caules (Verheij, 2006). De igual modo, o forte efeito de dreno (*sink* — consumo massivo de fotoassimilados) exercido pela flor durante a ântese ou pelo fruto em fases avançadas da frutificação pode gerar este crescimento rítmico vegetativo. Ambas as situações recaem no conceito de paradormência (v. «Quiescência e dormência das gemas»). Um caso distinto — e de endodormência — ocorre com o cacaueteiro (*Theobroma cacao*), que emite lançamentos de cerca de 10 folhas a cada 40 dias, alternando surtos de crescimento e de dormência de forma estritamente regulada por um relógio endógeno (Niemenak et al., 2010).

Sobretudo nas regiões extratropicais, muitas espécies apresentam um único surto anual de crescimento (*growth flush*, *leaf flush*), como sucede nas lenhosas com caules estritamente preformados (v. «Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação»). No entanto, são igualmente frequentes as plantas que exibem interrupções do alongamento caulinar seguidas de retomas, ou seja, plantas com mais do que um surto de crescimento (e caules com mais do que uma unidade de extensão) numa única estação favorável.

Por exemplo, o abacateiro tem geralmente dois surtos de crescimento anuais, sincronizados pela temperatura e pela secura do solo, produzindo flores apenas no primeiro (Whiley et al., 1998). Nas zonas extratropicais, os citrinos evidenciam até três surtos de crescimento por ano (produzindo flores no primeiro), ao passo que, em condições tropicais, o número de surtos de crescimento vegetativo é altamente variável e acompanhado por vários ciclos de floração (Ribeiro et al., 2006).

Em regime de sequeiro ou quando irregularmente regadas, muitas árvores interrompem o crescimento assim que a água escasseia no solo, retomando-o após chuvadas intensas ou rega (entrando os gomos temporariamente em ecodormência). Na amendoeira, por exemplo, o alongamento dos caules reativa-se cerca de duas semanas após a reposição da água no solo, sendo comuns 2 a 4 surtos de atividade dos meristemas apicais caulinares numa única estação de crescimento, sobretudo quando a variedade está enxertada em porta-enxertos muito vigorosos (e.g., GF-677). Por outro lado, temperaturas excessivamente elevadas (> 35 °C) forçam uma interrupção do crescimento e a formação de catafilos em volta dos meristemas apicais em muitas plantas lenhosas extratropicais (Gil-Albert, 1995).

A própria fenologia reprodutiva interfere nestes ciclos: a taxa de crescimento dos pâmpanos da videira-europeia tem dois picos (um na primavera e outro no final do verão), sofrendo uma interrupção por paradormência em pleno verão, imposta por causas fisiológicas exteriores às gemas durante a fase do *pintor* (início da mudança de cor e maturação dos bagos) (Palliotti et al., 2010). A interrupção do crescimento pode ainda ter uma outra causa morfológica comum: a transição para a neoformação de um ramo imediatamente após o término da expansão da sua porção preformada invernal; e.g., nos géneros *Quercus* (carvalhos) e *Castanea* (castanheiros) (Figura 221).

A ritmicidade do crescimento ao longo da estação favorável possui, portanto, um controlo endógeno determinado pela genética, que é frequentemente modulado por fatores ambientais oscilantes (temperatura, secura edáfica e fotoperíodo). A interrupção do crescimento faz-se geralmente através do abortamento do ápice ou da entrada dos meristemas em vários tipos de dormência, envolvendo mecanismos fisiológicos intrincados e, em muitos casos, ainda mal compreendidos.

Embora os conceitos de crescimento contínuo e rítmico se refiram originalmente ao controlo endógeno do desenvolvimento (Hallé & Martin, 1968), a sua separação do efeito do ambiente em climas sazonais revela-se uma tarefa árdua. Exige medições periódicas, morosas e dispendiosas do crescimento dos caules e da expansão foliar em condições controladas, constantes e favoráveis, algo muito difícil de simular e manter em árvores adultas (Barthelemy & Caraglio, 2007). Por conseguinte, os resultados experimentais são frequentemente difíceis de generalizar, pois a ritmicidade varia drasticamente não só de espécie para espécie, mas também a nível intraespecífico (entre cultivares ou ecótipos).

## 3. Alongamento rameal

O crescimento dos caules nas 'dicotiledóneas' com corpo secundário tem duas componentes, o alongamento e o espessamento (engrossamento), respetivamente conduzidos pelos meristemas apicais e pelo câmbio vascular. Nas raras monocotiledóneas com crescimento secundário, o câmbio é substituído por um meristema de espessamento secundário (v. «Espessamento do caule nas monocotiledóneas»). A ramificação é governada por meristemas axilares ou, eventualmente, adventícios. Uma vez ativados, os meristemas axilares convertem-se em meristemas apicais.

## Noções de unidade de extensão e de vigor

Entende-se por **unidade de extensão** (= unidade de crescimento; *unit of extension*) uma porção de caule alongada de forma ininterrupta (Barthélémy & Caraglio, 2007). Nos extremos distal e proximal destas unidades de extensão observam-se cicatrizes (superficiais) de catafilos, um ou mais entrenós curtos com folhas um pouco mais pequenas e espessas, e variações na textura da casca no caso das plantas lenhosas (Figura 221).

Nas plantas lenhosas debilitadas, abroham poucos gomos e os lançamentos são débeis; nas plantas vigorosas sucede o contrário. O número de meristemas ativados durante a estação de crescimento e o comprimento dos lançamentos resultantes são indicadores do **vigor** de uma planta. A videira ilustra de forma prática este conceito: nas regiões favoráveis ao seu crescimento, as cepas são vigorosas e deixam-se mais gomos na poda, predominando os sistemas de poda longa (poda à vara, ou vara e talão); pelo contrário, nas regiões secas com solos inférteis, as cepas são mais pequenas, os crescimentos anuais são reduzidos e deixam-se menos gomos, predominando a poda a talão (poda curta).

O conceito de vigor é eminentemente agronómico. Aplica-se essencialmente ao crescimento vegetativo — desde a escala do povoamento e da árvore até ao raminho do ano —, sendo menos utilizado para descrever flores e frutos. Tem por referência plantas cultivadas em condições sanitárias e edafoclimáticas ideais, ótimas para a produção comercial de uma dada espécie ou cultivar num determinado contexto geográfico (otimização que, sublinhe-se, nem sempre coincide com a produtividade medida em biomassa total). 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 cientificamente; na prática diária, o conceito de vigor acaba por ser aplicado de forma muito imprecisa e subjetiva.

# O início do alongamento rameal

A fase de plântula nas plantas recém-germinadas, bem como o abrolhamento e os primeiros crescimentos nas plantas perenes, são estádios fenológicos de alto risco. O caule e as folhas recém-expandidos são estruturas muito frágeis — quebram-se ou esmagam-se com facilidade e necrosam rapidamente sob condições ambientais extremas. Por outro lado, a sua suscetibilidade a pragas e doenças é potencialmente elevada, dado que a cutícula é ainda muito delgada e a acumulação de metabolitos secundários de defesa é incipiente.

Frequentemente, a rebentação é protegida durante algum tempo por tricomas (pelos), resinas ou mucilagens que, entre outras funções, detêm insetos herbívoros e dificultam a aderência e a germinação de esporos de fungos fitopatogénicos (Figura 42-A). Os **coléteres**, por exemplo, são um tipo particular de glândulas especializadas na secreção de substâncias protetoras de meristemas e órgãos aéreos jovens (Fahn, 1988).

Adicionalmente, o limbo das folhas jovens apresenta um elevado albedo e, por meio da torção do pecíolo, evita a exposição direta à radiação solar, reduzindo, assim, as perdas de água por transpiração. A formação das conexões vasculares, dos tecidos mecânicos de resistência (colênquima e esclerênquima) e do aparelho fotossintético ainda não está concluída nos caules e nas folhas recém-expandidos. Por vezes, o crescimento dos rebentos é tão rápido e desprovido de tecidos de suporte que a extremidade fica pendente. Este fenómeno é particularmente comum no sub-bosque das florestas equatoriais; tem a vantagem ecológica de facilitar a secagem rápida das folhas após as chuvas torrenciais e de reduzir a exposição de tecidos imaturos e muito sensíveis à luz intensa.

Em estreita ligação com a fragilidade física inicial dos tecidos recentemente expandidos, observa-se frequentemente que as folhas jovens (particularmente no sub-bosque tropical, mas também em muitas rosáceas temperadas, como a pereira ou a roseira) não são verdes, mas antes intensamente avermelhadas ou translúcidas. Este fenómeno, conhecido como **atraso no esverdeamento** (*delayed greening*), resulta da acumulação massiva de antocianinas nos vacúolos e de um atraso deliberado na síntese de clorofila funcional. Como as folhas ainda são muito frágeis e altamente expostas à herbivoria, as plantas atrasam a produção de clorofila para evitar a perda precoce de uma molécula que exige um forte investimento de energia e nutrientes. Foi também sugerido que esta coloração atua como um sinal visual honesto de baixo valor nutritivo para os insetos fitófagos, ou mesmo como uma estratégia de defesa indireta, ao comprometer a camuflagem dos próprios herbívoros (tornando os insetos verdes muito mais visíveis aos seus predadores sobre um fundo vermelho) (Lev-Yadun, 2016). Adicionalmente, supõe-se que as antocianinas atuem como um «protetor solar» endógeno, dissipando o excesso de radiação UV e evitando a fotoinibição em tecidos cujo aparelho fotossintético ainda não consegue processar a luz de forma eficiente (Dominy et al., 2002).

## Alongamentos monopodial e simpodial

Consoante o comportamento do meristema apical de um eixo caulinar, reconhecem-se dois sistemas de alongamento rameal: o monopodial e o simpodial (Figura 222).

Nos ramos de **alongamento monopodial** (*monopodial growth*), isto é, 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 cessa a sua atividade. Este término pode ocorrer por diferenciação (e.g., numa flor, numa gavinha ou num espinho) ou por aborto (abscisão apical) (Figura 215-A,B). Quando ocorre aborto, comum em lenhosas de folha caduca como o castanheiro (*Castanea sativa*), o gomo axilar subjacente assume a direção do eixo, sendo designado por **gomo (gema) pseudoterminal**. A presença de uma cicatriz do meristema extinto junto a este gomo é a marca morfológica exata que distingue este simpódio no campo. O alongamento dos ramos prossegue, de forma contínua ou rítmica, a partir destes meristemas axilares (Bell, 2008).

Um **simpódio** é constituído pela justaposição de **caulómeros (unidades simpodiais)**. Fisiologicamente, este tipo de crescimento confere frequentemente ao eixo caulinar um aspeto em ziguezague característico. A nível anatómico, verifica-se uma interrupção na medula no ponto de encontro de duas unidades de extensão (Figura 74).

Nas gimnospérmicas atuais prevalece o alongamento monopodial (embora alguns representantes do género *Gnetum* sejam simpodiais). Nas angiospérmicas, o alongamento simpodial predomina e é considerado evolutivamente anterior ao alongamento monopodial (Carlquist, 2009). O azevinho (*Ilex aquifolium*, Aquifoliaceae) e a cerejeira são exemplos de angiospérmicas de alongamento monopodial. Por sua vez, o alongamento simpodial é fácil de reconhecer na videira-europeia, na aveleira, no damasqueiro, no castanheiro-da-índia e em numerosas plantas anuais, como os ranúnculos (*Ranunculus*, Ranunculaceae) e o tomateiro. Quando o gomo apical se encontra condensado na extremidade distal do ramo com um grande número de gomos axilares próximos, como acontece nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae), a distinção morfológica entre monopódios e simpódios torna-se difícil. A ontogenia pode alterar o tipo de crescimento: as macieiras jovens são monopodiais, enquanto as adultas se tornam simpodiais (Costes et al., 2014). Mais adiante, mostra-se que os ramos de alongamento monopodial e simpodial frequentemente desempenham funções distintas.

Na videira-europeia, quase todos os nós dispõem de uma folha e de uma gavinha, ou de uma folha e de um cacho; por conseguinte, o fitómero «nó + entrenó» constitui, geralmente, um caulómero. Na videira e em diversas outras espécies, o alongamento simpodial posiciona as inflorescências no lado oposto ao de uma folha (Figura 223).

Nas cultivares de tomateiro de crescimento indeterminado («tipo selvagem»), as mais comuns, o meristema apical de origem embrionária produz 8 a 12 folhas antes de se transformar numa inflorescência. Na axila da folha oposta a essa inflorescência, surge uma ramificação que produz 1 a 3 folhas (geralmente 3) e termina igualmente numa inflorescência. A planta continua a alongar-se, repetindo caulómeros compostos por 1 a 3 nós vegetativos e por uma inflorescência. Este modelo arquitetónico repete-se nas ramificações que emergem a partir dos meristemas axilares das folhas, inseridos nos nós vegetativos (Lifschitz et al., 2014). Noutro exemplo, as leguminosas

simpodiais e monopodiais apresentam, respetivamente, inflorescências terminais ou axilares (v. «Posição das inflorescências nos caules»).

Estes sistemas de alongamento (monopodial e simpodial) ocorrem igualmente nos rizomas e nas inflorescências. Assim, existem rizomas monopodiais e simpodiais (Figura 96). As inflorescências monopodiais designam-se por indeterminadas (ou indefinidas), e as simpodiais, por determinadas (ou definidas) (v. «Tipos de inflorescência»).

Nas plantas lenhosas extratropicais, os macroblastos monopodiais são, geralmente, indeterminados; os caulómeros dos macroblastos simpodiais podem ser determinados (preformados) ou não (v. «Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação»). A complicar ainda mais o panorama, nos caules simpodiais, as unidades de extensão podem coincidir ou não com os caulómeros. Por exemplo, uma única unidade de extensão na videira-europeia e no tomateiro abrange muitos caulómeros. Em contraste, nos simpódios de macieiras (com algumas exceções) e de castanheiros-da-índia adultos, todo o crescimento de um ramo durante uma estação de crescimento vegetativo corresponde a um único caulómero (Figura 222-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. 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, frequentemente indeterminados, de entrenós longos; e.g., sarmento, turião e ramos vegetativos da maioria das árvores e arbustos. O alongamento dos caules das palmeiras-rattan (palmeiras trepadeiras tropicais da subfamília Calamoideae) atinge 6 m/ano, com apenas 3-4 entrenós, cada um com mais de 2 m (Henderson 2002). Os **braquiblastos**, pelo contrário, são determinados (preformados), 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 (Figuras 224 e 225-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 são evolutivamente reversíveis. Os escapos e os estolhos têm entrenós desmesuradamente longos (Figuras 95-A e 97-A). Em contrapartida, rosetas de folhas, os bolbos e a flor — a maior das inovações evolutivas das angiospérmicas — implicaram o encurtamento dos entrenós. As gimnospérmicas pináceas dos géneros *Cedrus* (cedros), *Larix* (larícios) e *Pinus* (pinheiros) (Figura 327-D), e algumas angiospérmicas (e.g., *Terminalia catappa*, Combretaceae; Figura 260-G), produzem todas ou a maioria das folhas em braquiblastos. Nos choupos (*Populus*, Salicaceae), nos freixos (*Fraxinus*, Oleaceae), nos bordos (*Acer*, Sapindaceae) e em muitas árvores com frutos de interesse económico — e.g., nogueira-europeia, cerejeira, macieira, pereira e sorveira (*Sorbus*, Rosaceae) — 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** (*dards*, Figura 224), termo de uso corrente em arboricultura (v. «Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). A rugosidade resulta das cicatrizes decorrentes 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; por isso, têm mais tempo e recursos para diferenciarem flores.

Os esporões podem ser **retos** (e.g., prunoídeas) ou **tortuosos** (e.g., maloídeas) 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), após a floração, um ou mais entrenós do pequeno caule (braquiblasto florífero) que suporta a inflorescência e o eixo da inflorescência engrossam, formando uma bolsa (Figura 225-B).

Acabei de referir que os esporões das prunoídeas têm apenas 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 por um número variável de anos. Na cerejeira chegam a formar-se esporões com mais de 1 m de comprimento.

O alongamento e ramificação dos esporões das pomoídeas são mais complexos (Figura 225-A,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 folha (eventualmente, duas ou três folhas), um ramo siléptico (**lançamento da bolsa**, *bourse shoot*) que garante a continuidade do esporão. O comprimento dos lançamentos da bolsa 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, a um macroblasto, muitas vezes com um gomo misto na extremidade, diferenciando-se, então, uma verdasca coroada (v. «Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). Na parte distal do braquiblasto florífero gera-se, no final da estação de crescimento, como referi, uma bolsa (Figura 225-B).

## 4. Ramificação do caule

### Tipos de ramificação

Nas angiospérmicas, todos os nomofilos axilam um ou mais meristemas; em contrapartida, nas gimnospérmicas, a presença de meristemas axilares não é constante. A **ramificação lateral** (= **ramificação axilar**; *axillary branching*), que é o tipo de ramificação mais frequente entre as plantas com semente, depende diretamente destes meristemas. Na maioria dos 'pteridófitos', os meristemas inserem-se obliquamente abaixo da inserção das folhas, pelo que, neste grupo, é pouco apropriado utilizar os conceitos de «meristema axilar» ou de «ramificação axilar».

Os licopodiófitos (*Lycopodiidae*) e os ofioglossófitos (*Ophioglossidae*), 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, a divisão dicotômica também se observa em cicas (*Cycadaceae*), uma família de gimnospérmicas, e em palmeiras (*Arecaceae*) e pandanos (*Pandanus*, *Pandanaceae*), dois grupos de angiospérmicas monocotiledóneas.

Nas árvores angiospérmicas, ocorre outro tipo de ramificação quando dois ramos, provenientes de duas gemas apicais ou de uma gema apical e outra subapical, se tornam codominantes. A **ramificação em ramos codominantes** (= **bifurcações**; *codominant branching*), quando apresenta ângulos de inserção apertados tende a formar inclusões de casca e é mecanicamente pouco resistente; com ângulos abertos, favorece a formação de copas amplas em vaso (v. « Direção, orientação e ângulo de inserção»; Figura 234-B).

As árvores jovens em povoamentos densos investem prioritariamente na ocupação do espaço vertical, formando um eixo ereto de alongamento rápido, do qual irradiam ramificações laterais subordinadas. Atingida a maturidade, a ramificação em ramos codominantes ganha importância estrutural na definição da copa definitiva. Note-se que as árvores domesticadas (selecionadas ou conduzidas pelo Homem) tendem a realizar esta transição fenológica mais cedo.

