

O corpo vegetativo das plantas

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

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

- I. A raiz

- 1. Natureza e funções da raiz
- 2. Anatomia da raiz
- 3. Morfologia externa da raiz
- 4. Modificações da raiz causadas por microrganismos

- II. O caule

- 1. Natureza e funções do caule
- 2. Anatomia do caule
- 3. Morfologia externa do caule

- III. A folha

- 1. Natureza e funções da folha
- 2. Filomas
- 3. Anatomia da folha
- 4. Morfologia externa da folha

I. A raiz

1. Natureza e funções da raiz

A **raiz** é um dos três órgãos fundamentais das plantas. Evoluiu após o caule e antes da folha (volume II). Ao contrário dos caules e das folhas, o sistema radicular apresenta gravitropismo positivo (cresce ao afundar-se no solo) e, salvo raras exceções, permanece oculto no solo durante todo o ciclo de vida das plantas. Além do gravitropismo positivo, caracterizam a raiz a simetria radial, a ramificação endógena, a presença de pelos radiculares e de caliptra, e a ausência de adaptações à fotossíntese (e.g., estomas e cloroplastos) (Groff & Kaplan, 1988; Kenrick & Strullu-Derrien, 2014). As raízes não têm nós porque não têm meristemas axilares nem suportam folhas.

As raízes desempenham múltiplas funções, combinadas de diferentes formas, consoante as espécies, e distribuídas desigualmente por todo o sistema radicular (Quadro 10). A absorção e o transporte de água e nutrientes, a ancoragem ao solo e a acumulação de reservas são as funções mais evidentes.

Entende-se por **rizosfera** o volume de solo influenciado pela atividade radicular. A absorção está concentrada nas extremidades radiculares. Em geral, apenas 10% do comprimento total do sistema radicular absorve água, e não mais de 30% participa da captura de nutrientes (Hodge et al., 2009). As raízes de maior diâmetro transportam água e nutrientes em direção à parte aérea, fotoassimilados no sentido inverso, prendem as plantas ao substrato e, nas plantas perenes, desempenham uma importante função de reserva.

A robustez da fixação ao substrato depende, em grande medida, da biomassa aérea e da altura da canóvia, das características do substrato (e.g., profundidade útil do solo, ocorrência de impermees e encharcamento) e das condições ambientais (e.g., presença de competidores). As raízes (e os caules) acumulam e libertam hidratos de carbono não estruturais – funcionam como **fontes** (*sources*) ou como **sumidouros** (*sinks*) – de modo a manter o corpo da planta adequadamente abastecido com a energia necessária para o crescimento e reprodução, e para gerir eventos de perturbação (e.g., fogo e herbivoria) e variações, periódicas ou não, das condições ambientais (e.g., ciclo anual das estações ou secas extremas) (Pregitzer, 2008).

A grande maioria das plantas absorve água e nutrientes do solo pelas raízes, mas há exceções. Nas plantas parasitas, os nutrientes e a água são obtidos, total ou parcialmente, dos seus hospedeiros pela ação de raízes ou de caules metamorfoseados em haustórios (Quadro ???). As plantas epífitas extraem com raízes aéreas especializadas nutrientes de resíduos orgânicos (e.g., folhas mortas), de partículas inorgânicas arrastadas pelo vento (e.g., argilas), e da água da chuva ou dos nevoeiros. Nas bromélias (Bromeliaceae) epífitas, a absorção de água e nutrientes é feita por pequenas escamas situadas na base das folhas, mergulhadas na água que enche as bainhas; as raízes aderem as plantas ao substrato.

QUADRO ???. Funções da raiz (fontes diversas)