### Anatomia e mecânica da ramificação caulinar

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 (v. «Estrutura primária do caule»); a transferência da seiva xilémica dos vasos lenhosos dos eixos

para os vasos lenhosos das ramificações faz-se por meio de perfurações. Em contraste, nos caules com crescimento secundário, os vasos lenhosos de origem cambial dos eixos e das ramificações contactam lateralmente, e a seiva movimenta-se entre eles através das pontuações das paredes laterais. Comparativamente, o movimento da seiva xilémica enfrenta maiores resistências nas ramificações dos caules com crescimento secundário do que nas ramificações dos caules primários.

O crescimento e a conseqüente acumulação de massa na canópis suscitam, nas plantas lenhosas, fortes tensões na proximidade do ponto de inserção dos ramos mais próximos da horizontal (ramos patentes e ereto-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 acelera a divisão celular do câmbio vascular, induzindo uma sobreprodução de xilema na zona de inserção. Este excesso de xilema é designado como **lenho de reação** (*reaction wood*; Figura 226). Nas angiospérmicas, o lenho de reação acumula-se tendencialmente na parte superior dos ramos, designando-se por **lenho de tração** (*tension wood*); nas gimnospérmicas, acumula-se na parte inferior, recebendo o nome de **lenho de compressão** (*compression wood*) (Evert et al., 2006). O lenho de reação também se forma, obedecendo às mesmas regras biomecânicas, nos troncos inclinados (Figura 84). Esta adaptação diminui a qualidade tecnológica das madeiras, sendo perceptível através da observação macroscópica dos ramos, particularmente em árvores de casca lisa.

O câmbio é constituído por uma delgada e contínua camada de células meristemáticas que reveste os eixos e as respectivas ramificações, situando-se 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, progredindo em direção ao colo. Por outro lado, o crescimento cambial dos eixos avança sempre ligeiramente sobre as ramificações, uma vez que o engrossamento é mais intenso nos eixos principais. Inevitavelmente, diferenciam-se pequenas **dobras do câmbio** na axila das ramificações (Shigo, 1991). Por razões mecânicas, estas dobras engelham nas ramificações mais velhas, acompanhando o enrugamento da casca.

O crescimento secundário e a flexão dos ramos provocada pela ação do vento forçam a colisão das cascas dos eixos e das ramificações, resultando na diferenciação de uma **zona de enrugamento** (= **ruga da casca**, *branch bark ridge*) na axila da ramificação (Figura 227) (Shigo, 1991). Sobretudo a meia copa, a casca pode romper-se nesta zona e expor o câmbio, criando 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 e mecânica para invadir os tecidos vivos dos seus hospedeiros (Rigling & Prospero, 2018).

A casca enruga-se e, com ela, o câmbio vascular. A diferenciação desordenada de lenho pelas dobras do câmbio, aliada à formação de lenho de reação e ao enrugamento da casca, traduz-se exteriormente num inchaço visível a olho nu designado por colo do ramo ou colar (*branch collar*; Figura 227-A) (Shigo, 1991). A identificação do colo do ramo é da maior importância para executar corretamente a poda de grandes ramos. As desramações efetuadas imediatamente acima do colo do ramo saram mais rapidamente do que os cortes rentes ao eixo; por outro lado, se o corte for muito afastado do colo, corre-se o risco da formação de um cone de dessecação e de um nó solto

(Figuras 227-B e 229).

As plantas lenhosas tendem a acumular gemas dormentes e adventícias no colo dos ramos. Se uma ramificação é podada ou acidentalmente eliminada acima desta zona, diferenciam-se frequentemente novos rebentos a partir destas gemas, ou de gemas produzidas *de novo* em consequência do trauma (Figura 228). O mesmo fenómeno ocorre no colo do tronco em árvores decapitadas. Estas gemas desempenham um importante papel na reparação e renovação da copa das plantas lenhosas. Em arboricultura, são aproveitadas para renovar as unidades de frutificação (sistemas de ramos geridos como um todo) em alguns sistemas de poda de fruteiras (Grisvard, 1994). Em contrapartida, se o colo é eliminado numa desrama mal executada (corte raso), a formação de ramos adventícios é dificultada ou impedida, e a compartimentalização das feridas é seriamente comprometida.

A estabilidade da conexão eixo-ramificação depende de três componentes anatómicas. Em primeiro lugar, ao remover a casca na axila das ramificações, constata-se que os lenhos do eixo e das ramificações são tortuosos e interpenetram-se, cravando-se um no outro. Isto deve-se às já referidas dobras do câmbio e à orientação muito irregular das iniciais cambiais no ponto de encontro dos tecidos (Slater et al., 2014). A segunda componente foi descrita pelo biólogo norte-americano Alex L. Shigo: com o tempo, a base da ramificação fica embebida no interior do eixo (Shigo, 1985). A inclusão das ramificações forma uma espécie de cunha cónica no interior do eixo principal, em redor da qual se fixam os anéis de crescimento (Figura 231). Nas ramificações de ramos codominantes não se diferenciam a cunha nem o colar, o que tem efeitos profundamente nefastos na estabilidade mecânica das uniões (Gilman, 2003). Finalmente, a terceira componente reside no facto de, na axila das ramificações, abundarem fibras xilémicas e os elementos de vaso serem mais estreitos e curtos — duas características anatómicas que aumentam a densidade e a resistência da madeira à tração.

O aumento da resistência mecânica nas ramificações tem um efeito adverso na eficiência do transporte xilémico. A evolução destas conexões foi fortemente condicionada por um *trade-off* entre a resistência mecânica e a condutividade hidráulica, resultando em soluções anatómicas subótimas para ambas as funções isoladamente.

À medida que os caules engrossam, incorporam no seu lenho a base dos caules de ordem imediatamente superior, independentemente de estarem vivos ou mortos. Estas inclusões surgem na madeira serrada sob a forma de **nós**. Globalmente, quanto maior o número de nós, menos resistente e mais difícil de trabalhar se torna uma peça de madeira. A inclusão de ramos vivos dá origem a **nós firmes**, em que o xilema da ramificação está firmemente entrelaçado com o xilema do eixo, não se destacando na prancha serrada (Figura 229-A). Por sua vez, os ramos mortos formam um **cone de dessecação** de tecido necrosado que penetra eixo adentro, originando um **nó solto** que frequentemente cai da madeira processada (Figura 229-B) (Fabião, 2007).

Algumas árvores executam uma desrama natural eficiente (e.g., pinheiros em povoamentos com densidade suficientemente elevada), enquanto outras não a realizam com facilidade (e.g., ciprestes do género *Cupressus*; Figura 230). A eliminação ativa de ramificações através de corte — a **desrama artificial** — é uma prática silvícola fundamental para a obtenção de madeiras de elevada qualidade (com nós firmes e de pequena dimensão), assumindo especial importância em

espécies com fraca intensidade de **desrama natural**.

# Grau de ramificação

A partir de um eixo principal (e.g., um tronco; nível 0) 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) observou que a soma da área em corte transversal de todos os ramos de uma determinada ordem iguala a área transversal do tronco (Figura 232). Ou, noutra formulação física, a área de secção transversal de um ramo antes da bifurcação é igual à soma das áreas de secção transversal das ramificações resultantes (o que implica que o quadrado do diâmetro do ramo principal é igual à soma dos quadrados dos diâmetros dos ramos secundários). A relação estrutural documentada por Leonardo é notavelmente constante, sobretudo nas ‘dicotiledóneas’ (H. Chen et al., 2012).

O aspeto geral das plantas (= hábito ou porte) e o aspeto dos ramos dependem, entre outros fatores, do grau de ramificação. O **grau de ramificação**, i.e., a extensão das ramificações e o número de ordens, varia com as condições ambientais (e.g., ensombramento), de espécie para espécie, entre genótipos e com a idade da planta. Por exemplo, as rosáceas arbustivas ramificam-se mais intensamente do que as giestas (tribo Cytiseae e o género *Genista*, Fabaceae). A dominância e o controlo apicais são, como se verá adiante, determinantes no grau de ramificação de um indivíduo.

A ramificação dos ramos não se multiplica indefinidamente porque a condutividade hidráulica do xilema se reduz acentuadamente na região onde se inserem os ramos (os nós). Os ramos do ano de *Fraxinus excelsior* (Oleaceae), uma árvore comum na Europa temperada, não ultrapassam a 3.<sup>a</sup> ou 5.<sup>a</sup> ordem de ramificação, um valor padrão em muitas árvores temperadas e mediterrânicas em povoamento florestal (Thomas, 2016). As árvores isoladas, livres de competidores diretos, conseguem reter ramos de ordens superiores. Esta limitação mecânica e hidráulica atesta a importância do processo de abscisão de ramos (v. «Cladoptose») na conformação da canópia, em particular nas árvores de grande porte, onde a condutividade também decresce linearmente com a altura.

Nas plantas lenhosas, reservam-se as designações **raminho** (*twig*) ou **ramo do ano** para os ramos de última ordem, sejam terminais ou axilares, formados no próprio ano ou no ano imediatamente anterior (quando observados antes do abrolhamento seguinte). O termo **lançamento** é indiferentemente usado para raminhos com algum vigor emitidos em qualquer local da copa, ou mesmo a partir das raízes (Vasconcellos, 1969). Os raminhos não atempados ou escassamente atempados, i.e., de consistência herbácea e cor ainda verde (com a felogene não funcional ou de atividade incipiente), são genericamente conhecidos por **rebentos** ou **renovos** (*shoot*). O seu conjunto constitui a **rebentação**. Na terminologia vitícola, os renovos da videira-europeia denominam-se **pâmpanos**.

Na Figura 233 está exposta a terminologia corrente em língua portuguesa referente às ramificações das árvores. O tronco (= **fuste**, na terminologia silvícola) suporta a **copa** ou **canópia**

(*canopy*), i.e., a parte aérea da árvore, ramificada e portadora de folhas. Na prática diária e agronómica, o termo ramo tem um uso mais impreciso do que a classificação morfológica estrita proposta pelo Prof. Carvalho e Vasconcellos, embora, tendencialmente, se refira aos caules maduros que não se enquadram em nenhum dos outros tipos e ordens extremas suprarreferidos.

# Direção, orientação e ângulo de inserção

Os caules, ao contrário das raízes, apresentam geralmente um gravitropismo 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 40). Esta tipologia aplica-se indistintamente a caules herbáceos e lenhosos, pouco ou muito ramificados, bem como a ramos de vária ordem.

## QUADRO 40. Direção dos caules em relação ao plano do solo (Vasconcellos 1969)

Tipo	Descrição e Exemplos
<b>Ascendente</b>	Caules inicialmente prostrados, curvando, de seguida, para uma posição quase vertical; quando dobram em joelho num nó dizem-se geniculados.
<b>Ereto</b>	Caules verticais ou quase na vertical.
<b>Subereto</b>	Caules quase verticais.
<b>Subprostrado</b>	Caules quase aderentes ao solo.
<b>Prostrado</b>	Caules rentes ao solo.
<b>Difuso</b>	Caule muito ramificado em várias direções.
<b>Decumbente</b>	Caule inicialmente ereto ou subereto, vergando distalmente em direção ao solo.
<b>Trepador</b> (ou escandente)	Direção em função dos suportes (e.g., muros, ramos e taludes); tipo próprio das lianas (= trepadeiras ou plantas escandentes).

A orientação do crescimento dos ramos em relação à vertical apresenta dois extremos morfológicos fundamentais:

- **Ortotropia** (*orthotropy*) – crescimento na vertical, ou muito próximo da vertical;
- **Plagiotropia** (*plagiotropy*) – crescimento na horizontal, ou muito próximo da horizontal.

Para efeitos de descrição morfológica mais detalhada, utiliza-se a seguinte 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 são geralmente distintas. Os eixos plagiotrópicos são menos juvenis (v. «Juvenildade. Indução e diferenciação florais») do que os ortotrópicos. Por conseguinte, tendem a crescer menos (apresentam menor vigor), a ramificar-se de forma mais intensa com as ramificações inseridas num mesmo plano, a possuir folhas mais pequenas e disticadas, e a produzir mais flores e frutos. Em termos funcionais, os eixos ortotrópicos estão envolvidos na exploração e ocupação do espaço, enquanto os plagiotrópicos se encontram especializados na fotossíntese e na reprodução.

A orientação dos ramos reveste-se da maior relevância na condução silvícola e agronómica das árvores. Por exemplo, na oliveira, os ramos fortemente ortotrópicos não produzem fruto, sendo sistematicamente eliminados nos sistemas de poda tradicional. Em arboricultura, existe a preocupação de colher garfos para enxertia a partir de ramos plagiotrópicos, pois estes induzem uma entrada mais precoce em frutificação. A torção e a dobra mecânica de ramos para posições próximas da horizontalidade – prática conhecida por **empa** ou arqueamento – reduz o vigor e a dominância apical do ramo, estimulando a frutificação. A ereção artificial dos ramos tem o efeito diametralmente oposto. Em condições naturais, o próprio peso dos frutos verga os ramos, favorecendo, por essa via mecânica, a perda do vigor vegetativo e a diferenciação sucessiva de novas flores.

Ainda nos ramos plagiotrópicos, as gemas viradas para baixo tendem a lançar rebentos próximos da horizontal, e as gemas viradas para cima originam rebentos mais próximos da vertical (frequentemente designados por "chupões"), um facto crucial a tomar em consideração na poda de formação e construção do esqueleto das árvores. Importa igualmente notar que os ramos ortotrópicos enraízam mais facilmente por estaca do que os ramos plagiotrópicos, dando origem a plantas eretas e vigorosas, com uma arquitetura similar à dos indivíduos propagados por semente.

O **ângulo de inserção** das ramificações laterais num eixo ereto é tendencialmente mais agudo nas ramificações distais do que nas proximais. Na construção da copa das plantas lenhosas, as inserções muito agudas de pernadas e braças dão frequentemente origem inclusões de casca (*included bark*) (Figura 234-B), zonas de grande fragilidade mecânica onde a casca fica aprisionada entre os ramos em crescimento. A instabilidade inerente a estas inserções agudas é severamente agravada nas ramificações em ramos codominantes. Para evitar ruturas estruturais e acidentes com árvores cultivadas, as pernadas e as braças devem inserir-se nos eixos de ordem imediatamente inferior com ângulos abertos (em forma de "U" em vez de "V"). Para tal, eliminam-se os ramos mal inseridos através da poda de formação ou, em alternativa, forçam-se as ramificações jovens (idealmente no seu primeiro ano de idade) à abertura do ângulo de inserção com o recurso a talas, tensores ou pesos.

## Prolepsia e silepsia

Nas plantas perenes, a emissão de ramificações a partir de um eixo em crescimento pode ser imediata (silepsia) ou protelada no tempo (prolepsia) (Figura 236).

Os **ramos prolépticos** (*proleptic branches*) das espécies com gemas hibernantes apresentam um anel cicatricial na base, resultante da queda dos catafilos protetores; os **ramos silépticos** (*syllaptic branches*), por se desenvolverem sem a formação prévia de uma gema de repouso, não possuem este anel. As primeiras duas folhas (profilos) dos ramos prolépticos podem ser morfologicamente distintas das seguintes (nomofilos). Geralmente, o primeiro entrenó dos ramos silépticos destaca-se pelo seu longo comprimento; em contraste, nos ramos prolépticos, os primeiros entrenós tendem a ser consideravelmente mais curtos do que os restantes (Figuras 235, 236 e 237; Keller, 2004). Estes três pormenores anatómicos revestem-se de grande importância prática na interpretação retrospectiva do crescimento, da idade dos ramos e do vigor das árvores no campo.

Nas regiões extratropicais, a ramificação caulinar faz-se, regra geral, através do abrolhamento de gemas hibernantes. Dominam, portanto, os ramos prolépticos. A ramificação imediata, implicitamente baseada em gemas prontas, é muito frequente nos trópicos e em plantas não tropicais pertencentes a famílias com ótimo ecológico tropical (e.g., Lauraceae). As «netas» da videira-europeia (ramos laterais emitidos durante o mesmo ciclo vegetativo) constituem também um caso clássico de silepsia, assim como os lançamentos de bolsa das pomoídeas e os **ramos antecipados** das espécies frutícolas temperadas (Figura 216-A). Como seria de esperar com base na anatomia siléptica descrita, o primeiro entrenó das netas da videira é francamente mais longo do que os restantes.

Fisiologicamente, a silepsia é ativamente promovida quando o sistema radicular satisfaz em excesso as necessidades da canópis em água e nutrientes. Este desequilíbrio na relação raiz/parte aérea ocorre frequentemente em árvores sujeitas a podas violentas, perturbação pelo fogo ou por herbivoria, quebras acidentais da copa, ou quando são subitamente beneficiadas por uma oferta abundante de recursos (e.g., aumento abrupto de luz na sequência de um desbaste, rega ou adubação azotada intensa).

Do ponto de vista ecológico, a capacidade de ramificação siléptica é uma característica fortemente associada a espécies florestais pioneiras e de crescimento rápido (e.g., choupos, salgueiros e eucaliptos). A silepsia permite uma colonização tridimensional rápida do espaço e a maximização da área foliar numa única estação de crescimento, conferindo uma vantagem competitiva em clareiras ou áreas perturbadas com elevada disponibilidade de luz. Em contraste, as espécies climácicas (características de etapas sucessionais tardias; e.g., carvalhos e faias) evoluíram de modo a tolerar o ensombramento e dependem quase exclusivamente da ramificação proléptica. Ano após ano, estas espécies constroem a sua copa de forma rítmica, conservadora (priorizam o investimento em energia no abrolhamento de ramos essenciais, no sistema radicular e na síntese de metabolitos secundários de defesa) e estritamente planeada (baseada em ramos preformados nas gemas durante o ano anterior) (Wu & Hinckley, 2001).

No contexto agronómico, e particularmente na fruticultura intensiva, as plantas de viveiro que apresentam abundantes ramos silépticos laterais são comercialmente mais valiosas do que os fustes não ramificados (varas). Como estes ramos antecipados possuem frequentemente gemas florais na sua base ou inserem-se com ângulos muito abertos (plagiotrópicos), a sua preservação na poda de plantação permite antecipar a entrada em produção do pomar logo para o segundo ano

(Lauri et al., 2006).

# Ramos epicórmicos

Os **ramos epicórmicos** (*epicormic shoots*) são ramos eretos, suberetos ou ascendentes, de carácter juvenil e estéreis (desprovidos de flores), com entrenós longos e comprimento variável, provenientes do abrolhamento de gemas dormentes ou adventícias protegidas sob a casca. Quanto maior for a ordem de um ramo na arquitetura da copa, mais deficientemente este é abastecido pelo xilema e, conseqüentemente, maior será a probabilidade de produzir apenas braquiblastos ou macroblastos de pequena dimensão. Por esta razão (limitação hidráulica), os ramos epicórmicos raramente se desenvolvem em ramos superiores à terceira ou quarta ordem. Frequentemente, inserem-se na vizinhança do colo do tronco, na axila das ramificações dos eixos de ordem inferior, em ramos submetidos a elevado stresse mecânico (e.g., vergados pelo peso dos frutos) ou no rebordo de feridas extensas. Os sistemas caulinares construídos a partir de ramos epicórmicos desenvolvem, frequentemente, o mesmo modelo arquitetural da canópia original — constituem **reiteraões** (Figura 238) (v.i.).