Função	Descrição
Absorção de água e nutrientes	Função primordial da raiz. Da maioria dos elementos essenciais que constituem o corpo das plantas terrestres, apenas o carbono e o O ₂ não são totalmente, ou em grande parte, extraídos do solo pela raiz.
Ancoragem	O substrato mais comum é o solo. Em muitas trepadeiras, as raízes aéreas desempenham a mesma função em outros substratos (e.g., superfícies rochosas e/ou outras plantas).
Assimilação	Função rara na natureza (raízes clorofilinas). E.g., as raízes aéreas de várias orquídeas são verdes e realizam fotossíntese; <i>Trapa natans</i> (Figura 48).
Colonização de novos espaços	Através de raízes, geralmente plagiotrópicas, com capacidade de emitir pólvas ou rebentos radiculares.
Exclusão de substâncias tóxicas	Assim como absorve eficientemente nutrientes do solo, a raiz impede a entrada no corpo das plantas de substâncias tóxicas (e.g., cloreto de sódio em solos salinos), graças à seletividade da endoderme.
Leitura e integração de sinais ambientais	Todos os órgãos vegetativos são sensíveis a sinais ambientais, como a gravidade, a humidade e obstáculos mecânicos.
Interação com microrganismos	As raízes interagem abundantemente com microrganismos na rizosfera, alguns dos quais estabelecem relações simbióticas, como bactérias diazotróficas e fungos micorrízicos.
Persistência	Garante a sobrevivência em habitats perturbados ciclicamente ou com uma estação desfavorável prolongada (e.g., geófitos).
Proteção contra a herbivoria	Envolve a produção de compostos tóxicos ou repelentes; raramente, apresenta raízes metamorfoseadas em espinhos.
Reserva	Função evidente nas raízes tuberosas. Os tecidos parenquimatosos das raízes com crescimento secundário desempenham um papel particularmente importante na acumulação de reservas.
Síntese de reguladores de crescimento	Sobretudo de citoquininas e giberelinas.
Transporte	O transporte de água e nutrientes até ao caule e a redistribuição dos produtos da fotossíntese provenientes da parte aérea são desempenhados pelas partes mais velhas do sistema radicular.
Trocas gasosas	Direta ou indiretamente, todas as células vegetais efetuam trocas gasosas com a atmosfera ou com a atmosfera do solo. Algumas espécies possuem raízes especializadas nessa função (pneumatóforos).

2. Anatomia da raiz

Estrutura primária da raiz

O corpo primário da raiz é formado pelo meristema apical radicular. Num corte transversal de uma raiz primária, distinguem-se, do exterior para o interior, as seguintes camadas tecidulares (Figura 49): (i) a epiderme, (ii) o córtex primário e (iii) o cilindro central. As características histológicas dos tecidos radiculares estão escritas no ponto «Tecidos vegetais».

Meristema apical radicular e coifa

O sistema radicular é construído pelo meristema apical radicular (Figura 50). No promeristema radicular distingue-se um **centro quiescente** (*quiescent centre*), com um número variável de células iniciais (**geralmente** apenas quatro em *Arabidopsis*) de baixa ou nula atividade mitótica, que se esbate, ou anula, nos períodos de repouso vegetativo (Van Den Berg et al., 1997). As células do centro quiescente parecem exercer algum controlo sobre o funcionamento das células iniciais (estaminais) imediatamente vizinhas e retomam a atividade meristemática se as células vizinhas forem danificadas (Jenik et al., 2007). Numa posição proximal relativamente ao promeristema reconhecem-se três regiões tecidulares meristemáticas de transição – a **protoderme**, o **meristema fundamental** e o **procâmbio** (v. «Meristemas») – constituídas por células progenitoras (Figuras 50 e 51).

O meristema apical está permanentemente protegido pela **caliptra** (= coifa; *root cap, calyptra*), uma estrutura em forma de capuz que protege as células meristemáticas do contacto direto com as partículas do solo e lubrifica o avanço das raízes. Além da proteção e lubrificação, a coifa é o órgão sensorial da raiz: contém células especializadas com amiloplastos densos e móveis – os **estatólitos** – que sedimentam em resposta à gravidade, orientando o crescimento da raiz para baixo (**gravitropismo positivo**).

Em posição distal em relação ao centro quiescente, distingue-se um grupo de células meristemáticas formadoras da caliptra, a caliptrogene (*calyptragen*) ou a dermatocaliptrogene. A **caliptrogene** é um meristema bem delimitado que produz apenas caliptra, característico de muitas monocotiledóneas; a **dermatocaliptrogene** produz, para a frente (distalmente), caliptra e, para trás (proximalmente), epiderme, sendo frequente em muitas eudicotiledóneas (Evert et al., 2006). Uma e outra, necessariamente, ausentes do meristema apical caulinar.

À medida que as raízes se alongam, a caliptra liberta para o exterior uma mucilagem lubrificante – o **mucigel** –, maioritariamente constituída pela desagregação das camadas celulares externas, em contínuo substituídas por outras provenientes da atividade meristemática interna. Portanto, o meristema apical radicular diferencia células de natureza distinta, tanto distalmente quanto proximalmente em relação ao centro quiescente. O meristema apical caulinar, pelo contrário,

apenas forma células para trás do promeristema, e sua proteção é realizada de outro modo (pelos primórdios foliares).

As plantas exsudam, do ápice radicular para a rizosfera, 20-40% dos fotoassimilados, cerca de metade na forma de mucigel. Além da lubrificação do avanço radicular, os exsudados promovem microrganismos benéficos (e.g., simbioses) em detrimento de outros prejudiciais, intervêm nos mecanismos de reconhecimento e estabelecimento de simbioses a nível radicular (e.g., com rizóbios e fungos micorrízicos), facilitam a absorção de nutrientes e permitem a distinção entre raízes próprias e alheias (Canarini et al., 2019; Venturi & Keel, 2016).

Epiderme e córtex

A **epiderme** da raiz é normalmente **unisseriada**, desprovida de estomas, e com uma cutícula delgada mais permeável a gases e à água do que as cutículas de caules e folhas. A epiderme é **multisseriada** nas raízes com velame. Na zona pilífera, as células epidérmicas prolongam-se para o exterior sob a forma de pelos radiculares (v.i.) (**Figura 57**).

O **velame** (*velamen*) é comum em espécies epífitas tropicais, em particular das famílias Orchidaceae e Araceae. Consiste numa espessa epiderme multisseriada (com várias camadas de células), esponjosa, de células com paredes secundariamente espessadas, mortas na maturidade. Estas células mantêm-se túrgidas e húmidas por muito tempo após as últimas chuvas. Nos períodos secos, as células cheias de ar dão ao velame um aspeto esbranquiçado. O velame desempenha várias funções: absorção de água e nutrientes, proteção mecânica, e evita a dessecação das camadas mais internas da raiz, onde se encontram os tecidos vasculares.

A **hipoderme** (*hypodermis*) é uma camada uni- ou pluricelular de células morfologicamente distintas (geralmente mais regulares) das demais células corticais, situada por baixo da epiderme. As paredes celulares da hipoderme podem apresentar bandas de Caspary, com lenhina e suberina, a reforçar a seletividade radicular, tomando, assim, o nome de exoderme (exodermis) (**Figura 53-A**) (Schreiber & Franke, 2011). À semelhança da endoderme, a exoderme pode apresentar células de passagem que atuam como janelas de absorção seletiva de água e nutrientes (e.g., fosfato) e como pontos de entrada para fungos micorrízicos. O tomateiro, o arroz e o milho são três plantas cultivadas com exoderme (Hose et al., 2001).

A exoderme é mais frequente em plantas de habitats xéricos ou nas raízes que progridem perto da superfície do solo, onde reduz significativamente as perdas de água para o exterior (Dickison, 2000). A exoderme desempenha uma função vital em plantas de zonas alagadas (como o arroz): constitui uma **barreira à perda radial de oxigénio** (*radial oxygen loss barrier*). Ao impermeabilizar a periferia da raiz, a exoderme impede que o oxigénio transportado pelo aerênquima escape lateralmente para o solo anóxico, garantindo que este chegue à extremidade radicular e mantenha o meristema apical vivo (Colmer, 2003).

Constitui o **córtex radicular** a porção de tecido fundamental, tipo parênquima (fundamental ou de reserva), localizada entre a epiderme e o periciclo, exclusiva (**Figuras 53 e 54**). O córtex inclui também a hipoderme (nem sempre presente) e a endoderme. Na raiz primária, o córtex geralmente é mais espesso do que o cilindro central. As células do córtex apresentam uma forma arredondada, paredes celulares delgadas e abundantes espaços intercelulares. Têm uma

importante função de reserva, óbvia nas raízes tuberosas, e geralmente são transparentes. Na proximidade da epiderme, ou da endoderme, podem percorrer o córtex feixes de esclerênquima (fibras corticais). O funcionamento das raízes contrácteis depende de células corticais especializadas (v. «Metamorfoses da raiz»). Quando presente, o aerênquima desenvolve-se nesta parte anatómica da raiz. Numa análise comparativa da estrutura primária da raiz e do caule nas plantas vasculares, o córtex radicular sobressai pela espessura e pela regularidade do seu contorno.

Na **endoderme** (*endodermis*), a camada mais interna do córtex, observam-se, nas paredes radiais e transversais, deposições de lenhina e suberina - as **bandas de Caspary** (*Caspian strips*) (Figura 52). Estudos recentes indicam que a lenhina forma a estrutura base da banda, à qual, num estágio de desenvolvimento ligeiramente mais avançado, soma-se a suberina (Andersen et al., 2015). A endoderme é bem nítida nas monocotiledóneas, onde as células frequentemente atingem um estágio de maturação avançado, apresentando espessamentos de parede em forma de "U" ou "O". As **células de passagem** (*passage cells*) são células endodérmicas que permanecem no estágio inicial (apenas com bandas de Caspary), não desenvolvendo as lamelas de suberina ou paredes secundárias espessas típicas das células vizinhas (Evert et al., 2006). São particularmente abundantes nas raízes das 'dicotiledóneas' (e em algumas monocotiledóneas jovens) e, por regra, situam-se em frente aos polos de protoxilema (Figura 56).