A emissão de ramos epicórmicos é estimulada pelos mesmos fatores fisiológicos que promovem a silepsia. Como referido em «Tipos de caule (metamorfoses)», a **rebentação epicórmica** (*epicormic sprouting*) abundante após a passagem de fogo é uma adaptação comum das plantas perenes em ecossistemas terrestres sujeitos a incêndios recorrentes (Figura 101). A rebentação epicórmica ocorre também sem uma causa endógena ou exógena de stresse evidente (Bell, 2008), manifestando-se de forma natural, em particular nas plantas lenhosas envelhecidas e/ou com forte tendência basíttona (e.g., aveleira e oliveira).

O choupo-branco (*Populus alba*, Salicaceae), o carvalho-negral (*Quercus pyrenaica*, Fagaceae) e diversas outras espécies emitem naturalmente um grande número de rebentos a partir das raízes superficiais (drageões), não sendo, por isso, adequadas como árvores de arruamento urbano. Em contraste, nos troncos dos choupos-negros (*Populus nigra*) e das aveleiras, no colo das oliveiras, nas talhadias, nos xilopódios e nos lenhotubérculos, formam-se autênticos e extensos **complexos epicórmicos** (*epicormic complexes*) com uma profusão de **gemas epicórmicas** (*epicormic buds*) e de pontos meristemáticos dormentes (Figura 240; Meier et al., 2012). Estes complexos resultam da acumulação de gemas e de pontos meristemáticos axilares gerados através de curtos crescimentos caulinares sucessivos ao longo dos anos, ou têm origem estritamente adventícia (Meier et al., 2012).

Fisiologicamente, os ramos epicórmicos são uma poderosa sink de fotoassimilados gerados noutras partes da planta. Se forem muito vigorosos e possantes, retiram vigor às partes mais velhas e produtivas da copa, sendo, neste contexto agronómico, designados por **ramos ladrões**, **chupões** ou **mamões**. A aplicação de herbicidas sistémicos a ramos epicórmicos visando a eliminação da planta tende a ser pouco eficaz, uma vez que os produtos são translocados através do floema em direção ao ápice do próprio ramo (que se encontra em forte crescimento ativo), em detrimento da translocação basípeta para os órgãos subterrâneos. Constatou-se também que os fungos decompositores que consomem toijas e raízes senescentes raramente conseguem propagar-se

sistemicamente para as pôlas jovens e saudáveis (Bell, 2008). Estes fatores confirmam que a produção de ramos epicórmicos é uma adaptação evolutiva vantajosa para a sobrevivência das plantas lenhosas.

Na terminologia silvícola, os ramos epicórmicos vigorosos são designados por **pôlas** ou **rebentões** e, consoante a sua proveniência exata, por **pôlas do colo** ou **pôlas radiculares (drageões)**. Nas árvores exploradas em **talhadia baixa** (*coppice*), extrai-se ciclicamente a biomassa aérea através de cortes junto ao colo; em resposta rápida à decapitação, as árvores emitem fortes **pôlas de toíça** (Quadro 54, Figura 312). A **toíça** (*stool* ou *stump*) é a estrutura perene remanescente após a ablação da canópia: inclui o sistema radicular intacto, o colo e uma pequena porção basal do fuste. Por sua vez, as árvores conduzidas em **talhadia alta** (poda em "cabeça de salgueiro" ou *pollarding*) são decepadas mais acima, ao nível das pernadas ou braças, regenerando a nova copa epicórmica a partir dessas secções elevadas (Figura 239).

No âmbito da silvicultura e da tecnologia da madeira, a emissão tardia de ramos epicórmicos no fuste limpo de árvores adultas constitui um problema económico importante. Esta emissão é frequentemente despoletada por desbastes fortes que aumentam subitamente a incidência de luz e a temperatura nos troncos (reiteraões adaptativas). Quando os fustes são processados na serração, as inserções destes pequenos ramos originam os chamados **nós epicórmicos** (*pin knots*). Estas imperfeições anatómicas desvalorizam a madeira destinada a usos nobres, como a marcenaria de folheado ou o desenrolamento, uma vez que quebram a continuidade e a resistência mecânica do lenho limpo previamente formado (Nicolini et al., 2001).

## Reiteração

A ramificação sequencial de um ramo e a reiteração são fenómenos morfológicos distintos. Ocorre uma **reiteração** quando um ramo lateral atinge um vigor (comprimento e diâmetro) equivalente ou superior ao do eixo principal e repete integralmente o modelo arquitetural de ramificação da planta que lhe deu origem (Bell 2008).

As reiterações são constitutivas na construção da copa do salgueiro-chorão (*Salix × sepulcralis*, Salicaceae) e de muitas árvores tropicais. As plantas arbustivas renovam ou complexificam a sua canópia essencialmente através de reiterações. As pôlas radiculares (drageões) de um choupo (*Populus*, Salicaceae), os estolhos do morangueiro ou os filhos das gramíneas são, igualmente, exemplos de reiteração. Estas estruturas podem também resultar de um trauma mecânico grave (**reiteraões traumáticas**) ou de uma súbita disponibilidade de luz e nutrientes (**reiteraões adaptativas**) (Hallé et al. 1978).

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. Consequentemente, as plantas lenhosas, e em particular as árvores, tendem a emitir mais reiterações com a idade (Figura 238).

À medida que as plantas lenhosas perenes crescem e engrossam, deixam oculto no ritidoma do tronco e nas ramificações de ordem inferior um grande número de gemas axilares dormentes. Em simultâneo, a diferenciação de gemas e de pontos meristemáticos adventícios aumenta. Por razões de ordem fisiológica (alterações no balanço hormonal e hidráulico), a probabilidade de emissão de ramos epicórmicos a partir destes meristemas agrava-se com o tempo. Consequentemente, as plantas lenhosas, em particular as árvores de grande porte, tendem a emitir mais reiteraões com o avanço da idade (Figura 238).

Em contexto agronómico, as reiteraões devem ser rigorosamente eliminadas durante a fase de formação do esqueleto das árvores cultivadas, para evitar a competição estrutural com o eixo principal. Nas vinhas, pomares e olivais abandonados ou mal geridos, as reiteraões com origem em ladrões emitidos pelos porta-enxertos dominam e suplantam frequentemente a canópia original (a variedade enxertada). A eliminação contínua destes ladrões em viticultura e em olivicultura (desladrageo) constitui uma operação cultural com custos de mão de obra bastante relevantes.

Do ponto de vista biológico, as reiteraões constituem um mecanismo eficiente para a renovação da canópia (tirando partido de um sistema radicular preexistente e já estabelecido), para o aumento da longevidade e para o incremento do sucesso reprodutivo e da resiliência dos indivíduos perante perturbações ambientais.

# 5. Dominância e controlo apicais

## Dominância apical

As plantas lenhosas produzem mais meristemas axilares do que os necessários para construir, ou renovar, a canóvia 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 axilares acaba por nunca ser ativada: aborta ou permanece dormente no interior da copa durante todo ou parte do ciclo de vida da planta, constituindo um **banco de gemas**. A disponibilidade deste banco de gemas é uma estratégia importante de sobrevivência das plantas perenes face a diferentes regimes de perturbação (e.g., incêndios, secas e pastoreio; v. «Gemas, Estrutura e tipologia») (Ott et al., 2019).

A ativação dos meristemas axilares de um caule é condicionada, em muitas plantas anuais ou perenes, pela sua proximidade ao meristema apical ou a um meristema axilar subterminal que o substitua. Este fenómeno fisiológico, conhecido por **dominância apical**, permite que a planta concentre os seus recursos no crescimento do eixo principal (ou de eixos codominantes) e na ocupação do espaço, evitando a construção de uma canóvia ineficiente, exposta à competição com os indivíduos vizinhos. A dominância apical pode ser forte, suprimindo o desenvolvimento de um grande número de gemas, ou fraca, permitindo que apenas uma pequena proporção das gemas se mantenha dormente (Figura 241).

A intensidade deste fenómeno depende da interação de múltiplos fatores: o genótipo (e.g., espécies e ecótipos), a idade da planta, a posição do ramo na canóvia (partes juvenis vs. adultas), a orientação (ramos ortotrópicos vs. plagiotrópicos; v. «Direção, orientação e ângulo de inserção»), a proximidade da gema ao ápice e as condições ambientais (e.g., ensombramento, temperatura, fotoperíodo, nutrientes). A integração de todos estes sinais é mediada por uma complexa rede de sinalização hormonal (sobretudo o balanço entre auxinas e citocininas) que circula pela planta (Müller & Leyser, 2011).

Nas plantas perenes, a dominância apical pode exercer-se apenas no ramo do ano ou propagar-se, com intensidade variável, à madeira velha. O prolongamento da dominância apical aos ramos de 2 e 3 anos tem um efeito profundo na arquitetura da canóvia das plantas lenhosas jovens. Importa notar que a supressão de meristemas laterais nas partes mais velhas e profundas da copa, devido ao ensombramento extremo, já não se enquadra no conceito estrito de dominância apical, mas sim no de paradormência (v. «Quiescência e dormência das gemas»). A ativação subsequente destes meristemas axilares (reiteração) consolida o preenchimento do espaço ou a recuperação de ramos e folhas após uma perturbação.

Em termos arquiteturais, nos ramos ortotrópicos, o meristema apical reprime fortemente os vizinhos e concentra em si (e no câmbio vascular do ramo) os recursos da planta. Por outro lado, os lançamentos de um ramo plagiotrópico, além de mais débeis, são mais numerosos, denotando uma menor dominância apical. Conseqüentemente, a poda tem efeitos mais exuberantes nos ramos ortotrópicos do que nos plagiotrópicos. A técnica agronômica da **empa (arqueamento)**, anteriormente referida, tem exatamente esse objetivo fisiológico: mitiga a dominância apical ao alterar a orientação do ramo e, por essa via, estimula o abrolhamento de um maior número de gemas, o enfraquecimento dos lançamentos e a diferenciação de flores.

A eliminação da gema apical por poda, parasitismo ou deficiências nutricionais estimula o abrolhamento das gemas laterais imediatamente inferiores (geralmente 3 ou 4). Se a eliminação pela poda for executada na estação de repouso vegetativo, os seus efeitos apenas serão observáveis na estação de crescimento subsequente. Esta prática, designada em arboricultura por **atarraque** (*heading back*), é essencial na poda de frutificação de inverno de espécies que produzem flores em ramos mistos (e.g., pessegueiro), porque estimula a formação de novos ramos vigorosos que produzirão frutos no ano seguinte (v. «Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). De igual modo, sobretudo em espécies basítonas, a inibição natural ou eliminação de gemas apicais — também muito comum em certas anomalias nutricionais (e.g., deficiência de boro) — pode originar uma intensa emissão de ramos ladrões na base da planta.

As árvores de viveiro transplantadas durante a estação de repouso vegetativo são frequentemente atarracadas (decapitadas) para quebrar a dominância apical e estimular a formação de ramificações sobre as quais se construirá o esqueleto definitivo da árvore. Para acelerar este processo morfogenético, sobretudo nas prunóideas conduzidas em vaso, pode-se eliminar 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 ativo, forçando a ramificação imediata com ramos silépticos (com inserções mais próximas da horizontalidade). Estas ramificações antecipadas podem então ser utilizadas para construir as pernas do vaso, ganhando-se, neste processo, um ano inteiro de formação. O corte de meristemas apicais, em verde (com os ramos ainda não atempados e herbáceos), apelida-se de **desponta** (*pinching* ou *summer pruning*).

## Controlo apical

Os lançamentos dos meristemas axilares podem ser, ou não, mais curtos e débeis do que o lançamento do meristema apical — a esta regulação diferencial do crescimento dá-se o nome de **controlo apical**. A dominância apical exprime a supressão do abrolhamento; por sua vez, o controlo apical refere-se à regulação do crescimento *após* o abrolhamento. Ambos os fenómenos estão sujeitos a um forte controlo hormonal, cuja fisiologia global ainda não é totalmente compreendida, sendo a auxina o mais importante dos reguladores de crescimento envolvidos neste processo (Cline & Harrington, 2007).

Os tipos de controlo apical — **acrotonia**, **mesotonia** e **basitonia** — são definidos em função do vigor dos ramos diferenciados a partir de gemas hibernantes ou dormentes, desde a parte

proximal até à parte distal numa determinada unidade ou conjunto de unidades de extensão de uma planta lenhosa (Figura 242).

Nos caules **acrótonos**, as ramificações distais tendem a ser eretas e a alongar-se mais do que as situadas próximas da base. Nos caules **basítonos**, os crescimentos proximais são os mais vigorosos e longos. A **mesotonia** corresponde a uma condição intermédia, na qual o maior vigor vegetativo se observa na zona central do eixo. Os efeitos cumulativos de qualquer uma destas condições propagam-se no tempo, sendo perfeitamente legíveis na arquitetura estrutural das plantas adultas. O conceito de controlo apical pode, inclusivamente, ser generalizado e analisado à escala de toda a planta (Costes et al., 2014).

Do ponto de vista ecológico e evolutivo, o controlo apical é o principal determinante do hábito da planta. A acrotonia impõe um hábito arbóreo: ao privilegiar o vigor dos lançamentos distais, a planta investe na formação de um tronco único e na elevação contínua da copa para competir pela luz nos estratos superiores da floresta. Em contraste diametral, a basitonia define o hábito arbustivo. Ao canalizar o vigor para as gemas proximais (junto ao solo ou no colo), o arbusto renova constantemente a sua estrutura a partir da base, formando múltiplos caules. Esta estratégia basítônica constitui uma adaptação ecológica altamente eficaz para a sobrevivência e a regeneração rápida em habitats sujeitos a perturbações frequentes, como herbivoria severa, ventos fortes, secas ou incêndios (Barthelemy & Caraglio, 2007).

Em contexto agronómico, o controlo apical natural das espécies constitui frequentemente um desafio para a poda e condução. A videira-europeia (*Vitis vinifera*) apresenta uma acrotonia extrema: num sarmento deixado na vertical, apenas as gemas mais distais abrolham com vigor, deixando as gemas médias e basais dormentes ou com lançamentos muito débeis. Para contrariar este desequilíbrio e garantir uma distribuição homogénea da produção, os viticultores recorrem ao arqueamento ou à empa do sarmento (e.g., no sistema de condução em Guyot). Ao curvar o ramo para a posição horizontal, altera-se a perceção da gravidade pela planta, atenuando o fluxo preferencial de auxinas para o ápice. Esta intervenção mecânica quebra a acrotonia natural e força um abrolhamento e um vigor mais equilibrados em todas as gemas ao longo do sarmento.

# 6. Arquitetura e ontogenia da canópia nas plantas lenhosas

Na fase de plântula, a dominância e o controle apical são exercidos por um único meristema. À medida que as estações de crescimento se sucedem, os meristemas apicais dos ramos laterais assumem, mais ou menos rapidamente, um papel semelhante ao do meristema apical original. Como se referiu no subcapítulo anterior, a interação entre a dominância apical e o controle apical condiciona a configuração espacial (arquitetura) das plantas lenhosas e, implicitamente, o seu hábito.

## Arbustos

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 basitonía. Estas plantas têm tendência a ramificar-se com pouca intensidade na extremidade distal (efeitos da dominância apical); a ramificação faz-se, sobretudo, na proximidade do colo (basitonía à escala da planta). As ramificações proximais são ortotrópicas e vigorosas. As ramificações distais são plagiotrópicas, mais débeis, e abortam com frequência ou diferenciam flores. A reiteração através de ramificações basais ortotrópicas retira vigor aos ápices dos ramos mais velhos, 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 de fogo, herbivoria ou corte.

Outros arbustos seguem uma estratégia distinta: associam uma dominância apical menos intensa a uma forte basitonía. O resultado é arbustos densos, de canópia emaranhada, como se vê em algumas rosáceas espinhosas (e.g., *Crataegus*) e em muitos arbustos tropicais.

## Árvores

### A árvore jovem

A interação entre a dominância e o controle apical funciona de outro modo nas árvores. Nas angiospérmicas arbóreas jovens, a dominância apical é também intensa e prolonga-se até à madeira velha; porém, o desenvolvimento dos ramos é tendencialmente acrótono (**acrotonia dominante**).

Nos primeiros anos, destaca-se pela sua pujança um eixo principal (guia) rematado por uma gema apical de forte dominância. A maioria das gemas axilares é suprimida (ficam em paradormência), ou dá origem a braquiblastos ou a ramos plagiotrópicos débeis. Nesta fase ainda inicial da construção do esqueleto da árvore, algumas das ramificações laterais — por efeito da acrotonia, inseridas no eixo principal a alguma distância do solo — escapam ao controlo da guia, alongam-se e engrossam. O seu ângulo de inserção diminui da base até à flecha (Figura 243-A). Talvez, para não interferirem na ocupação do espaço em altura a cargo do eixo principal, muitas vezes arrancam plagiotrópicas, arqueando progressivamente para a vertical. O vigor das primeiras ramificações é tanto maior quanto mais espaço horizontal (e menos competidores) tiver a árvore.

Paulatinamente, os eixos secundários e de ordem superior multiplicam-se e produzem uma fração cada vez maior dos fotoassimilados da árvore — momento em que a velocidade do alongamento e a dominância da guia diminuem. O tronco e o hábito arbóreo diferenciam-se cedo; seguem-se-lhes as pernas e as braços. As ramificações mais possantes individualizadas na juventude persistirão até à morte.

A intensidade da acrotonia nas angiospérmicas arbóreas varia com a idade, de espécie para espécie, ou mesmo entre diferentes genótipos da mesma espécie. Por exemplo, ao comparar os indivíduos jovens de macieira e pereira, constata-se que a macieira tende a formar ramos na parte inferior do eixo, enquanto a pereira se ramifica intensamente na parte mais alta do eixo e define-o mais rapidamente. A macieira é mais basítona (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 mais difícil manter copas guarnecidas de ramos na base, a região onde é mais fácil e barato colher os frutos.

A oliveira é ainda mais basítona do que a macieira. Para obter eixos bem definidos, pode ser necessário reduzir pela poda, sem excessos, a dominância dos ramos inferiores nas primeiras idades e eliminar os ladrões diferenciados na proximidade do colo. Infelizmente, na poda de formação tradicional desta e de outras árvores, é costume eliminar, logo nas primeiras idades e de forma demasiado precoce, as ramificações laterais mais próximas da base. Consequentemente, as árvores ficam desguarnecidas de superfície fotossintética, com um impacto negativo nas taxas de crescimento e no engrossamento do eixo (Manuel Ângelo Rodrigues, comunicação pessoal). Nas árvores acrótonas, para «travar» o crescimento em altura, o vigor excessivo da ramificação distal e o desguarnecimento dos ramos basais, é necessário «trabalhar» a parte distal da copa com desramas e despontas, sem atarraques, e aguardar que a entrada em frutificação deprima o crescimento da árvore (Figura 243).