A impermeabilização da parede celular endodérmica obriga a água e os nutrientes, que circulam pelos espaços intercelulares e pelas paredes celulares da epiderme e do córtex (via apoplástica), a atravessar a membrana plasmática e penetrar no citoplasma (via simplástica) para chegar ao cilindro central. A endoderme tem, assim, um papel fundamental na seletividade da absorção radicular ("efeito de filtro") e impede o retorno (refluxo) dos nutrientes acumulados no xilema para o solo (Barberon, 2017). Por essa razão, é funcional logo abaixo do ápice radicular, na zona pilífera.

Cilindro central

O **cilindro central**, ou **estela** (*stela, central cylinder*), é delimitado exteriormente por uma camada geralmente unisseriada de células, o **periciclo** (*pericycle*). O periciclo pertence à estela porque tem origem no mesmo grupo de células meristemáticas (procâmbio) que produz o tecido vascular (Esau, 1977). Seguem-se-lhe, em direção ao interior da raiz, os tecidos vasculares e, por vezes, no centro, uma massa de células parenquimatosas ou esclerenquimatosas - a **medula** (*pith, medulla*) (Figura 53).

O periciclo é constituído por células parenquimatosas, compactas, sem espaços intercelulares que mantêm a capacidade meristemática (células totipotentes). As raízes laterais diferenciam-se no periciclo; têm **origem endógena**. Geralmente, partes do câmbio vascular e a totalidade da primeira felogene têm também origem nas células do periciclo no início do crescimento secundário. Embora característico da raiz, em algumas espécies, o periciclo estende-se até ao caule primário (Esau, 1977).

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

individualizados – separados por camadas estreitas de parênquima (parênquima vascular) ou esclerênquima – com apenas um tipo de tecido vascular. Alternos (= radiais), porque os cordões de xilema e de floema se sucedem, alternadamente, de forma concêntrica, concentrados na periferia do cilindro central. Nas gimnospermas e nas eudicotiledóneas com crescimento secundário, o câmbio vascular diferenciar-se-á posteriormente entre estes polos de xilema e floema; nas monocotiledóneas, mesmo que tenham crescimento secundário, tal não acontece. As designações de feixe aberto ou fechado geralmente aplicam-se apenas ao caule primário.

Consoante o número de feixes (= polos ou raios) de xilema, as raízes primárias dizem-se **diarcas** (2 feixes), **triarcas**, **tetrarcas** ou **poliarcas** (vários feixes). Geralmente, as raízes das 'dicotiledóneas' são di, tri ou tetrarcas (Figura 54) e as das monocotiledóneas poliarcas (Figura 53). As monocotiledóneas frequentemente apresentam uma medula central ampla, embora, em alguns casos (e.g., trigo-mole), possa existir um grande vaso de metaxilema no centro.

A diferenciação do xilema primário na raiz é **centrípeta**: primeiro, forma-se o **protoxilema** numa posição periférica, junto ao periciclo; os elementos do **metaxilema** diferenciam-se posteriormente em direção ao centro, apresentando maior diâmetro. Devido à maturação de fora para dentro, diz-se que o protoxilema radicular é exarco (Figura 56). Pelo contrário, no caule, a diferenciação do xilema primário é centrífuga (de dentro para fora), designando-se o protoxilema como endarco.

Na raiz, a diferenciação do floema primário segue o mesmo padrão do xilema primário (centrípeta/exarco): o **protofloema** tem uma posição mais externa (periférica) do que o **metafloema**, mas, ao contrário do protoxilema e do metaxilema, estes são difíceis de distinguir em corte histológico.

Morfologia da extremidade radicular e ramificação

As raízes recém-formadas são delgadas e frágeis, sem tecidos secundários; porém, a sua uniformidade morfológica é apenas aparente. No ápice radicular reconhece-se uma sequência de cinco zonas anatómicas (Figura 55) (Sobotik & Haas, 2010):

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

A anatomia da coifa e da zona de divisão foi detalhada anteriormente (**Figuras 50 e 51**). Atrás da zona de divisão situa-se uma curta zona de alongamento e, logo a seguir, a zona pilífera, com não mais de 1 cm de comprimento. As células da raiz multiplicam-se no meristema apical (**zona de divisão**) e, na **zona de alongamento**, expandem-se e diferenciam-se em vários tecidos que compõem a raiz. As células recém-formadas alongam-se mais de dez vezes empurrando para diante a raiz, solo adentro. É na zona de alongamento que se inicia a diferenciação vascular; primeiro matura o floema (protofloema), de modo a assegurar o fornecimento de fotoassimilados à extremidade da raiz em crescimento, e só depois o xilema (que completa a sua maturação já na zona pilífera, onde o alongamento cessou).

No sistema radicular das plantas herbáceas jovens, acabadas de arrancar do solo, sobressaem pequenas raízes laterais, muito brancas, que os menos avisados confundem com pelos radiculares. Com uma simples lupa de mão observam-se, na extremidade destas raízes, estruturas filiformes, muito mais pequenas, essas sim, correspondentes aos pelos radiculares. A epiderme das raízes é constituída por dois tipos de células: com e sem pelos (tricoblastos e atricoblastos) (Evert et al., 2006). Os **pelos radiculares** (*radicular hairs*) são protuberâncias laterais das células epidérmicas (Figura 57). A presença de pelos radiculares define a chamada **zona pilífera**. Nas plantas aquáticas, são perpendiculares à superfície da raiz; nas plantas terrestres, acomodam-se aos poros do solo. Os pelos radiculares ampliam a superfície de contato da raiz com as partículas e com a solução do solo. A maior parte da água e dos solutos consumidos pelas plantas é absorvida na zona pilífera. Os pelos radiculares desempenham um papel particularmente importante na absorção de nutrientes presentes em baixas concentrações na solução do solo (e.g., azoto e boro), ou retidos nas frações sólidas do solo (e.g., fósforo).

Os pelos radiculares têm uma parede celular muito delgada – são tão frágeis e tão intimamente envolvidos pelas partículas do solo que é impossível extrair uma planta do solo com raiz nua sem os danificar. A exposição de alguns segundos ao ar seco é suficiente para degenerarem de forma irreversível. O transplante é sempre traumático para as plantas por causa da fragilidade intrínseca dos pelos radiculares e das raízes finas onde se inserem. Muitas espécies são capazes de reconstruir as raízes finas e resistem à transplantação com raiz nua, sobretudo se o período de exposição das raízes for curto e/ou as plantas desenraizadas forem armazenadas adequadamente; e.g., tomateiro, macieira e pereira. Mesmo assim, é sempre preferível transplantar as plantas com torrão porque a reconstrução do sistema radicular, após uma transplantação traumática, consome recursos e implica uma paragem mais ou menos prolongada do crescimento da parte aérea. Os pelos radiculares degradam-se naturalmente poucos dias (geralmente 1-2 dias) após se terem diferenciado. O crescimento da raiz repõe, em contínuo, a zona pilífera que mantém uma distância constante à coifa.

A zona pilífera dá lugar à **zona de ramificação**, de onde irrompem, em ângulo reto ou quase, as raízes laterais (Figura 55). Embora a emergência ocorra na zona de ramificação, a localização das futuras raízes laterais é determinada muito antes, perto do ápice. Um mecanismo fisiológico oscilatório (o **relógio da raiz**) gera pulsos periódicos de um regulador de crescimento – a auxina – que pré-condicionam (*priming*) grupos específicos de células do periciclo, determinando o espaçamento regular da ramificação (Moreno-Risueno et al., 2010). Este mecanismo explica o espaçamento regular entre as raízes laterais. Nas plantas com corpo secundário, a diferenciação do câmbio inicia-se na zona de ramificação.

A **ramificação lateral** da raiz, o tipo de ramificação dominante entre as plantas vasculares, tem origem endógena em células do periciclo, em zonas opostas aos polos do xilema nas ‘dicotiledóneas’ ou do floema em muitas gramíneas (Figura 58). As folhas, pelo contrário, têm origem exógena, pois emergem dos tecidos mais externos do meristema apical caulinar. As raízes laterais recém-diferenciadas abrem caminho de forma traumática através do córtex radicular e da epiderme da raiz onde se inserem, pressionando e digerindo enzimaticamente as paredes celulares do tecido encaixante. Antes de emergirem para o exterior, as raízes laterais desenvolvem um meristema apical e uma caliptra. As plântulas são muito sensíveis à falta de água no solo porque as raízes laterais têm uma condutividade hidráulica superior à da raiz primária, e as primeiras

raízes laterais emergem na proximidade do colo (G. Viana et al., 2022). Como esta camada superficial do solo é a primeira a secar, a capacidade de absorção da plântula fica rapidamente comprometida em situações de déficit hídrico.

Estrutura secundária da raiz

Nas 'dicotiledóneas' anuais, todo o sistema radicular tem duração limitada e nem todas as raízes sobrevivem até à senescência da planta. Muitas 'dicotiledóneas' anuais experimentam um crescimento secundário na raiz e no caule que pode, ou não, comprometer a epiderme em parte variável do sistema radicular antes da senescência. Nas gimnospéricas e nas 'dicotiledóneas' perenes, a raiz primária ou as raízes adventícias de primeira ordem são, geralmente, perenes e determinam, em grande parte, a forma do sistema radicular. A sobrevivência das raízes de ordem superior depende se são ou não atingidas pelo crescimento secundário.