Nas primeiras idades, a copa é esguia com um eixo bem definido, sobretudo 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, quer estejam isoladas, quer em povoamento.

## A árvore madura

À medida que as árvores angiospérmicas envelhecem, a dominância e o controlo apical esbatem-se. As espécies monopodiais na juventude tendem a volver simpodiais (frequentemente, por

abortamento das gemas apicais). As ramificações principais de inserção mais aberta cedem sob o peso e expandem-se lateralmente. Os raminhos do ano ramificam-se abundantemente, e o padrão de crescimento dos ramos situados na orla da copa aproxima-se do modelo basítono. O número de gemas que abrolham a cada primavera aumenta (até atingir um teto fisiológico), os raminhos são cada vez mais curtos (e com menos gemas) e a proporção de raminhos plagiotrópicos aumenta.

A produção de flores e frutos intensifica-se, o que retira vigor às árvores. A proporção de tecidos vivos não fotossintéticos (e.g., câmbio, floema e parênquima lenhoso) por unidade de superfície foliar aumenta — outro fator que contribui para a perda de vigor das árvores. Nas árvores maduras, a copa assume uma forma arredondada e a altura estabiliza. Esta transição ontogénica de uma canópia em flecha para uma copa arredondada é explicada ecofisiologicamente pela **hipótese da limitação hidráulica** (*hydraulic limitation hypothesis*). À medida que a árvore cresce, a via de transporte da água das raízes às folhas distais torna-se cada vez mais longa, aumentando a resistência gravitacional e a fricção no xilema. Este stresse hídrico crónico no topo da copa força o encerramento estomático, reduzindo a fotossíntese e, conseqüentemente, o vigor da gema apical. A perda de dominância apical induzida por esta limitação permite que os ramos laterais inferiores ganhem vigor relativo, arredondando a copa e impondo um teto biológico ao crescimento em altura (Koch et al., 2004). O eixo primário desvanece-se no interior da canópia, ao mesmo tempo que se desenvolvem pernadas codominantes e se intensifica a desrama natural (cladotose; Shigo, 1991).

Ao contrário do que ocorre nas gimnospérmicas, a densidade de ramos no interior da copa das angiospérmicas diminui, enquanto a orla permanece densamente revestida de raminhos e folhas. Ainda assim, a luz penetra, tendencialmente, em maior quantidade no interior da copa das angiospérmicas maduras 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 braços) que eleva acima do solo uma população de pequenos «arbustos» (sistemas de ramos e raminhos) densamente revestidos de folhas. A cladotose ganha importância para manter a canópia eficiente.

O abortamento das gemas apicais não é exclusivo das árvores angiospérmicas adultas. Por exemplo, é fácil de observar na aveleira ou em castanheiros-europeus jovens (Figura 215-A,B). A adoção precoce de um sistema de alongamento simpodial através do abortamento da gema apical é uma forma evolutivamente simples e rápida de muitas espécies de árvores diluírem 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 programada 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».

## Proprioceção

Como se referiu no início desta publicação, a organização espacial dos módulos e o crescimento da parte aérea são menos oportunistas do que nas raízes; caso contrário, a copa das árvores seria fortemente assimétrica, orientada para onde vem a luz. Nas latitudes mais elevadas do hemisfério Norte, as árvores tombariam com a idade para sul, e para norte no hemisfério Sul. Como pode, então, uma árvore constituída por milhões de módulos «egoístas» manter uma estrutura estável e equilibrada? A solução deste paradoxo não está totalmente compreendida, mas sabe-se que reside num equilíbrio dinâmico entre a procura de luz (fototropismo), o controlo apical e a capacidade da árvore «sentir», no câmbio, a gravidade e os desequilíbrios mecânicos no interior da canópia (**proprioceção**, *proprioception*) (Moulia et al., 2011).

A árvore responde aos sinais de tensão e compressão detetados pelo câmbio através da formação de lenho de reação. Este crescimento é assimétrico: a planta adiciona lenho nas regiões sob stresse (e.g., na base de um ramo) de modo a colocar (parcialmente) o ramo na posição correta e diminuir o risco de quebra, enquanto contém o seu crescimento em extensão através da redução da adição de módulos (Moulia et al., 2011). Além desta regulação biomecânica, na árvore madura a hierarquia dos ramos é mantida pelo controlo apical: os meristemas apicais localizados na extremidade da árvore (na flecha ou nos ramos principais) enviam sinais hormonais (auxina) para baixo, inibindo a verticalização excessiva dos ramos laterais e garantindo que os módulos «egoístas» se mantêm subordinados à estrutura global e não põem em causa a estabilidade mecânica da árvore.

## A árvore velha

As gemas 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 stresse ambiental. Consequentemente, surgem reiteraões por meio 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 (v. «Reiteração»). Estamos perante um caso extremo de cladoptose.

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

## As árvores gimnospérmicas

Nas gimnospérmicas arbóreas, a dominância dos meristemas apicais mantém-se quase inalterada ao longo de todo o ciclo de vida; por conseguinte, o número de meristemas axilares ativados (e de ramificações laterais) é tendencialmente menor do que nas angiospérmicas. As árvores crescem permanentemente em altura, mantêm um eixo primário bem definido do solo até à flecha (parte distal da copa) e desenvolvem uma canópia cónica. Nas angiospérmicas arbóreas maduras, como

acabei de referir, a dominância não é tão marcada e a canópia é mais arredondada, sem um eixo definido.

# 7. Cladoptose

Nas primeiras páginas deste volume, defendeu-se que as plantas estão «condenadas» a crescer (v. «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 moderada 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 ou ineficientes) e a aquisição evolutiva de mecanismos biológicos para esse fim são potencialmente vantajosas.

A abscisão ativa de ramos chama-se **cladoptose**. À semelhança da abscisão de folhas, de flores abortadas, de frutos maduros ou de sementes, a cladoptose envolve a formação de camadas de tecidos suberosos especializados (zona de abscisão) que cortam as conexões vasculares e provocam a fragilização, a morte e posterior queda dos ramos. A cladoptose é mais intensa em condições de stresse ambiental (e.g., seca extrema). É também particularmente vantajosa em ecossistemas com grandes riscos de incêndio, porque diminui a probabilidade de ocorrência de fogos de copa através de dois mecanismos morfológicos: (i) a abscisão natural de ramos basais (desrama) afasta a canópia do solo, eliminando a continuidade vertical do combustível, e (ii) promove a eliminação de ramos secos altamente inflamáveis (Bond & Keeley, 2005).

Buck-Sorlin e Bell (1998, citados por Bell, 2008) recolheram do solo, ao longo de um ano, sob a copa de uma única árvore de *Quercus robur* (Fagaceae), cerca de 37 000 fragmentos lenhosos (excluindo folhas). Contudo, as árvores não são todas igualmente eficientes a libertar-se dos ramos em excesso. O pinheiro-bravo desrama naturalmente com grande eficácia, sobretudo em povoamentos florestais densos. A maior parte das angiospérmicas também o faz. Os ciprestes (*Cupressus*, Cupressaceae), por outro lado, não possuem esta capacidade (Figura 230). Para se obterem boas madeiras de *Cupressus*, sem a desvalorização provocada por nós soltos (ramos mortos retidos no fuste), é necessário desramar artificial e ciclicamente as árvores.

A cladoptose fisiológica não deve ser confundida com a **queda estival de ramos** maduros das árvores (*summer branch drop*). Como se subentende da designação, a queda estival de ramos ocorre com mais frequência no verão, sobretudo em condições meteorológicas de grande acalmia após chuvas copiosas que sucedem a um período de seca intensa. Este fenómeno resulta da interação complexa do stresse hídrico estival e do aumento abrupto do peso dos ramos (através da hidratação e diferenciação de novas folhas e frutos), com a fragilização estrutural prévia dos mesmos, produzida pela acumulação de microrroturas no lenho por causas ambientais (e.g., peso da neve e ventanias passadas) ou parasitárias (e.g., fungos lenhícolas endófitos) (Linhares et al., 2023). A queda estival de ramos é um fenómeno mecânico, súbito e imprevisível, que coloca em risco pessoas e bens em contextos urbanos.



# 8. Posição das inflorescências nos caules

A localização das inflorescências nas plantas tem relevância taxonômica e a sua correta antecipação constitui um exercício prático muito útil em agronomia e ecologia. Por exemplo, é impensável executar uma poda de frutificação sem conhecer, *a priori*, os hábitos reprodutivos e a posição exata das inflorescências da espécie. Explora-se esta temática separadamente para as plantas lenhosas e as herbáceas. A classificação aqui proposta é original, não exaustiva e, naturalmente, sujeita a revisão.

## Posição das inflorescências nas plantas lenhosas

### Plantas com pelo menos uma estação de repouso vegetativo anual

Nas angiospérmicas lenhosas de regiões que apresentam uma estação desfavorável ao crescimento vegetal de recorrência anual (inverno ou estação seca), as inflorescências ocorrem em três posições fundamentais (Figuras 244 e 245):

- Ramos do ano;
- Ramos de dois anos;
- Ramos de três ou mais anos (cauliflora).

Esta classificação base é provavelmente aplicável a muitas plantas lenhosas de latitudes equatoriais cujo crescimento é fortemente sincronizado pela insolação.

Um caule tem "1 ano" desde o momento em que é produzido por um meristema apical caulinar até ao abrolhamento no ano seguinte (finda a estação de repouso vegetativo). O caule do ano, por seu turno, pode ser constituído por uma ou mais unidades de extensão (caulómeros) produzidas em outros tantos surtos de crescimento. Um ramo passa a ter "2 anos" no exato momento do abrolhamento dos gomos hibernantes.

Na **floração em ramos do ano**, durante o ciclo de crescimento, é produzido um **caule florífero** (*flower shoot*) que suporta um número variável de nomofilos e de inflorescências. Existem várias

formas possíveis de qualificar morfológicamente a floração em ramos do ano; propõe-se que sejam considerados dois critérios arquiteturais:

- Tipo de alongamento: (i) monopodial ou (ii) simpodial;
- Intensidade do alongamento: (i) entrenós longos (macroblastos floríferos) ou (ii) entrenós curtos (braquiblastos floríferos).

Os **caules floríferos monopodiais** são geralmente do tipo macroblasto, com inflorescências laterais (= axilares). Por seu turno, os **caules floríferos simpodiais** podem ser do tipo macroblasto ou braquiblasto e apresentam inflorescências terminais. Nos simpódios formados por dois ou mais caulómeros emitidos sem interrupção do crescimento, as inflorescências adquirem uma posição lateral aparente, frequentemente opondo-se às folhas.

Em resumo, a floração em ramos do ano apresenta quatro subtipos morfológicos frequentes:

- **Macroblastos com inflorescências laterais;**
- **Braquiblastos com inflorescências terminais;**
- **Macroblastos com inflorescências terminais;**
- **Macroblastos com inflorescências opostas às folhas.**

O castanheiro-europeu, os carvalhos (*Quercus*), o diospireiro e o quivi diferenciam macroblastos com inflorescências laterais (Figura 245-B,C,E). Por sua vez, possuem macroblastos com inflorescências terminais o castanheiro-da-índia, o bordo-comum (*Acer pseudoplatanus*, Sapindaceae), a hortênsia (*Hydrangea macrophylla*, Hydrangeaceae), a *Catalpa bignonioides* (Bignoniaceae), as roseiras, as framboeseiras e as amoreiras (Figuras 245-A,D e 253). Na pereira e na macieira, as inflorescências assumem uma posição terminal em braquiblastos (Figura 225-A). As inflorescências surgem opostas às folhas na videira-europeia, consistindo em macroblastos com inflorescências opostas às folhas (Figura 223). É importante notar que a interpretação visual dos caules floríferos pode ser enganadora e complexa nas plantas em que os frutos demoram mais do que um ano a amadurecer (Figura 247).

A **floração em ramos de dois anos**, i.e., em caules que se diferenciaram na estação de crescimento imediatamente anterior, é um modelo muito frequente. Este modelo envolve gomos florais hibernantes (apicais ou axilares) sediadas em diversos tipos de ramos férteis (v. «Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). Distinguem-se dois subtipos principais:

- Em macroblastos (**macroblastos férteis**): estes caules enquadram-se no conceito agronómico de "ramo misto", "verdasca coroada" ou "chifona" (v.i.). É o caso mais frequente, ilustrado pelas giestas (*Cytisus*, Fabaceae), oliveira (Figura 245-F,G,I) e pessegueiro;
- Em braquiblastos (**braquiblastos férteis**): estes braquiblastos são parte integrante de "dardos coroados" ou de "esporões" (v.i.). É um tipo comum entre as Rosaceae arbóreas (Figura 224), na noqueira-europeia e no freixo (*Fraxinus*, Oleaceae).

Em ambos os casos, os gomos florais podem ser estruturalmente apicais (e.g., mangueira ou abacateiro) ou axilares (e.g., cerejeira e pessegueiro). Esta classificação poderia ser ainda mais esmiuçada se considerarmos o modelo específico de alongamento dos ramos férteis.

A diferenciação e emergência de flores em caules lenhosos com três ou mais anos de idade é botanicamente conhecida por **cauliflora**. Neste caso, as flores têm origem no abrolhamento de gomos florais ou mistos dormentes, localizados no ritidoma do tronco ou em pernadas velhas da copa (Figura 245-H, J). A cauliflora é muito frequente em ecossistemas florestais tropicais, evoluindo sobretudo em espécies polinizadas ou dispersas por morcegos frugívoros (quiropterocoria) (Breckle, 2002). Está presente no cacauieiro, na fruta-pão (*Artocarpus altilis*, Moraceae), na jabuticabeira (*Myrciaria cauliflora*, Myrtaceae) e, na flora mediterrânica, na olaia (*Cercis siliquastrum*, Fabaceae).

Muitas espécies fruteiras que florescem tipicamente em ramos de dois anos combinam, na mesma planta, a floração em macroblastos com a floração em braquiblastos (e.g., a coexistência de ramos mistos e esporões férteis na ameixeira-japonesa ou na cerejeira). Menos comum é a produção fenológica, numa única estação de crescimento, de inflorescências simultâneas em ramos de um e de dois anos. Contudo, é exatamente isso que acontece nas cultivares de figueira ditas "bíferas", i.e., árvores que produzem **figos lampos** (figos de primavera, em maio-junho, inseridos em ramos de dois anos) e **figos vindimos** (figos de fim de verão, diferenciados solitários ou aos pares nas axilas dos caules floríferos do próprio ano) (v. «Coevolução polinizador animal-planta polinizada»).

Nos citrinos ocorre um fenómeno fenológico e arquitetural semelhante. Os citrinos frutificam através de três vias (Figura 248): (i) caules floríferos com várias folhas e uma única flor em posição terminal; (ii) caules floríferos de comprimento variável suportando várias flores axilares, geralmente encimados por uma flor terminal; e (iii) diretamente em ramos de dois anos, onde cada gomo floral maduro produz uma ou mais flores (Krajewski & Rabe, 1995). Morfologicamente, os modelos (i) e (ii) resultam do abrolhamento e evolução de gomos mistos, enquanto o modelo (iii) resulta da evolução de gomos estritamente florais.

Os citrinos e o cajueiro ilustram perfeitamente a complexidade temporal que a posição das inflorescências pode atingir. No cajueiro, forma-se anualmente, com apenas uma curta interrupção de crescimento, uma sequência de dois macroblastos floríferos com inflorescências terminais. Na Guiné-Bissau, diz-se popularmente que o cajueiro tem «duas barrigas», i.e., duas épocas distintas de produção de fruto: uma em março-abril e outra em maio-junho. O crescimento vegetativo e a reprodução sexuada desta espécie desenrolam-se quase em exclusivo durante a 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. Entretanto, as plantas mais vigorosas emitem de um a três caules floríferos silépticos a partir da axila de outras tantas folhas situadas na base da primeira vaga de macroblastos floríferos. Estas "antecipadas" vão florir em março e frutificar na segunda vaga, de maio-junho (Figura 104-C). Em termos de gestão agronómica, plantações muito densas (ensombradas) reduzem drasticamente a emissão destas antecipadas silépticas, diminuindo a intensidade do segundo período de frutificação e a produtividade anual global. Todavia, se o compasso for muito largo para maximizar a luz, as infestantes no sub-bosque tornam-se muito mais agressivas.

Em termos ecológicos, as plantas com macroblastos floríferos usufruem da vantagem de expor visualmente as suas flores aos polinizadores na periferia luminosa da copa, e de poderem dispersar as sementes a longa distância com menos entraves físicos (ramos cruzados). Porém, este modelo envolve *trade-offs* (compromissos evolutivos): a produção de flores e frutos é tendencialmente

mais tardia na estação, o que pode fazer com que a planta falhe o pico populacional da disponibilidade de insetos polinizadores. Além disso, se os frutos forem muito pesados, os macroblastos novos e ainda frágeis estão sujeitos a quebras mecânicas severas. Algumas destas espécies “periféricas” dependem das chuvas estivais ou outonais — frequentemente irregulares e, por vezes, acompanhadas pela chegada limitante do frio — para conseguirem concluir o enchimento e a diferenciação dos frutos e das sementes, como é o caso clássico do castanheiro-europeu. A dispersão tardia das sementes neste modelo tem a vantagem ecológica de reduzir o tempo de exposição aos fitófagos no solo (no intervalo crítico entre a dispersão e a germinação primaveril), mas pode complicar os processos de deiscência em frutos secos. Os compromissos (*trade-offs*) nas espécies de floração abrigada (em esporões, em ramos de dois anos ou caulifloras) operam no sentido inverso. A forte correlação positiva entre a cauliflora e a polinização/dispersão por morcegos (Fleming et al., 2009) explica-se, muito possivelmente, pelo difícil acesso visual e físico que os insetos polinizadores voadores teriam às flores profundamente escondidas no interior escuro e denso da copa.

## Plantas sem uma sincronização ambiental do crescimento e da floração

A posição das inflorescências nas plantas lenhosas tropicais, que não possuem uma sincronização ambiental precisa e rigorosa do crescimento e da floração, é um tema arquitetural complexo que apenas pode ser abordado aqui de forma simplificada. Plantas com esta biologia “livre” observam-se em três situações ecológicas distintas: (i) no clima equatorial puro, (ii) em habitats sem grandes variações ambientais sazonais (e.g., matas de galeria ao longo de linhas de água perenes), e (iii) quando plantas exigentes em sinais ambientais (e.g., plantas extratropicais ou de clima tropical monsonico) são transportadas ou cultivadas em climas tropicais mais húmidos e benignos. Independentemente da origem, repartem-se por dois grandes grupos com base na fisionomia: (i) plantas ramificadas e (ii) plantas caulirrosuladas.