Tanto as raízes quanto os caules alongam-se pela extremidade (crescimento primário) e só depois engrossam por meio da ativação do câmbio. A partir do momento em que se inicia a formação do corpo secundário da raiz, através da atividade do câmbio vascular e, um pouco mais tarde, da felogene, as raízes perdem a capacidade de absorver água e nutrientes, deixam de se ramificar, aumentam de diâmetro e, na sua superfície, diferencia-se uma periderme a substituir a epiderme. Passam a ter a função de ancoragem, transporte e reserva. O crescimento secundário aumenta a eficiência do transporte de água e solutos absorvidos no solo porque aumenta a condutividade hidráulica (há mais xilema, mais impregnado de lenhina). As raízes podem então afundar-se ainda mais no solo, e estender-se ainda mais longe, radialmente, em redor da planta.

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

Uma vez que a suberização da periderme isola os tecidos internos da atmosfera do solo, as trocas gasosas necessárias à respiração celular são asseguradas por **lentículas** (lenticelas, *lenticels*). As lentículas são áreas da periderme onde as células do felema se apresentam frouxamente arranjadas, permitindo a difusão de oxigénio para o interior e a saída de dióxido de carbono. Nas raízes velhas de árvores, as lenticelas são frequentemente visíveis a olho nu como protuberâncias rugosas na superfície da casca. A diferenciação da felogene e das lentículas é retomado do ponto sobre «Periderme e ritidoma» do caule secundário.

Com o tempo, a estrutura interna dos caules e raízes secundários é similar, embora, sobretudo no início da formação do corpo secundário, possa diferir em alguns detalhes. Nas raízes secundárias jovens, o metaxilema ocupa, frequentemente, o centro da raiz (geralmente não existe medula), sendo sucedido, em direção ao exterior, pelo protoxilema. Nos caules secundários jovens, a medula é normalmente parenquimatosa e contacta com o protoxilema (o metaxilema tem uma posição mais externa). O xilema secundário da raiz tem mais células parenquimatosas e elementos condutores, e menos fibras, do que o xilema secundário do caule. Geralmente, os anéis de crescimento são menos nítidos ou mais irregulares do que no caule. E o ritidoma é menos espesso na raiz do que no caule.

As monocotiledóneas, incluindo grande parte das poucas monocotiledóneas com crescimento secundário, não apresentam crescimento secundário na raiz. No caso de ocorrer um engrossamento, deve-se a uma extensão do meristema de espessamento secundário à raiz. Na maioria das monocotiledóneas, após a morte dos pelos radiculares, as células da epiderme destacam-se da raiz e são substituídas por células parenquimatosas corticais suberificadas ou lenhificadas, diferenciando-se uma camada também conhecida por **exoderme**. A exoderme é uma solução evolutiva alternativa, com a mesma função que a periderme. A persistência de uma epiderme com paredes engrossadas é menos comum. À medida que as raízes das monocotiledóneas envelhecem, as células da endoderme frequentemente desenvolvem paredes celulares secundárias, e o periciclo, por mitose, adquire várias camadas de células com paredes espessadas (**periciclo multisseriado**) (Dickison, 2000).

As raízes carnudas seguem um modelo de crescimento secundário distinto do das raízes secundárias lenhosas (Moreira, 2010). Em certas lianas, na cenoura, na beterraba e em outras raízes tuberosas diferenciam-se vários **câmbios supranumerários** (*supernumerary cambium*) concêntricos a partir de células parenquimatosas corticais ou situadas na vizinhança dos feixes vasculares. Cada câmbio, além de xilema e floema, produz uma grande massa de parênquima de reserva. Na beterraba, é visível a olho nu uma estrutura tecidular anelar característica, correspondendo cada anel a um câmbio, mais aos tecidos a que deu origem.

A estrutura do corpo secundário das plantas é explicada com mais detalhe no ponto «Estrutura secundária do caule». A Chave dicotômica 1 faz um resumo da diferença das estruturas anatómicas do caule e raiz nas gimnospermas, monocotiledóneas e 'dicotiledóneas'.

3. Morfologia externa da raiz

Tipos de raiz

Do ponto de vista ontogénico, existem três tipos de raízes: primárias, laterais e adventícias. A **raiz primária** (= principal) (*primary root, tap root*) resulta do alongamento da radícula; tem, portanto, uma origem embrionária. Numa primeira fase da construção do sistema radicular, as **raízes laterais** (*lateral roots*) derivam, por ramificação, da raiz primária ou de raízes adventícias. Em seguida, a diferenciação de raízes secundárias prolonga-se às raízes de ordem superior. Assim, as raízes laterais designam-se, quanto à ordem de formação, por **raízes secundárias** (= raiz lateral de primeira ordem), **terciárias** (raiz lateral de segunda ordem), etc. O conjunto das raízes de ordem superior, geralmente finas e ativas na absorção, constitui o cabelame. A tipologia das raízes é aprofundada no ponto «Metamorfoses da raiz»[\[1\]](#).