As **plantas ramificadas de crescimento rítmico** (que constituem 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 do abrolhamento de gemas florais). Recorde-se que se designa por “unidade de extensão” a uma porção de caule que se alongou de forma ininterrupta. A cauliflora constituirá uma terceira variante possível neste grupo. Esta classificação funcional é análoga à exposta no ponto anterior para as plantas de clima com estações. Contudo, nestes ambientes tropicais, a intensidade e a época exata da floração variam drasticamente de ano para ano, sendo frequentemente impossível prever com exatidão em que ramos ocorrerá o evento reprodutivo.

As **plantas caulirrosuladas** não se ramificam aéreo-espacialmente, ou fazem-no apenas a partir de ramos epicórmicos de inserção subterrânea ou muito superficial. Em termos arquiteturais, diferenciam um caule principal, mais ou menos longo, encimado por uma densa roseta de folhas na extremidade. A floração nestas estruturas pode ser terminal ou axilar.

Tomemos como modelo uma arecácea de enorme importância econômica: o coqueiro (Leite & Encarnação, 2002; Ohler, 1999; Verheij, 2006). A esmagadora maioria das palmeiras possui um caule único (estipe), não ramificado e desprovido de crescimento secundário em espessura; as suas inflorescências são estritamente axilares (Figura 246). Um coqueiro adulto mantém até 30 folhas vivas em simultâneo na sua roseta, cada uma com uma longevidade que atinge 3 a 3,5 anos (valores que variam ligeiramente com a genética e o ambiente de cultivo). Cada uma das folhas do coqueiro abriga (axila) um primórdio de inflorescência, que permanece invisível nas folhas mais novas do topo. Como os coqueiros habitam e evoluíram em ambientes muito estáveis, emitem, com minúsculas variações de ritmo, cerca de uma folha nova e um cacho floral por mês. Em contrapartida, as folhas mais velhas na base da canópis entram em senescência e caem em igual número e cadência, mantendo o número total de folhas por planta notavelmente constante ao longo do tempo. As cultivares comerciais mais produtivas chegam a emitir 22 folhas e 22 cachos por ano.

O coqueiro cresce de forma contínua porque a proporção alométrica entre a biomassa viva da raiz e a da canópis é muito estável (v. «Crescimento contínuo e crescimento rítmico»). A inflorescência escondida vai amadurecendo e aumentando de tamanho à medida que a folha que a axila vai "descendo" fisicamente na canópis (devido à emissão de novas folhas acima dela). A inflorescência finalmente irrompe de uma espata (uma grande bráctea lenhosa protetora) quando a folha axilante atinge o meio da canópis. Cerca de 2 a 3 semanas após a emergência da espata, dá-se a ântese (abertura das flores). Desde o momento da ântese até à queda do fruto maduro (o coco) decorre, em média, um ano inteiro. À semelhança do coqueiro e de outras palmeiras, a papaieira também apresenta uma fisionomia caulirrosulada: todas as folhas axilam flores e, conseqüentemente, na mesma planta coexistem e amadurecem frutos de múltiplas idades dispostos num gradiente vertical no tronco. Uma vez que o crescimento vegetativo e a diferenciação floral estão intimamente ligados — e são praticamente simultâneos — nestas plantas caulirrosuladas, pequenos episódios de stresse ambiental refletem-se quase de imediato na quebra de produção de flores e frutos, sem a "reserva" térmica que uma gema hibernante proporciona.

O ananaseiro é um exemplo clássico de uma planta caulirrosulada com **floração terminal**. Estas plantas apenas produzem uma inflorescência terminal quando o número de folhas na roseta é ecofisiologicamente suficiente para sustentar a exigência de fotoassimilados que o crescimento da infrutescência (o abacaxi) implicará. Após a floração, o meristema apical esgota-se, mas o alongamento da planta prossegue frequentemente a partir do abrolhamento de um meristema axilar lateral, formando-se um simpódio. A bananeira, embora seja fisionomicamente uma erva gigante (planta herbácea), segue de perto este mesmo modelo arquitetural de terminação. É de salientar que a sensibilidade imediata ao stresse ambiental destas plantas de floração terminal é ligeiramente menor do que a observada nas espécies caulirrosuladas de floração axilar contínua.

## Posição das inflorescências nas plantas herbáceas

Relativamente à posição das inflorescências na arquitetura do caule, as plantas herbáceas (quer anuais, quer perenes) dividem-se estruturalmente em três grandes tipos:

- (i) **inflorescências laterais** inseridas em caules monopodiais;
- (ii) **inflorescências terminais** que esgotam o eixo em caules simpodiais; e
- (iii) **inflorescências dispersas** em caules simpodiais, tipicamente dispostas em oposição às folhas.

No género *Trifolium* (Fabaceae, os trevos), por exemplo, coexistem espécies que ilustram os dois primeiros tipos. O trevo-branco (*Trifolium repens*) e o trevo-subterrâneo (*Trifolium subterraneum*) são espécies prostradas, de crescimento indeterminado e altamente resistentes ao pisoteio e à herbivoria, que apresentam inflorescências laterais. Em contraste, os trevos que diferenciam inflorescências terminais (e.g., o trevo-violeta, *T. pratense*, e o trevo-vesiculososo, *T. vesiculosum*) geralmente apresentam um hábito de crescimento mais ereto, tornando-os substancialmente mais sensíveis à pressão de pastoreio, uma vez que a herbivoria remove facilmente os meristemas reprodutivos.

No decurso do ciclo fenológico das espécies herbáceas com inflorescências terminais, os meristemas apicais diferenciam-se inevitavelmente em inflorescências, esgotando o seu crescimento vegetativo. O crescimento espacial da planta é, então, continuado pelo abrolhamento sucessivo de meristemas axilares laterais, estabelecendo o padrão em ziguezague próprio do alongamento simpodial. Os tremoceiros (*Lupinus*, Fabaceae; Figura 250) e a maioria das gramíneas seguem, morfológicamente, este mesmo modelo (v.i.). O tomateiro (*Solanum lycopersicum*), entre outras solanáceas, tem inflorescências dispersas ao longo de caules simpodiais, conforme se descreveu anteriormente na secção «Alongamento rameal». Por fim, nas espécies herbáceas simpodiais perenes, é muito característico formarem-se caules extremamente curtos e estéreis nos nós basais da planta junto ao solo (estruturas de sobrevivência chamadas **inovações**, v.i.). Estas inovações permanecem latentes durante a época desfavorável e retomam vigorosamente o crescimento na estação favorável seguinte, produzindo a nova canópia e, subseqüentemente, uma ou mais inflorescências estivais (Figura 249).

## Órgãos de frutificação das plantas lenhosas

No que à frutificação diz respeito, os ramos das plantas lenhosas dividem-se funcionalmente em dois grandes grupos:

- **Ramos vegetativos (ramos de madeira** ou estéreis);
- **Ramos férteis (órgãos de frutificação).**

Os ramos vegetativos possuem apenas gomos foliares; os ramos férteis, além dos gomos foliares que asseguram a sua extensão vegetativa, possuem gomos florais e/ou mistas. Em arboricultura e fruticultura, os caules férteis são genericamente designados por **órgãos de frutificação**. O

conceito agronómico de **hábito de frutificação** refere-se à forma como as diferentes espécies ou cultivares repartem a produção de flores (e, subsequentemente, de frutos) pelos diferentes tipos morfológicos de órgãos de frutificação.

Em arboricultura, existe uma vasta e antiga terminologia de classificação dos ramos, baseada na sua origem, morfologia e capacidade de servirem de suporte a flores/frutos, a qual pode ser generalizada a outras plantas lenhosas, cultivadas ou não. A diversidade de tipos de ramos é máxima nas rosáceas frutícolas, que, por esse motivo, servirão de modelo de referência nas linhas que se seguem. As descrições morfológicas referem-se ao aspeto dos ramos na fase de repouso vegetativo (inverno).

Nas rosáceas lenhosas portadoras de gomos foliares e gomos florais ou mistos, distinguem-se os seguintes tipos fundamentais de ramos (Figuras 251 e 252):

- Ramos vegetativos: (i) dardo; (ii) verdasca simples; (iii) ramo ladrão (chupão); (iv) ramo de madeira.
- Ramos férteis (órgãos de frutificação): (i) dardo coroadado; (ii) esporão; (iii) verdasca coroadada; (iv) chifona; (v) ramo misto.

A maioria das rosáceas lenhosas cultivadas pelos seus frutos carnudos ou sementes reparte-se tradicionalmente em duas grandes subfamílias ou grupos funcionais: Amygdaloideae (= Prunoideae) e Maloideae (Potter et al., 2007), respetivamente conhecidas na gíria agronómica por **prunoideas** (frutos com caroço, e.g., pêsego, cereja) e **pomóideas** (frutos com pevide, e.g., maçã, pera). A floração das prunoideas faz-se a partir de gomos estritamente florais inseridas em ramos de dois anos. As pomóideas apresentam uma arquitetura mais complexa. A macieira e a pereira — nas quais se centrará a discussão deste grupo — produzem flores em braquiblastos floríferos (provenientes do abrolhamento de gomos mistos). Na prática da poda de inverno, a distinção histológica exata entre gomos florais e mistos é irrelevante para a classificação visual dos órgãos de frutificação. As framboesiras e as amoreiras frutificam em macroblastos floríferos e enquadram-se numa terceira subfamília botânica: as Rosoideae.

Os **dardos** são braquiblastos vegetativos muito curtos (até 2 cm), inseridos de forma mais ou menos perpendicular ao eixo principal, terminando num único gomo hibernante apical, estritamente foliar e de formato aguçado (Figura 251-A). No **dardo coroadado**, pelo contrário, o gomo terminal é floral/misto (apresentando-se visualmente mais engrossada e arredondada). As rosáceas frutícolas diferenciam dardos a partir de gomos axilares localizados em ramos de madeira. Embora possam acumular crescimentos anuais vegetativos muito curtos (podendo ter mais de um ano de idade) sem chegar a diferenciar gomos de flor, evoluem geralmente para um esporão ou para uma verdasca no seu segundo ano de vida. Os dardos são menos frequentes na arquitetura das prunoideas, ocorrendo apenas esporadicamente na cerejeira, nas ameixeiras e no damasqueiro.

Os **esporões** (*spur*) são braquiblastos (ramos curtos) com uma ou mais gomos laterais especializados na produção de flores (Figuras 224 e 251-B). Distinguem-se visualmente dos dardos coroadados por possuírem um comprimento superior a 2 cm. Diferenciam-se e engrossam a partir da evolução de dardos, ou surgem diretamente do abrolhamento de gomos foliares situados em

ramos de madeira ou, eventualmente, a partir de verdascas. Nas prunoideas, os esporões alongam-se linearmente ano após ano (**esporões retos**) através do crescimento de gomos foliares apicais; nas pomoideas, pelo contrário, ramificam-se contínua e erraticamente (**esporões tortuosos**) através do abrolhamento de gomos foliares laterais. Os esporões curtos e densos das prunoideas (e.g., cerejeira) são frequentemente conhecidos em fruticultura como **ramalhetes de maio**. Com o tempo, convertem-se, frequentemente, em dardos vegetativos ou verdascas nas pomoideas, e regridem em ramos de madeira estéreis ou chifonas nas prunoideas.

Os **ramos mistos** são macroblastos vigorosos, relativamente compridos, que apresentam diferentes combinações axilares de gomos foliares e florais/mistos. Têm uma enorme expressão na produção das prunóideas e menor importância nas pomóideas. Nas prunóideas, o ramo misto termina obrigatoriamente num gomo foliar ou o ápice acaba por abortar naturalmente (Figura 252-A); nas pomóideas, pelo contrário, o ramo culmina num gomo apical misto (coroado). Os chamados **ramos coroados** são variantes de ramos mistos que possuem apenas um único gomo floral, situada na posição terminal.

As **verdascas** (*brindilas* no Brasil e em países de expressão espanhola) são macroblastos laterais de um ano de idade, finos, relativamente curtos (raramente ultrapassando os 30 cm de comprimento) e frágeis. Apresentam gomos hibernantes foliares nas axilas e terminam num gomo hibernante foliar (**verdascas simples**) ou floral/mista (**verdascas coroadas**) no ápice (Figura 251-C). As verdascas são órgãos de frutificação constantes e muito importantes nas pomoideas; nas prunoideas, são relevantes nos damasqueiros e nas ameixeiras. Alguns agrónomos de língua portuguesa importaram o termo francês *chiffonne* para cunhar a palavra chifona. Nas prunoideas, a **chifona** designa um ramo fino e curto (semelhante à verdasca), mas que apresenta gomos axilares florais ao longo do seu comprimento – encimado por um gomo apical estritamente foliar, eventualmente acompanhado por minúsculas gomos foliares laterais na proximidade imediata do ápice (Figura 252-B).

Os hábitos específicos de frutificação de cada espécie são determinantes na escolha do sistema de condução e das regras de poda de inverno. A macieira e a pereira frutificam essencialmente em dardos coroados, verdascas coroadas e esporões (bolsas), e muito menos em ramos mistos longos. A incidência e a importância económica de cada um destes tipos de órgãos variam dramaticamente com a cultivar. A dominância genética de dardos e verdascas coroados (comuns em cultivares modernas) coloca a frutificação em madeira nova e flexível periférica. Em contraste, as macieiras do tipo *spur* frutificam quase exclusivamente em esporões curtos e tortuosos, inseridos em madeira velha e grossa, localizados no interior da canópia. O pessegueiro frutifica praticamente apenas em ramos mistos vigorosos do ano anterior; as chifonas e os esporões são irrelevantes para a produção comercial. A amendoeira, por seu turno, frutifica sobretudo em chifonas e esporões (ramalhetes de maio), verificando-se, por vezes, a preponderância das primeiras nas cultivares mais vigorosas. As ameixeiras (europeia e japonesa) produzem em abundância esporões e chifonas; os ramos mistos longos têm muito menos significado agronómico do que no pessegueiro. As cerejeiras e as ginjeiras baseiam a sua frutificação em esporões (ramalhetes de maio) agrupados, diferenciando, pontualmente, algumas flores na base de chifonas.

As framboeseiras e as amoreiras — plantas arbustivas do género *Rubus* (Rosaceae) — emitem anualmente caules vigorosos, flexíveis, de crescimento bianual, conhecidos por **turiões** (Figura 253). No seu primeiro ano de vida (fase vegetativa), estes ramos são mistos e portadores de gomos foliares e mistos axilares hibernantes. Estes caules têm origem em gemas adventícias diferenciadas nas raízes superficiais ou, sobretudo, nas plantas adultas e estabelecidas, no abrolhamento de gomos dormentes acumulados numa pequena estrutura basal chamada toíça (Hudson, 1959). No segundo ano de vida, os gomos axilares mistos dão origem a macroblastos floríferos laterais curtos, cada um culminando numa grande inflorescência terminal que produzirá os frutos. A frutificação do pomar é renovada anualmente através de uma poda de limpeza executada durante o inverno, que consiste na eliminação total, rente ao solo, dos turiões que já produziram fruto e esgotaram o seu ciclo de dois anos, preservando os turiões novos de um ano para a colheita seguinte. A videira-europeia, o quivi, o castanheiro-europeu e o diospireiro têm um hábito funcional de frutificação muito semelhante: baseiam a sua produção anual em ramos mistos, nascidos no ano, a partir de gomos mistos dormentes; contudo, como vimos na secção anterior, a posição exata das inflorescências nestes caules novos varia consoante a espécie.

# 9. Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas

## Fases de desenvolvimento nas gramíneas

As gramíneas atravessam anualmente duas **grandes fases fenológicas**: (i) a fase vegetativa, e (ii) a fase reprodutiva. Nas gramíneas anuais, a fase vegetativa principia com a germinação da semente. Nas gramíneas perenes (vivazes), o início desta fase dá-se com a germinação da semente (nas plantas jovens) ou através da ativação primaveril/outonal de meristemas que permaneceram dormentes durante a estação desfavorável (seja por excesso de frio ou de secura). Recorde-se que as gramíneas dispõem estrategicamente de quatro tipos de meristemas na parte aérea: (i) apicais (do caule), (ii) axilares (nas axilas foliares), (iii) intercalares da folha e (iv) intercalares do caule (Quadro 6).

Durante o período de atividade vegetativa, os meristemas caulinares apicais produzem fitómeros (metâmeros) encaixados de forma linear (Figura 254). Nas Pooideae — a subfamília que inclui a maioria das gramíneas pratenses perenes e os cereais anuais de outono-inverno dos climas temperados e mediterrânicos — os entrenós dos fitómeros mantêm-se extremamente curtos até ao momento da diferenciação das inflorescências. Nas restantes subfamílias de gramíneas (e.g., as tropicais Panicoideae), isto nem sempre se verifica. A velocidade a que se formam os novos fitómeros depende fundamentalmente do genótipo da planta e da temperatura ambiente. À medida que os meristemas caulinares apicais progridem e se elevam microscopicamente, deixam para trás, na base de cada novo módulo, agregados de células com capacidade meristemática. Estas células assumirão funções distintas: alongar a folha (meristemas intercalares foliares), alongar os entrenós do caule durante a fase reprodutiva (meristemas intercalares caulinares) ou ramificar a base do caule (meristemas axilares).

## Fase vegetativa

### Diferenciação e crescimento da folha e do pseudocaule

As gramíneas possuem folhas sésseis (sem pecíolo), reduzidas a duas partes funcionais: uma **bainha** (que abraça o caule) e um **limbo** (ou lâmina, livre e fotossintética). Foi demonstrado, do ponto de vista evolutivo, que, nesta família de monocotiledóneas, a bainha é uma modificação de um pecíolo ancestral (Richardson et al., 2021).

Numa fase ainda precoce da diferenciação foliar, no âmbito do meristema apical, a capacidade de divisão celular fica restrita a um meristema intercalar situado na base do limbo. No exato momento em que se diferencia a lígula (o apêndice membranoso na união da bainha com o limbo), este meristema basal cinde-se funcionalmente em dois **meristemas intercalares da folha**: um localizado na base da bainha e outro localizado na região de contacto da bainha com o limbo (**colar**) (v. «Causas da forma da folha»). Estes são, respetivamente, designados por **meristema intercalar da bainha** e **meristema intercalar do limbo** (Esau, 1977).