É importante referir que nem todas as raízes laterais são funcionalmente idênticas, um fenómeno conhecido por **heterorrizia** (*heterorhizy*). Distinguem-se frequentemente **raízes laterais pioneiras** (longas, de crescimento rápido, que colonizam o solo e formam a estrutura perene; *pioneer roots*) e **raízes laterais fibrosas** (curtas, finas e de vida curta, especializadas na absorção de nutrientes; *fibrous roots*) (Fitter., 1987). Esta tipologia expressa uma estratégia de exploração/ocupação similar à diferenciação entre macroblastos (ramos longos) e braquiblastos (ramos curtos) na parte aérea, apresentada mais adiante.

As **raízes adventícias** têm origem caulinar (raízes caulógenas) ou, mais raramente, foliar. Nas gramíneas são designadas por raízes nodais (v. «Sistema radicular das gramíneas»). As raízes provenientes de raízes engrossadas, localizadas nas partes velhas do sistema radicular, são também qualificadas como adventícias. As raízes adventícias diferenciam-se em tecidos imediatamente exteriores aos tecidos vasculares (geralmente junto ao floema), de modo a facilitar a conexão vascular com o órgão onde se inserem. Por regra, são geradas a partir de células parenquimatosas definitivas, e menos frequentemente de células do câmbio ou de calos (Hartmann et al., 2014). As raízes adventícias podem estar (i) preformadas (latentes) ou serem (ii) formadas *de novo*. As raízes preformadas diferenciam-se naturalmente durante o desenvolvimento do caule, sem um estímulo indutor externo óbvio, podendo ser visíveis exteriormente (e.g., raízes aéreas) ou permanecer imersas no caule como pequenos aglomerados de células (primórdios latentes). As raízes formadas *de novo* são geralmente induzidas por trauma (corte) ou aplicação de auxinas (Hartmann et al., 2014). Em todos os casos, fala-se de primórdios radiculares adventícios.

[\[1\]](#) Na bibliografia nacional e internacional, a locução “raiz primária” é empregada com dois sentidos. Pode referir-se à raiz sem crescimento secundário, distinguindo-se, assim, raízes primárias e raízes secundárias e, de forma análoga, caules primários e caules secundários. Num

segundo sentido, a “raiz primária” é o mesmo que “raiz principal”.

Situação, consistência e direção

A tipologia básica da situação e consistência das raízes está condensada no Quadro 11. Os aspectos funcionais da consistência são abordados no ponto sobre «Metamorfoses da raiz».

Quanto à direção, a raiz principal de um sistema radicular aprumado possui um gravitropismo positivo (ou geotropismo): diz-se que é profundante. As raízes profundantes têm um papel-chave na busca de água em profundidade. O gravitropismo característico da raiz principal não se mantém, todavia, em todas as raízes laterais de um sistema radicular aprumado. As raízes secundárias e de ordem superior podem ser profundantes, pouco profundantes ou plagiotrópicas (próximas da horizontalidade). A plagiotropia facilita a disseminação tridimensional das raízes pelo solo e maximiza o volume de solo explorado.

É importante notar que o ângulo de crescimento das raízes (ângulo de inserção gravitrópico) não é fixo: é determinado geneticamente, mas possui plasticidade, podendo tornar-se mais vertical em solos secos (para procurar água em profundidade) ou mais horizontal em solos pobres em fósforo (para explorar a superfície).

As raízes de plantas lenhosas que progridem na horizontal, próximo da superfície do solo (plagiotrópicas), são designadas por raízes pastadeiras (ou raízes de exploração superficial). Estas raízes são fundamentais na nutrição das plantas porque exploram as camadas superiores do solo (horizontes O e A), mais ricas em nutrientes – resultantes da deposição de resíduos orgânicos ou da aplicação de fertilizantes – e de maior atividade biológica.

QUADRO 11. Situação e consistência da raiz

Critério	Tipo	Descrição
Situação	Subterrâneas	Se imersas no solo; tipo mais frequente.
	Aquáticas	Próprias de plantas aquáticas, <i>i.e.</i> , de plantas que vivem submersas ou na superfície de massas de água livre.
	Aéreas	Muito frequentes em lianas e em plantas epífitas, <i>i.e.</i> , plantas não enraizadas no solo, suportadas por outras plantas.
Consistência	Herbáceas	Raízes tenras, delgadas e flexíveis.
	Lenhosas	Raízes lenhificadas e rijas.

Critério	Tipo	Descrição
	Carnudas (= tuberosas)	De grande volume e ricas em água e substâncias de reserva.