Enquanto os meristemas intercalares do caule permanecerem inativos (durante a fase vegetativa), o alongamento visível da folha faz-se, em grande medida, graças à proliferação de tecidos na base do limbo. A atividade contínua do meristema intercalar da bainha empurra o limbo para o exterior, mantendo-o, numa primeira fase, numa posição perfeitamente vertical (Figura 254-A). O crescimento intercalar do limbo cessa definitivamente, e a sua dimensão máxima é fixada, logo que o colar e a lígula são expostos à luz solar (Langer, 1979) (Figura 131). Simultaneamente, as células da região do colar expandem-se e endurecem (lenhificam ligeiramente), forçando o limbo a dobrar-se na base e estabelecendo, assim, o ângulo de inserção foliar característico da espécie (Figura 254).

Escondidos e protegidos, os meristemas intercalares da bainha mantêm-se funcionais durante mais algum tempo. Graças a este mecanismo formidável, muitas gramíneas são capazes de repor parcialmente a perda da extremidade superior do limbo por herbivoria ou corte, ativando os meristemas intercalares foliares, mas apenas enquanto a folha em causa não tiver exposto a sua lígula ao exterior. É esta adaptação biológica que permite às gramíneas suportarem o corte contínuo em relvados desportivos e pastagens intensivas.

Nas gramíneas temperadas e mediterrânicas, durante toda a fase de crescimento vegetativo de outono e inverno, os fitómeros mantêm-se muito curtos e os nós encontram-se colapsados (empilhados) uns sobre os outros rente à superfície do solo. Nesta época, as plantas apresentam folhas com um limbo curto e bainhas fortemente sobrepostas e enroladas umas nas outras, formando um tubo rígido denominado **pseudocaule** (Figura 254-A). Cada pseudocaule esconde e abriga, na sua base incrustada no solo, o meristema apical caulinar verdadeiro. Esta disposição arquitetural protege o delicado meristema do frio, da remoção pela herbivoria e do esmagamento pelo pisoteio animal até à chegada da primavera. Além da proteção mecânica, a extrema proximidade espacial entre o sistema radicular e as folhas fotossintéticas, durante esta fase, aumenta a eficiência das trocas de água, nutrientes e fotoassimilados, maximizando o crescimento.

## Afilhamento e inovações

Pouco tempo após a emergência das plântulas (nas espécies anuais) ou da reativação do crescimento primaveril/outonal (nas perenes), os meristemas axilares da base do pseudocaule são ativados e iniciam a produção de novos eixos caulinares idênticos ao principal — ocorre o **afilhamento**. As gramíneas, geralmente, emitem apenas um eixo secundário por cada nó basal. As novas ramificações diferenciam-se, numa primeira fase, na axila das folhas mais velhas do eixo principal (**filhos, perfilhos** em português do Brasil; *tillers*) e, logo em seguida, na axila das folhas basais das novas ramificações (os **netos**). Nas Poaceae vivazes (perenes) e noutras famílias afins de monocotiledóneas, estes filhos de renovação anual designam-se tecnicamente por **inovações** (Figuras 256 e 238). Em termos arquiteturais, as inovações são reiterações basítonas absolutas. Nas gramíneas temperadas, esta ramificação faz-se quase exclusivamente nos nós rentes ao solo; nos trópicos, porém, é frequente o aphilamento (ramificação) estender-se também aos nós aéreos distais (Figura 255).

Muitas gramíneas aphilam abundantemente, diferenciando colmos em grande número a partir dos meristemas axilares das folhas basais (Figura 254). Geralmente, estas inovações crescem protegidas pelo interior das bainhas da folha que lhes deu origem — diz-se, nestes casos, que apresentam um **crescimento intravaginal** (*intravaginal growth*) (Gibson, 2009). Nas espécies ditas **cespitosas** (que formam tufos/toiças densos), os novos colmos brotam compactados numa pequena **toiça** ao nível do solo, que, por vezes, se adensa num rizoma muito curto (Figura 256).

O aphilamento dos cereais de outono-inverno (e.g., trigo-mole, centeio, cevada e aveia) ocorre intensamente no final do outono e durante o inverno, tipicamente a partir do estádio fenológico da "3.ª folha" visível. Nas regiões de inverno muito rigoroso, o aphilamento pode registar dois picos: um no outono e outro no final do inverno (início da primavera). A intensidade com que uma planta aphilha depende do seu genótipo e da interação com fatores abióticos externos (temperatura, disponibilidade de água, nível de azoto no solo e radiação solar).

A radiação solar e o espaço físico têm um forte efeito no aphilamento: quanto menor for a densidade de sementeira, mais luz incide na base da planta, despoletando um aphilamento muito mais intenso. Este princípio fisiológico compensatório é amplamente otimizado nos modernos sistemas de produção de arroz, conhecidos por *System of Rice Intensification* (SRI), onde se utilizam densidades de plantação invulgarmente baixas para forçar um aphilamento explosivo (Uphoff et al., 2011).

No que respeita aos cereais de sequeiro, o trigo-mole possui, geneticamente, um potencial de aphilamento superior ao do centeio. Por conseguinte, em solos de igual fertilidade, os agricultores historicamente utilizam densidades de sementeira (número de sementes por hectare) superiores no centeio do que no trigo, para garantir um número final de espigas semelhante no momento da colheita. Curiosamente, nos sistemas tradicionais de agricultura em Portugal, as densidades de sementeira acabavam por ser semelhantes, pois o trigo-mole ocupava as terras mais férteis e fundas, enquanto o centeio ficava relegado aos solos mais pobres e secos; desta forma, obtinha-se, como agronomicamente convém, um número de colmos por hectare muito superior nas terras boas do que nas terras marginais. Em contrapartida, quando, por razões climáticas adversas, as sementeiras no Norte e no Centro de Portugal tinham de ser forçosamente adiadas para o início da primavera (em vez do outono), os agricultores semeavam o centeio muito mais denso. Isto devia-se ao facto de as cultivares regionais de centeio necessitarem de horas de frio (vernalização) para

afilhar profusamente; na ausência desse frio primaveril, a cultura não afilhava e a densidade populacional tinha de ser garantida *a priori* com mais semente.

Importa notar que este tipo de ramificação basal (afilhamento) não é exclusivo da família das gramíneas. Muitas plantas pertencentes às Cyperaceae, Juncaceae (ordem Poales) e Zingiberales também afilham profusamente a partir de gemas axilares basais. As bananeiras (*Musa* spp., Musaceae), por exemplo, embora não sejam gramíneas, partilham este modelo de desenvolvimento basítono extremo: o seu caule verdadeiro resume-se a um curto rizoma tuberoso subterrâneo, e o tronco visível não passa de um pseudocaule formado por bainhas foliares. Sendo partenocárpica (produz frutos sem semente) e monocárpica (a parte aérea morre após a frutificação), a propagação da bananeira faz-se de forma vegetativa, baseada no processo de afilhamento.

## Rizomas e estolhos

Para além do afilhamento em tufo, a expansão lateral das gramíneas pode envolver a formação ativa de estolhos e/ou rizomas. Algumas espécies produzem estolhos (e.g., as agrostis, *Agrostis* spp.), outras expandem-se por rizomas subterrâneos (e.g., a erva-molar, *Holcus mollis*) e espécies particularmente agressivas utilizam ambos (e.g., o escalracho ou grama-seda, *Cynodon dactylon*). Fisiologicamente, a diferenciação destas estruturas colonizadoras nas gramíneas extratropicais é, de forma genérica, despoletada fotoperiodicamente pela aproximação dos dias longos de primavera.

Em vez de crescerem verticalmente no interior das bainhas como os filhos das espécies intravaginais, os ápices dos rizomas e estolhos perfuram as bainhas foliares da planta-mãe que envolvem o nó onde se inseriram — designando-se este processo por **crescimento extravaginal** (*extravaginal growth*) (Gibson, 2009). Após furarem a bainha, estendem-se na horizontal a rastejar sobre o solo (estolhos) ou mergulham e enterram-se no perfil (rizomas), diferenciando, de forma sistemática, abundantes raízes adventícias em cada novo nó formado.

Nos rizomas e estolhos, as folhas apresentam-se reduzidas e metamorfoseadas em catafilos ou escamas. Estes catafilos assumem três funções: (i) a proteção mecânica dos novos meristemas axilares que se vão formando; (ii) a facilitação aerodinâmica/hidrodinâmica do avanço da estrutura, primeiro ao perfurar a bainha da planta-mãe, e depois ao penetrar no solo rijo (rizomas) ou a camada de resíduos orgânicos à superfície (estolhos); e (iii) a blindagem e proteção absoluta do frágil meristema apical durante este avanço (Figura 257). Contrariamente aos catafilos dos rizomas subterrâneos (que são pálidos e heterotróficos), os catafilos dos estolhos aéreos são frequentemente verdes e ativamente fotossintéticos.

O avanço espacial dos rizomas e estolhos processa-se através do forte alongamento intercalar dos entrenós deixados para trás pelo meristema apical. O número e o comprimento exato destes entrenós varia drasticamente consoante a genética da espécie. Caso os entrenós sejam muito curtos, o rizoma mal sai do sítio e a gramínea adquire uma fisionomia cespitosa (em tufo).

A ramificação da própria rede de rizomas/estolhos pode ser simpodial ou monopodial. Nas gramíneas de rizomas/estolhos simpodiais (de longe os mais frequentes), a extremidade do eixo inflete a dada altura, afasta-se do solo em direção à luz, passa a diferenciar folhas fotossintéticas normais e extingue-se ao transformar-se num filho vertical comum; o avanço horizontal no solo é então continuado pelo abrolhamento de um rizoma/estolho axilar. Nos estolhos de crescimento monopodial, o eixo principal cresce indefinidamente na horizontal, e os novos filhos verticais brotam lateral e autonomamente das axilas dos catafilos ao longo do seu percurso.

## Fase reprodutiva

Com a aproximação da fase reprodutiva (frequentemente sinalizada pelo aumento do fotoperíodo e da temperatura), o meristema apical basal das gramíneas perde a sua forma atarracada, toma uma forma cónica alongada e a taxa de diferenciação de novos primórdios foliares sofre uma forte aceleração. Num dado momento crítico, dá-se a **diferenciação floral**: o meristema vegetativo converte-se num meristema de inflorescência, cessa irreversivelmente a produção de novos fitómeros foliares e principia a diferenciação dos eixos da inflorescência e, depois, dos primórdios florais. Simultaneamente com esta diferenciação (ou logo de seguida), a fisiologia da planta altera-se: regista-se um aumento acentuado da eficiência fotossintética nas folhas mais jovens (para alimentar a reprodução), e o afilhamento cessa por completo sob a ação de uma forte dominância apical. Agronomicamente, é a partir deste ponto sem retorno que o valor nutritivo e a digestibilidade da pastagem começam a decrescer acentuadamente, uma quebra de qualidade que culmina na plena floração.

A ativação coordenada dos meristemas intercalares caulinares (situados na base de cada um dos entrenós distais ainda por alongar) conduz ao alongamento rápido do colmo e à elevação do meristema apical — fenómeno fenológico conhecido por **encanamento**. O encanamento é sempre posterior à diferenciação floral. Os meristemas intercalares caulinares são determinados: cada um deles alonga apenas um entrenó. A fragilidade biomecânica extrema das células meristemáticas tenras e do entrenó recém-formado e ainda não lignificado é contrariada fisicamente pela compressão da bainha da folha que os envolve. Muitas gramíneas exigem uma orquestração perfeita entre a proliferação dos meristemas intercalares caulinares (no interior) e a dos meristemas intercalares da bainha (no exterior). A velocidade do encanamento depende criticamente da temperatura do ar: primaveras quentes e precoces provocam uma antecipação significativa do alongamento do colmo e da floração, enquanto o frio atrasa o processo.

O vigoroso alongamento dos entrenós caulinares distais «empurra» literalmente a inflorescência em formação para cima, forçando-a a atravessar e a emergir pelas bainhas apertadas do pseudocaulo. O período final desta «subida» mecânica da inflorescência ainda imatura pelo interior da bainha da última folha produzida pela planta (designada por **bandeira**) torna-se exteriormente visível sob a forma de um inchaço característico na base dessa última bainha. Este estágio fenológico é conhecido por **emborrachamento** (Figura 259).

Biomecanicamente, o colmo adulto das gramíneas é, em geral, maciço nos nós e fistuloso (oco) nos entrenós. A construção arquitetural de caules ocos e tubulares (como o bambu e a palha de

trigo) requer pouca massa de carbono e energia, recursos metabólicos que a planta pode libertar para investir num crescimento vertical rápido (para fugir ao ensombramento) e na custosa reprodução. Contudo, os entrenós fistulosos cobram o seu preço estrutural: a fragilidade mecânica do colmo. A **acama** (o tombamento generalizado dos caules antes da colheita) nos cereais e nas gramíneas forrageiras constitui um acidente com profundas repercussões económicas na agricultura mecanizada, impedindo a ceifa e apodrecendo o grão.

Para resolver este problema, as gramíneas desenvolveram, ao longo da sua evolução, várias soluções mecânicas elegantes para mitigar os *trade-offs* associados ao caule fistuloso. Primeiro, as bainhas lenhificadas das folhas superiores abraçam com extrema firmeza os entrenós ocos do caule, funcionando como «cintas» exteriores que aumentam substancialmente a sua resistência global ao stresse axial de dobragem e às tensões de cisalhamento provocadas pelo vento. Segundo, muitas gramíneas (particularmente as cespitosas e os cereais aphilhados) crescem e frutificam de forma gregária: os caules aphilhados apoiam-se mutuamente, criando atrito intercaulinar e protegendo fisicamente o grupo da ação lateral do vento, do impacto da chuva e do momento de força exercido pelo peso da própria espiga encharcada — um caso perfeito de "a união faz a força" (Figura 298). Terceiro, os cilindros ocos são notoriamente suscetíveis ao colapso por flambagem (encurvadura e esmagamento lateral da parede do tubo); contudo, os nós sólidos e maciços, regularmente intervalados ao longo do colmo, funcionam como septos transversais de reforço estrutural, travando a deformação da secção tubular e reduzindo criticamente este risco (Shah et al., 2017).

As flores da família Poaceae (gramíneas) são de reduzidíssima dimensão, apétalas e encontram-se estruturalmente organizadas em pequenas e complexas inflorescências parciais altamente especializadas, designadas por **espiguetas** (e estas, por sua vez, agrupam-se na inflorescência principal). As espiguetas formam-se a partir de meristemas cuja folha axilante ancestral desapareceu numa etapa muito recuada da evolução da família. O domínio do vocabulário e o reconhecimento visual das peças florais da espiguetas (glumas, lemas, páleas e aristas) constituem uma ferramenta botânica elementar e estritamente necessária para a correta identificação em chave dicotómica de qualquer gramínea cultivada, ou não.

Finalmente, é imperativo realçar que as gramíneas respondem fisiologicamente à remoção de biomassa (herbivoria animal ou corte da segadeira) de forma radicalmente distinta, consoante o evento ocorra *antes* ou *depois* do encanamento (Figura 258). Antes do encanamento, os meristemas apicais, axilares e intercalares encontram-se totalmente protegidos e acantonados junto à coroa radicular (ao nível do solo), a salvo da lâmina de corte ou do dente do animal. Nestas condições fenológicas favoráveis ao manejo em pastoreio contínuo, a planta responde rápida e vigorosamente à desfoliação, intensificando o aphilhamento (emissão de novos filhos) e repondo a superfície foliar e o vigor através do contínuo alongamento intercalar das folhas cortadas e da emissão de novas folhas pelos ápices intactos. Pelo contrário, se o corte ou o pastoreio coincidir com a fase de encanamento avançado ou plena floração, os meristemas apicais e intercalares produtivos já foram elevados no colmo e são decapitados e perdidos para sempre. Privada do seu aparelho fotossintético e com o ciclo reprodutivo abruptamente abortado, a planta danificada só conseguirá sobreviver e repor a canópia se tiver "energia radicular" suficiente para ativar e recomençar, do zero, o abrolhamento de velhos meristemas axilares adormecidos na coroa basal — uma manobra de recuperação lenta e dispendiosa que nem todas as espécies forrageiras anuais

têm a capacidade fisiológica para executar com sucesso (Briske, 1991).

# 10. Modelos arquiteturais

Dado que constituem um tema avançado de morfologia vegetal, os modelos arquiteturais serão aqui abordados de forma sucinta (para uma análise exaustiva, consulte-se Bell (2008); Hallé et al. (1978) e as referências adiante citadas).

A canópia (parte aérea) das plantas é constituída por um sistema hierarquizado de eixos com diferentes características funcionais, anatômicas e morfológicas. Certos eixos têm uma função primordial de reserva e suporte mecânico; outros expõem as folhas à luz para maximizar a fotossíntese; e outros ainda especializam-se em suportar flores. Cada tipo de eixo, por sua vez, possui uma morfologia própria, definida, por exemplo, pelo tipo e pela intensidade de alongamento, pela filotaxia ou, no caso de existirem, pela posição das inflorescências. Na planta inteira, estes eixos justapõem-se espacialmente de acordo com regras ontogénicas geneticamente definidas, mais ou menos permeáveis ao efeito modelador do ambiente.

A construção da canópia tem, portanto, um forte controlo genético. Quer com abundância, quer com escassez de recursos, em canópias de maior ou menor dimensão, os grandes traços arquiteturais das plantas mantêm-se constantes ao nível da espécie e, eventualmente, ao nível de outras categorias taxonómicas ou mesmo da cultivar nas plantas domesticadas. À semelhança do que acontece com o sistema radicular, o ambiente atua sobre este substrato genético inato e condiciona a forma e o volume finais da canópia.

Os chamados **modelos arquiteturais** (Figura 260) definem o modo como uma planta constrói a sua forma e a arquitetura daí resultante; constituem abstrações teóricas que representam a estratégia de crescimento da canópia seguida pelas plantas (Barthélémy & Caraglio, 2007). A **análise arquitetural das plantas** passa pela identificação e caracterização de todos os eixos (e.g., tronco, pernas, braços e braquiblastos) e culmina na identificação do modelo arquitetural global. Para o efeito, consideram-se caracteres morfológicos 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 restrita à base do tronco (e.g., *Cytisus*) ou não (maioria das árvores); o tipo de alongamento (simpodial vs. monopodial); a orientação topográfica dos ramos (ortotropia vs. plagiotropia); a periodicidade do crescimento (crescimento contínuo vs. crescimento rítmico); e a presença, ausência e posição exata das inflorescências (e.g., terminal vs. lateral) (Figura 260) (Barthélémy & Caraglio, 2007). Importa referir que os hábitos de frutificação têm-se revelado particularmente difíceis de caracterizar pela falta de modelos teóricos inteiramente apropriados para a sua descrição (Laurens et al., 2000).

Reconhecem-se apenas 23 modelos arquiteturais fundamentais nas plantas com semente (espermatófitas), sejam elas herbáceas ou lenhosas. Cada modelo é tradicionalmente designado pelo apelido de um botânico ilustre que tenha contribuído para a sua descrição morfológica (Hallé et al., 1978). Mais recentemente, Chomicki et al. (2017) acrescentaram mais 12 tipos aos modelos originais, de modo a acomodar a diversidade observada na flora fóssil. A diversidade atual dos

modelos arquiteturais atinge o seu expoente máximo nas florestas tropicais. Estão também descritos casos complexos de plantas que seguem dois a três modelos distintos na sua transição para a idade adulta, ou que mudam plasticamente de modelo em função do gradiente de exposição à luz no sub-bosque.

O modelo arquitetural mais simples — o **modelo de Holttum** — consiste num eixo estritamente determinado e não ramificado, que cresce vegetativamente e culmina numa única inflorescência terminal exaustiva (e.g., as espécies monocárpicas de *Agave*, *Asparagaceae*).

A grande maioria das palmeiras (*Arecaceae*) e a papaieira seguem um modelo fisionomicamente próximo, caracterizado por plantas monocaules de crescimento indeterminado (pois as inflorescências são laterais/axilares) e de ritmo contínuo ou descontínuo — o **modelo de Corner**.

A maioria das gramíneas enquadra-se no **modelo de Tomlinson**: plantas monocaules de crescimento determinado, cuja sobrevivência é assegurada por sucessivas ramificações basais posteriores (inovações/afilhamento), interpretáveis como reiterações do eixo original.

No pomar, a macieira jovem segue tipicamente o **modelo de Rauh** (tronco e ramos monopodiais ortotrópicos, com floração lateral) e, com a idade e o peso da frutificação, converge gradualmente para o **modelo de Scarrone** (tronco monopodial, com ramos simpodiais ortotrópicos e floração terminal), mantendo, todavia, características intermédias de ambos (Lauri & Laurens, 2005) (Figura 260).

A utilidade dos modelos arquiteturais transcende a mera descrição visual das formas das plantas. Estes modelos encontram-se desigualmente distribuídos pelas várias regiões biogeográficas do globo terrestre, o que sugere que algumas arquiteturas conferem vantagens adaptativas superiores a outras em determinados habitats. Por exemplo, os modelos caracterizados por um crescimento estritamente rítmico estão ecologicamente associados a climas com estações desfavoráveis pronunciadas, enquanto a dominância estrutural de ramos ortotrópicos ou de ramos plagiotrópicos está intimamente ligada a ambientes de elevada intensidade luminosa (pioneiras) ou a sub-bosques sombrios (climáticas), respetivamente (Chomicki et al., 2017).

# 11. Arquitetura e melhoramento de plantas: a Revolução Verde e o conceito de ideótipo

A **Revolução Verde** das décadas de 1960 e 1970 baseou-se na alteração radical da arquitetura de duas das mais importantes plantas cultivadas do planeta: o arroz e o trigo-mole. Esta transformação assentou na introdução agronómica de cultivares portadoras de **genes ananicantes** (*dwarfing genes*), os quais interferem na regulação hormonal do encanamento, particularmente na via de síntese ou resposta ao ácido giberélico (Peng et al., 1999; Ross et al., 2005).

Ao contrário das cultivares tradicionais — que eram altas e folhosas para ensombrarem o solo e resistirem à competição por infestantes —, estes novos cereais de colmo curto e forte alteraram a alocação dos produtos da fotossíntese. Em vez de investirem fotoassimilados e azoto no crescimento vegetativo de um caule comprido (**palha alta**), desviaram esses recursos para a formação e enchimento do grão, incrementando substancialmente o **índice de colheita** (*harvest index*). Além da produtividade direta, a sua baixa estatura tornou as plantas altamente resistentes à **acama** (tombamento provocado por ventos fortes e chuvas torrenciais no final do ciclo), permitindo uma resposta excecional à adubação azotada sem que o colmo colapsasse.

Contudo, esta nova arquitetura implica *trade-offs* agronómicos significativos. Por serem mais curtas e sombrearem menos o solo, estas variedades revelaram-se muito mais suscetíveis à competição pelas infestantes. Simultaneamente, o consumo de nutrientes disparou, uma vez que as sementes possuem relações C/N e C/P muito mais baixas do que a palha. Consequentemente, o sucesso destas cultivares ananicantes obrigou à adoção de um pacote tecnológico intensivo, dependente da aplicação de herbicidas e de fertilizantes minerais. Com o tempo, o uso de genes para alterar a arquitetura e maximizar o índice de colheita acabou por se generalizar a muitas outras plantas cultivadas.

É inegável que, graças à Revolução Verde, há mais de 50 anos que a oferta de alimentos pelo sistema alimentar mundial ultrapassa o crescimento demográfico, marcando um momento único na história da humanidade. O grande mentor da Revolução Verde, o biólogo e agrónomo estadunidense Norman Borlaug (1914-2009), foi galardoado em 1970 com o Prémio Nobel da Paz em reconhecimento do seu papel na melhoria da segurança alimentar global. A Revolução Verde não está, porém, isenta de críticas, sendo a maior delas a dependência absoluta da atual produção de alimentos em relação ao consumo de combustíveis fósseis (via fertilizantes sintéticos e mecanização).

A modificação da arquitetura continua a ser 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 **ideótipo** (*ideotype*), um modelo ideal de planta a perseguir pelos melhoradores, que combina as características morfológicas e fisiológicas estritamente necessárias para alcançar maior produtividade e qualidade num determinado contexto edafoclimático e socioeconómico (Donald, 1968). De acordo com aquele autor, a componente morfológica do ideótipo do trigo-mole inclui:

- Caule robusto e curto – para garantir a máxima resistência à acama;
- Escasso afilhamento – para evitar a competição interna e aumentar a alocação de fotossintetizados diretamente na parte reprodutiva principal;
- Folhas mais eretas – tornando a canópia mais eficiente na captura luminosa e na conversão da luz em energia química em povoamentos densos;
- Menos folhas pequenas – uma vez que estas reduzem a eficiência global do uso da água;
- Espiga maior – com um maior número de flores (e, subsequentemente, frutos/grãos);
- Presença de arista – para aproveitar o contributo fotossintético direto e favorável desta estrutura na proximidade do grão.

A aplicação deste conceito estende-se a outras culturas. Na macieira, por exemplo, procuram-se, entre outras características morfológicas, árvores que frutifiquem em esporões não demasiado longevos e que produzam naturalmente apenas um fruto por inflorescência, reduzindo a necessidade de monda (P.-É. Lauri & Laurens, 2005).

É importante sublinhar que, enquanto o ideótipo clássico de C. Donald se concentrava quase exclusivamente na arquitetura da parte aérea (canópia), os desafios da sustentabilidade deslocaram o foco atual para a arquitetura subterrânea. Para combater a elevada exigência de fertilizantes (que marcou a Revolução Verde) e mitigar o stresse hídrico agravado pelas alterações climáticas, os melhoradores procuram agora desenvolver **ideótipos radiculares**. O modelo mais conhecido será o *Steep, cheap and deep* (raízes inclinadas, de baixo custo metabólico e profundas) (Lynch, 2013). Esta arquitetura visa criar cultivares cujas raízes crescem rapidamente na vertical para explorar a água e o azoto lixiviados nas camadas mais profundas do perfil do solo, abrindo caminho para uma agricultura menos dependente de agroquímicos e mais resiliente às irregularidades meteorológicas.

No futuro próximo, o aumento do teor de CO<sub>2</sub> atmosférico vai, inevitavelmente, alterar os ideótipos perseguidos pelos melhoradores de plantas. Com concentrações mais elevadas de CO<sub>2</sub>, as plantas não precisam de tantas folhas para fixar a mesma quantidade de carbono. Genótipos com menos folhas (i.e., com menor superfície foliar por unidade de área de solo) transpiram menos água, exigem um menor investimento em massa radicular e podem desviar o carbono fixado nas folhas quase diretamente para a produção de frutos e sementes, gerando ganhos substanciais de produtividade (Srinivasan et al., 2016).

# III. Fenologia

# Ciclo fenológico. Utilidade dos estudos de fenologia.

A **fenologia** tem por objeto a variação espacial e temporal da ocorrência de fenómenos biológicos recorrentes (e.g., abrolhamento dos gomos, floração, frutificação, queda das folhas, migração das aves ou eclosão de ovos de insetos) em função da meteorologia/clima e de outras condições ambientais. O chamado **ciclo fenológico** é entendido como uma sequência de **estádios fenológicos** (= estádios de desenvolvimento fenológico, *development stages*). Nas plantas anuais, estende-se da germinação da semente até à colheita ou senescência da planta — geralmente, abarca todo ou grande parte do ciclo de vida (v. «Sexualidade e ciclo de vida das plantas»). Nas plantas perenes, o estudo do ciclo fenológico inclui todo o ciclo de vida ou parte deste, por exemplo, um ciclo de crescimento (= ciclo vegetativo) anual, o período entre o início da atividade vegetativa e a colheita, ou pode resumir-se a um único surto de crescimento. Retenha-se desde já a ideia de que nas regiões extratropicais e nas regiões tropicais com uma estação seca clara e prolongada, ocorre, por ano, uma única estação de crescimento com um ou mais surtos de crescimento (v. «Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes»). Na ciência das pastagens usa-se muito o conceito de **ciclo de produção** para designar o período de desenvolvimento e crescimento da canópia entre cada corte ou evento de pastoreio.

Os ciclos fenológicos das plantas têm um forte controlo genético. Embora sejam distintos de espécie para espécie, e possam variar a nível infraespecífico (e.g., ao nível da cultivar), os ciclos fenológicos anuais respondem a diversos fatores ambientais, sobretudo de ordem climática. O controlo ambiental do abrolhamento dos gomos e a sua influência na fenologia das plantas foi discutida anteriormente (v. «Quiescência e dormência dos gomos»). Os fatores ambientais que exercem um controlo mais significativo nos ciclos fenológicos anuais após a quebra da endodormência são o fotoperíodo (número de horas de luz), a precipitação e o integral térmico (soma das temperaturas a partir de um determinado limiar ou de uma determinada data). O integral térmico é particularmente importante na gestão das plantas cultivadas.

Nas árvores e arbustos extratropicais, os estádios fenológicos são tradicionalmente seguidos, consoante os hábitos de frutificação, nos gomos florais (e.g., rosáceas de fruto) ou nos gomos mistos (e.g., videira-europeia e castanheiro-europeu) e, depois do abrolhamento, nas estruturas por estas originadas. Tomemos como exemplo a clássica escala fenológica da macieira de Fleckinger (1948) (Figura 261), usada, com ligeiras modificações, até à década de 1990 na maioria das lenhosas frutícolas.

O intumescimento dos gomos florais marca o início do período de atividade vegetativa (os gomos foliares são fenologicamente um pouco mais tardias): 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 internos (*estádio de ponta cinza*), e logo a

seguir surgem evidências dos botões e dos nomofilos que rodeiam a inflorescência (*estádio de ponta verde*). Quando as pétalas rompem o botão, atinge-se o *estádio 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 à polinização; a ordem das restantes etapas da ântese é rigorosamente constante. A floração pode estender-se 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.

Os estudos fenológicos têm uma enorme utilidade em vários domínios da biologia, da agronomia e das ciências do ambiente. Na prática agrícola, permitem padronizar e precisar no tempo a rega, as fertilizações, as plantações, as podas, os tratamentos fitossanitários, a polinização artificial ou a colheita. A sensibilidade da cultura a acidentes meteorológicos varia fortemente com a fenologia; e.g., os cereais são extremamente sensíveis à falta de água no solo no final do afilhamento, no emborrachamento e na floração. O valor nutritivo das plantas forrageiras está também estreitamente correlacionado com o seu estágio fenológico. No melhoramento de plantas, os estados fenológicos são um instrumento indispensável nos programas de seleção de cultivares precoces ou tardias, e na seleção de cultivares com ciclos fenológicos deliberadamente desfasados dos ciclos biológicos de parasitas ou de pragas-chave. Na ecologia e nas ciências do ambiente, fornecem bases metodológicas inestimáveis para o estudo de fenómenos tão importantes como o aquecimento global e as flutuações climáticas interanuais (Menzel et al., 2006).

De facto, as alterações climáticas estão a modificar a fenologia das plantas à escala global. Buitenwerf et al. (2015), por exemplo, demonstraram uma antecipação da data da emergência das primeiras folhas em 54% da superfície terrestre, entre 1981 e 2012. Em alguns casos, ocorre também um atraso da senescência outonal das folhas (Jeong et al., 2011). Estas alterações fenológicas, por sua vez, afetam as trocas de energia entre a superfície terrestre e a atmosfera, condicionam a produtividade primária global e ameaçam espécies com ciclos de vida que dependem da estrita sincronização fenológica com as plantas (e.g., insetos polinizadores emergentes e aves nidificantes) (Peñuelas et al., 2009). Os mecanismos de sincronização anual da meteorologia com o abrolhamento das folhas e das flores são o produto de um longo processo de seleção natural num determinado contexto ambiental estável. As rápidas alterações climáticas em curso podem exceder a capacidade de ajustamento biológico desses mecanismos, resultando num profundo desfasamento ecológico com graves consequências ambientais e económicas (Luedeling et al., 2011; Marquis et al., 2022).

# Escalas fenológicas

No estudo rigoroso da fenologia das plantas são utilizados protocolos padronizados, constituídos por códigos numéricos atribuídos aos estádios (ou estados) fenológicos (as chamadas **escalas fenológicas**), frequentemente acompanhados por desenhos ou fotografias demonstrativas. Estes protocolos, bem como os estádios fenológicos neles reconhecidos, variam consoante a espécie-alvo e os objetivos específicos dos estudos (e.g., monitorização de flutuações climáticas ou emissão de avisos agrícolas para tratamentos fitossanitários).

Historicamente, as escalas de Fleckinger (1948) para a macieira, de Baggiolini (1952) para a videira-europeia e a de Zadoks et al. (1974) para os cereais são as escalas fenológicas mais conhecidas e enraizadas no setor agronómico. Têm, contudo, o grande inconveniente de se aplicarem a uma única espécie (ou a um grupo muito restrito de espécies de fenologia semelhante), não permitindo a comparação direta de dados entre culturas diferentes. Por outro lado, as clássicas escalas de Fleckinger e Baggiolini focam-se quase exclusivamente no desenvolvimento dos gomos florais ou mistos, das inflorescências e das flores — excluindo, na prática, a fenologia estritamente vegetativa da planta.

Para colmatar estas lacunas, surgiu a escala fenológica alargada da **BBCH** (acrónimo de *Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt and CHemical industry*) (Meier, 2001), que constitui hoje a tentativa mais bem-sucedida de normalização universal dos estádios fenológicos das plantas superiores. Desenvolvida originalmente para um vasto leque de espécies cultivadas, com base na arquitetura da escala de Zadoks (Meier et al., 2009), a BBCH tem a enorme vantagem de poder ser generalizada a espécies (cultivadas ou silvestres) para as quais ainda não existem escalas específicas publicadas. Nos últimos anos, a escala BBCH foi amplamente adotada como o padrão internacional, quer nos meios agronómicos, quer em estudos de ecologia fenológica de espécies não cultivadas.

A escala da BBCH utiliza um sistema numérico decimal de codificação. Os **estádios fenológicos principais** são numerados de 0 a 9 e, por sua vez, cada um é subdividido em **estádios fenológicos secundários**, também numerados de 0 a 9 (Quadro 41, Figuras 262 e 263). A cada estágio fenológico (a combinação de dois dígitos) correspondem características morfológicas precisas e de fácil observação no campo.

Os estádios principais (primeiro dígito) designam etapas macroscópicas universais do desenvolvimento da planta:

- O algarismo **0** codifica a germinação (na semente) ou o abrolhamento das gemas foliares (na planta adulta) — dois fenómenos biológicos distintos mas ecologicamente análogos no início do ciclo.
- O estágio **1** refere-se à diferenciação visível de folhas verdadeiras no eixo principal (emergentes da semente) ou nos caules emitidos por gemas foliares

quiescentes/dormentes nas plantas lenhosas.

- O estágio **2** descreve a formação de ramos laterais imediatos (ramos silépticos ou afilhamento).
- O estágio **3** refere-se ao alongamento do caule principal ou emissão de ramos prolépticos.
- A fenologia do desenvolvimento reprodutivo (gemas florais/mistas e emergência de inflorescências) é agregada no estágio **5**.

Os estádios secundários (segundo dígito) codificam categorias de progressão ou percentagens de desenvolvimento dentro de um dado estágio fenológico principal:

- Por exemplo, no estágio principal 0, os estádios secundários **07** e **09** correspondem, respetivamente, à emergência do coleóptilo a rasgar a semente e, posteriormente, à sua emergência visível à superfície do solo.
- O algarismo secundário **3** pode representar fisionomias tão diversas como a 3.<sup>a</sup> folha expandida (código 13), o 3.<sup>o</sup> afilho (código 23), o 3.<sup>o</sup> nó visível (código 33), 30% do comprimento final estimado de uma estrutura (e.g., código 33 no alongamento) ou 30% das flores abertas em plena ântese (código 63).

Em algumas plantas de arquitetura mais complexa, é conveniente introduzir um terceiro algarismo (criando uma **mesoscala** de 3 dígitos) entre os estados fenológicos principal e secundário. Isto aplica-se a culturas como as cucurbitáceas, o tomateiro e a batateira, ou para numerar sequencialmente os múltiplos períodos de crescimento (vagas de abrolhamento) no cacauzeiro, abacateiro e noutras espécies tropicais de crescimento rítmico bem marcado.

Na aplicação prática e de campo da escala da BBCH, é imperativo ter em consideração as seguintes regras operacionais (Hess et al., 1997; Meier, 2001; Meier et al., 2009):

- Estádios fenológicos morfologicamente similares recebem o mesmo código numérico, independentemente da espécie de planta avaliada (normalização universal).
- A avaliação do estágio fenológico pode ser escalada à dimensão da flor individual, da árvore, da população, da parcela agrícola ou mesmo da região. Em agronomia, interessa fundamentalmente avaliar o estágio fenológico médio de uma cultivar à escala da parcela de cultivo.
- Numa avaliação à escala da parcela cultivada (ou de uma população silvestre), o registo do código fenológico deve ser feito com base na observação dos indivíduos mais representativos e medianos do grupo, ignorando os extremos.
- Nas espécies que desenvolvem múltiplos caules desde a base (e.g., gramíneas afilhadas ou arbustos basítonos), a avaliação fenológica padrão deve ser sempre realizada no eixo (caule) principal mais avançado.
- Convenciona-se que um determinado estágio fenológico só é formalmente atingido e codificado quando mais de 50% das plantas da amostra ou da parcela exibem as características morfológicas exigidas por esse estágio.
- Se necessário, utiliza-se um hífen para descrever uma parcela fenologicamente heterogénea, onde um grupo de plantas exhibe vários estádios secundários simultâneos dentro do mesmo estágio principal (e.g., o código "61-67" indica que o pomar tem árvores a iniciar a floração e outras já no fim da floração).

- Os estádios fenológicos principais não são todos igualmente relevantes ou sequer presentes em todas as plantas. Por exemplo, o estágio 2 (emissão de ramificações antecipadas/silépticas) é crítico na monitorização do abacateiro, mas funcionalmente irrelevante nas pomóideas; de igual modo, o estágio 4 (desenvolvimento de órgãos vegetativos de colheita) é crucial na batateira (tubérculos), mas está estruturalmente ausente no ciclo das árvores de fruto.
- Embora, teoricamente, um estágio fenológico principal com um número maior seja cronologicamente mais tardio, na realidade da planta os estádios principais podem decorrer em paralelo (e.g., o estágio foliar 1 e o desenvolvimento da inflorescência 5) ou até inverter a sua ordem lógica aparente (e.g., o desenvolvimento e a abertura das flores [estádios 5 e 6] precedem frequentemente a emissão dos caules vegetativos [estádio 3] em muitas espécies lenhosas como a amendoeira).
- Quando dois ou mais estádios fenológicos principais decorrem notoriamente em paralelo na mesma planta, estes devem ser assinalados na ficha de campo separados por uma barra oblíqua (e.g., "16/22").
- Os estádios fenológicos secundários pontuais são registados e atingidos em dias precisos do calendário agrícola.
- A duração temporal (em dias ou graus-dia) de um determinado estágio fenológico pode ser facilmente calculada a partir do intervalo entre as datas precisas em que foram atingidos dois estádios fenológicos sucessivos.
- A semente seca e dormente, ainda não semeada, recebe, por convenção, o código 00.
- Nas plantas cultivadas anuais, após a colheita mecânica ou a disseminação natural total das sementes, aplica-se o código terminal 99. Nas plantas lenhosas perenes, este mesmo código 99 é utilizado para assinalar a entrada definitiva no período de dormência invernal (repouso vegetativo).

#### QUADRO 41: Escala fenológica universal da BBCH (adaptado de Meier, 2001)

Código principal	Descrição fenológica	Descrição fenológica (inglês)
0	Germinação da semente / Abrolhamento das gemas (inc. enraizamento de estacas e soldadura de enxertias).	<i>Germination / Sprouting / Bud development.</i>
1	Desenvolvimento foliar (no eixo/caule principal).	<i>Leaf development (main shoot).</i>
2	Formação de caules laterais (i.e., caules silépticos / afilhamento).	<i>Formation of side shoots / Tillering.</i>
3	Alongamento do caule principal ou crescimento da roseta basal.	<i>Stem elongation or rosette growth / Shootdevelopment (main shoot).</i>
4	Desenvolvimento de órgãos vegetativos passíveis de colheita (e.g., tubérculos) ou órgãos de propagação vegetativa (e.g., estolhos) / Emborrachamento (nas gramíneas).	<i>Development of harvestable vegetative plant parts or vegetatively propagated organs / Booting (main shoot).</i>

<b>Código principal</b>	<b>Descrição fenológica</b>	<b>Descrição fenológica (inglês)</b>
<b>5</b>	Emergência da inflorescência (no caule principal) / Espigamento.	<i>Inflorescence emergence (main shoot) / Heading.</i>
<b>6</b>	Floração e ântese (no caule principal).	<i>Flowering (main shoot).</i>
<b>7</b>	Desenvolvimento e crescimento do fruto.	<i>Development of fruit.</i>
<b>8</b>	Maturação fisiológica do fruto e da semente.	<i>Ripening or maturity of fruit and seed.</i>
<b>9</b>	Senescência da planta / Início da dormência (nas plantas lenhosas).	<i>Senescence / Beginning of</i>

# IV. Tipos fisionómicos

# Acerto conceptual

A **classificação biológica** é um modo, entre muitos outros, de arrumar as plantas em grupos internamente consistentes. Embora reflita relações de parentesco e possua um elevado valor preditivo (e.g., da estrutura floral e anatómica), a classificação biológica tem uma utilidade limitada em alguns contextos. Por exemplo, o **espectro taxonómico** (*taxonomic spectrum*), i.e., a distribuição das espécies por famílias botânicas, oferece uma informação muito limitada sobre a ecologia das comunidades vegetais (sinecologia). Isto acontece porque plantas de uma mesma família podem ter ecologias e formas muito distintas (e.g., leguminosas herbáceas vs. leguminosas arbustivas) e, inversamente, plantas de famílias evolutivamente distantes convergem em ecologias similares devido a pressões seletivas idênticas (e.g., plumbagináceas e quenopodiáceas adaptadas à salinidade dos alcantilados marinhos).

O agrupamento das plantas em função da sua forma exterior (fisionomia) é uma alternativa extremamente útil, por exemplo, no estudo da vegetação em territórios de flora mal conhecida, na exploração de síndromes de adaptação ao fogo, à herbivoria ou à secura edáfica à escala do ecossistema ou, como se referiu, em estudos de sinecologia. Os grandes biomas terrestres (e.g., deserto, estepe, taiga ou floresta tropical) são primariamente definidos a partir do tipo fisionómico vegetal dominante. Uma vez que a evolução produziu uma imensa variedade de formas nas plantas, existem múltiplas soluções metodológicas para as organizar em **tipos fisionómicos** (*plant growth form* ou *growth form*), i.e., em grupos cujas plantas partilham uma morfologia externa similar.

Os tipos fisionómicos são, aliás, a componente-chave no estabelecimento de **grupos funcionais de plantas** (*plant functional groups*) — sistemas que categorizam as plantas em função do papel ecológico e biogeoquímico que desempenham ao nível do ecossistema (uma temática não detalhada nesta publicação). Importa salientar que o conceito puramente morfológico de **modelo arquitetural** afasta-se conceptualmente do conceito de tipo fisionómico, porque o primeiro é independente da dimensão final das plantas e da posição (em relação à superfície do solo) das gemas de renovação (ou renovo) da parte aérea que garantem a sobrevivência na estação desfavorável (v. «Modelos arquiteturais»).

A distinção entre «tipo biológico» e «tipo fisionómico» não é sempre clara na literatura; alguns autores, inclusivamente, sinonimizam erroneamente os dois conceitos. Para Barkman (1988), pertencem ao mesmo **tipo biológico** (ou biótipo; *plant life form*) as plantas que partilham as mesmas adaptações morfológicas e/ou fisiológicas a um dado fator ecológico restritivo (e.g., o frio ou a seca). Em contraste, os tipos fisionómicos são meros grupos de plantas com morfologia externa semelhante, cujas semelhanças foram agrupadas sem referência a hipotéticas vantagens adaptativas. Na bibliografia internacional, constata-se uma forte tendência a reservar o conceito ecológico de *life form* e, por conseguinte, de «tipo biológico», para a classificação clássica de Raunkiaer (1934) ou para outros sistemas de classificação ecológica baseados exclusivamente nas estratégias de proteção dos meristemas durante os períodos desfavoráveis do ano. Em português

européu, está consolidada a designação «**tipo fisionómico**» sem grandes exigências conceptuais.

A classificação global das plantas em ervas, arbustos, árvores e lianas é, talvez, o mais antigo e simples sistema de classificação fisionómica.

- As **ervas** são plantas anuais, bienais ou perenes, de consistência estritamente herbácea, i.e., verdes, tenras e sem evidência externa de tecidos secundários lenhificados (v. «Situação e consistência do caule»). Se se apresentarem ligeiramente lenhosas na base, dizem-se **sufruticosas**. As plantas herbáceas perenes (ou vivazes) têm um ciclo de vida com duração igual ou superior a três anos. Existe, em agronomia e jardinagem, a tendência para aplicar o termo **vivaz** às plantas cuja parte aérea herbácea seca e morre no inverno, mas que se renova anualmente na primavera a partir de órgãos subterrâneos de reserva (rizomas, tubérculos, bolbos, etc.).
- Por definição arquitetural, as **árvores** têm um tronco lenhoso indiviso (monocaula na base), que se ramifica a uma distância variável do solo (acrotonia dominante). As árvores são, e sempre foram, os maiores organismos vivos terrestres do planeta.
- Os **arbustos**, pelo contrário, ramificam-se abundantemente desde a base (basitonía) e raramente ultrapassam 5 m de altura. As árvores e os arbustos exibem um forte crescimento secundário e uma consistência lenhosa — genericamente, são designados por **plantas lenhosas**. Utilizando a terminologia adiante discriminada, a fisionomia dos arbustos abrange os caméfitos e os nano a microfanerófitos de Raunkiær; já todos os tipos de fanerófitos (desde nanofanerófitos a megafanerófitos) podem assumir a forma arbórea.
- Uma **liana** (= planta escandente) é, especificamente, uma trepadeira de caule lenhoso (e.g., videira). As ervilhacas (*Vicia*, Fabaceae), por oposição, são um clássico exemplo de **trepadeiras herbáceas**.

# Sistema de Raunkjær

O sistema de tipos fisionômicos mais utilizado em ciência da vegetação foi proposto em 1934 pelo botânico dinamarquês Christen C. Raunkjær (1860-1938) (Quadro 42, Figuras 264 e 265). Fundamenta-se na posição (em relação à superfície do solo e durante a estação desfavorável ao crescimento vegetativo) das gemas que renovam a parte aérea da planta.

## QUADRO 42: Tipos fisionômicos de Raunkjær

Tipo	Descrição e Exemplos
TIPOS MAIORES	
<b>Terófitos</b> (plantas anuais)	Concluem o ciclo de vida num único ano, atravessando o período desfavorável exclusivamente na forma de semente.
<b>Criptófitos</b>	Plantas vivazes com gemas de renovação ocultas no solo ou na água. Reconhecem-se 3 subtipos de criptófitos (v.i.).
<b>Hemicriptófitos</b>	Plantas vivazes ou bienais com gemas de renovo localizadas à superfície do solo. Regra geral, são estolhosos (e.g., morangueiro, <i>Fragaria vesca</i> , Rosaceae), cespitosos (e.g., numerosas gramíneas vivazes) ou arrosetados; neste último caso, dispõem de uma roseta de folhas à superfície do solo durante a estação desfavorável que protege as gemas de renovo (e.g., soagem, <i>Echium vulgare</i> , Boraginaceae).
<b>Caméfitos</b>	Plantas com gemas de renovo a menos de 25 cm da superfície do solo. O conceito de caméfito abarca pequenos arbustos (caméfitos sufruticosos; e.g., <i>Thymus zygis</i> , Lamiaceae), plantas decumbentes ou em forma de almofada, plantas rizomatosas ou estolhosas (caméfitos reptantes; e.g., <i>Vinca</i> , Apocynaceae), plantas cespitosas (e.g., inúmeras gramíneas) e algumas plantas gordas (e.g., <i>Sedum</i> , Crassulaceae).
<b>Fanerófitos</b>	Plantas perenes com gemas de renovo a mais de 25 cm da superfície do solo. Reconhecem-se 5 subtipos de fanerófitos (v.i.).
SUBTIPOS DE CRIPTÓFITOS	
<b>Geófitos</b>	Gemas ocultas no solo abrigadas em rizomas, cormos, tubérculos, bolbos ou raízes tuberosas; e.g., «lírios» ( <i>Iris</i> , Iridaceae).

Tipo	Descrição e Exemplos
<b>Hidrófitos</b> (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; e.g., ranúnculos-de-flor-branca ( <i>Ranunculus</i> sect. <i>Batrachium</i> , Ranunculaceae), lentilhas-de-água ( <i>Lemna</i> , Araceae) e utriculárias ( <i>Utricularia</i> , Lentibulariaceae).
<b>Helófitos</b> (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; e.g., tábua-larga ( <i>Typha latifolia</i> , Typhaceae).
SUBTIPOS DE FANERÓFITOS	
<b>Fanerófitos escandentes</b>	Lianas (= trepadeiras) lenhosas; elevam-se acima do solo apoiadas noutras plantas ou em suportes inanimados (e.g., <i>Bougainvillea glabra</i> , Nyctaginaceae), por meio de gavinhas, de raízes aéreas (e.g., hera, <i>Hedera helix</i> , Araliaceae), espinhos, acúleos (e.g., <i>Rosa</i> e <i>Rubus</i> , Rosaceae), ou por enrolamento de caules volúveis (e.g., lúpulo, <i>Humulus lupulus</i> , Cannabaceae).
<b>Nanofanerófitos</b>	Fanerófitos com gemas de renovo entre 25 cm e 2 m acima do solo; e.g., esteva ( <i>Cistus ladanifer</i> , Cistaceae).
<b>Microfanerófitos</b>	Fanerófitos com gemas de renovo entre 2 e 8 m acima do solo; engloba pequenas árvores e arbustos altos; e.g., giesta-das-vassouras ( <i>Cytisus scoparius</i> , Fabaceae) e muitas espécies de <i>Combretum</i> e <i>Terminalia</i> (Combretaceae) das savanas africanas.
<b>Mesofanerófitos</b>	Árvores médias a grandes, com gemas de renovo entre 8 e 30 m acima do solo; engloba a maioria das árvores da flora portuguesa; e.g., carvalhos europeus ( <i>Quercus</i> subgén. <i>Quercus</i> , Fagaceae) e o mopane ( <i>Colophospermum mopane</i> , Fabaceae) do Sul de África.
<b>Megafanerófitos</b>	Fanerófitos com gemas de renovo a mais de 30 m de altura da superfície do solo; não existem megafanerófitos na flora autóctone de Portugal. Muitas das árvores emergentes das florestas tropicais húmidas são megafanerófitos; e.g., sumaumeira ( <i>Ceiba pentandra</i> , Malvaceae, subfamília Bombacoideae).

O sistema de Raunkjær apresenta três grandes vantagens: (i) é de fácil compreensão e aplicação no campo; (ii) o **espectro de tipos biológicos** (ou fisionómicos) pode ser quantificado e comparado entre comunidades vegetais ou territórios ecologicamente homogéneos; e (iii) este espectro, por sua vez, está fortemente correlacionado com o clima, os padrões de perturbação e diversos fatores ambientais. Tem, contudo, o inconveniente de ser difícil de generalizar para o mundo tropical equatorial (onde não há uma estação desfavorável óbvia). Existem outros sistemas alternativos na bibliografia florística, como os sistemas de Du Rietz ou o sistema de Raunkjær alargado por Mueller-Dombois e Ellenberg (1974).

Os terófitos, geófitos e hemicriptófitos caem no conceito geral de erva. As ervas produzem tecidos tenros, de curta duração, fotossinteticamente eficientes e «baratos» do ponto de vista do investimento energético. Após um evento de perturbação (e.g., fogo ou herbivoria), são capazes de repor rapidamente a canópis a partir de semente ou da ativação de meristemas situados à superfície ou enterrados no solo.

Os caméfitos e os fanerófitos, pelo contrário, investem maciçamente na ocupação do espaço com estruturas lenhosas perenes. Os arbustos, por precaução evolutiva, mantêm órgãos de renovo próximos do solo ou um abundante banco de sementes. Os micro a megafanerófitos arbóreos investem no crescimento vertical e na competição estrita pela luz, atrasando a reprodução sexual (passagem à idade adulta) e desinvestindo nos órgãos subterrâneos de regeneração assexuada. As árvores estão, necessariamente, adaptadas a regimes de perturbação de muito baixa intensidade e/ou com ciclos de recorrência muito alargados no tempo (Klimešová, 2025).

As plantas anuais (terófitos) dependem exclusivamente da semente para enfrentar os períodos desfavoráveis. O ciclo de vida anual é uma solução evasiva e ótima para climas com estações secas muito longas (e.g., desertos e regiões de clima mediterrânico seco a árido), para solos de reduzida capacidade de retenção de água (e.g., cristas rochosas e areias profundas e móveis) ou para habitats sujeitos a perturbações profundas em ciclos curtos (e.g., solos agrícolas mobilizados).

Os **geófitos** (plantas com gemas de renovo subterrâneas, em bolbos, rizomas, tubérculos subterrâneos ou raízes) são particularmente abundantes sob o clima mediterrânico, destacando-se em áreas muito sujeitas à perturbação pelo fogo e em alguns habitats ciclicamente perturbados com severidade, como as dunas primárias e as margens inundáveis dos rios. Nas áreas de clima árido que bordejam o deserto do Namibe, impressiona a súbita explosão de plantas bulbosas quando a precipitação se desloca da estação quente (clima tropical) para a estação fria (clima mediterrânico), a sul de Walvis Bay.

Os **hemicriptófitos** (plantas com gemas de renovação ao nível do solo) têm uma enorme expressão em climas muito frios (e.g., tundra ártica ou de alta montanha) e/ou muito secos (e.g., estepe asiática e norte-americana, bem como na savana climática tropical). A perturbação combinada do fogo sazonal e do pastoreio de grandes herbívoros (mega-herbívoros) explica a importância da savana em África, que ocupa mais de 50% da superfície do continente (Osborn et al., 2018). Em climas mais benignos, as comunidades hemicriptofíticas são preponderantes na orla de bosques, em espaços submetidos a pastoreio e/ou corte mecânico, ou em áreas regularmente percorridas por fogos de média/baixa intensidade (pastagens perenes).

As perdas de água por transpiração são proporcionais à biomassa aérea, i.e., à dimensão total da canópis exposta. Por conseguinte, o coberto arbustivo (**caméfitos** e **nanofanerófitos**) ganha dominância na paisagem vegetal nas regiões insuficientemente pluviosas para sustentar um coberto florestal contínuo (e.g., nas franjas áridas do deserto do Saara, o Sahel). Em territórios mais húmidos, a expansão de matos arbustivos pode resultar do processo de sucessão ecológica: uma transição, por abandono, da vegetação herbácea (pastagens ou terras agrícolas) em direção ao clímax florestal ou, pelo contrário, uma degradação de formações florestais pré-existentes devido à perturbação severa pelo fogo, corte ou pastoreio.

Genericamente, estima-se que a vegetação herbácea não cultivada (excluindo pastagens semeadas), dominada por terófitos e hemicriptófitos, cobria, em 2010, cerca de 13,4% da superfície emersa do planeta; os matos (formações de plantas arbustivas) e as florestas cobrem, respetivamente, 13,4% e 11,5% da superfície terrestre (Gong et al., 2013). Os ecossistemas com uma componente estrutural substancial de plantas arbustivas, que vão desde a vegetação de savana até aos sub-bosques florestais, cobrem quase 45% da superfície terrestre (Götmark et al., 2016).