Tipos de radicação

Sistemas radiculares aprumado e fasciculado

Entende-se por sistema radicular o conjunto de raízes de uma planta. Distinguem-se dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: aprumado e fasciculado (Figura 59). O sistema radicular aprumado (= sistema radicular magnolioide ou alorrízico; *tap root system*) é característico das gimnospérmicas e da grande maioria das 'dicotiledóneas'. Neste modelo arquitetural, diferencia-se uma raiz principal profundante, de origem embrionária, ramificada lateralmente. O sistema aprumado tem mais raízes espessas (estruturais) e menor densidade de raízes finas do que o sistema fasciculado. A baixa relação entre o volume de raízes com capacidade de absorção e o volume total do sistema radicular é frequentemente compensada por associações micorrízicas.

O sistema radicular fasciculado (= sistema radicular graminoides ou homorrízico; *fibrous root system*) é característico das monocotiledóneas (e.g. gramíneas) e pontual nas 'dicotiledóneas'. Nas monocotiledóneas, geralmente, as raízes de origem embrionária cedo se atrofiam, sendo substituídas por raízes adventícias, mais ou menos ramificadas (v.i.). Entre as 'dicotiledóneas', têm um sistema fasciculado, por exemplo, alguns *Ranunculus* (Ranunculaceae). As plantas propagadas vegetativamente (por estaca ou mergulhia) também desenvolvem um sistema radicular de tipo fasciculado, pois carecem de radícula embrionária. No ponto «Crescimento e Arquitetura do sistema radicular», veremos que o modelo de radicação influencia a ecologia das plantas.

Sistema radicular das gramíneas

A terminologia das raízes das gramíneas, e dos cereais em particular, é inconsistente e propensa a equívocos. Na bibliografia clássica, as locuções «raízes seminais» ou «raízes embrionárias» referem-se às raízes inseridas diretamente no embrião. As **raízes seminais** são as primeiras a emergir durante a germinação. Entre as raízes seminais reconhecem-se uma **raiz primária** (= raiz seminal primária, *primary root*, *primary seminal root*) e um número variável de **raízes seminais laterais** (raízes do escutelo, *lateral seminal roots*)[1]. A raiz primária resulta do prolongamento da radícula, nas gramíneas, alojada numa bainha – a **coleorriza** – que será rompida durante a germinação; as raízes seminais laterais diferenciam-se acima da raiz primária, no nó do escutelo. O arroz possui apenas a raiz primária, não desenvolvendo habitualmente raízes seminais laterais; nos restantes cereais, o número de raízes seminais é variável, geralmente com um máximo de cinco ou seis (Pigolev et al., 2021).

Em seguida, nos caules, regra geral, nos nós subterrâneos e aéreos próximos da superfície do solo, diferenciam-se **primórdios radiculares adventícios** a partir de células vizinhas do sistema vascular – estes, por sua vez, dão origem a raízes adventícias, designadas por **raízes nodais**. Uma vez que as monocotiledóneas não têm crescimento secundário, não conseguem aumentar o fluxo de água e nutrientes engrossando as raízes com novos tecidos vasculares; portanto, a alimentação da planta em crescimento depende da emissão contínua de um grande número de raízes nodais. As raízes embrionárias e nodais ramificam-se em raízes secundárias, e estas em raízes terciárias, e assim sucessivamente, geralmente até à quinta ordem (Weaver & Zink, 1945).

As primeiras raízes nodais nascem no nó do coleóptilo. As raízes nodais que se originam nos nós subterrâneos (a **zona da coroa**) designam-se frequentemente por **raízes da coroa**. O milho, e outras gramíneas panicoides (da subfam. Panicoideae), emitem raízes nodais aéreas acima do solo, a maioria das quais enterra-se no solo e tem uma evidente função de suporte – **raízes escora** (*brace roots*) (figura 60). As gramíneas incorporam novas raízes nodais à medida que se desenvolvem, provenientes de outros nós basais, inseridas primeiro na planta-mãe e depois nos novos caules resultantes do processo de afilhamento. A emissão de raízes nodais adventícias na base de cada novo filho é crítica: embora inicialmente sustentados pela planta-mãe, os filhos só se tornam fisiologicamente autónomos e produtivos quando estabelecem o seu próprio sistema radicular nodal. Os filhos que não conseguem emitir raízes (e.g., devido à secura da camada superficial do solo) geralmente abortam.

As raízes seminais das monocotiledóneas, porém, são genericamente pouco duradouras. Nos cereais de outono-inverno e em outras gramíneas anuais, são mais persistentes do que o padrão das monocotiledóneas: consoante as espécies, permanecem funcionais até ao final do outono ou até ao meio do inverno (Weaver & Zink, 1945). Nas gramíneas perenes, podem sobreviver à primeira estação de crescimento (Weaver & Zink, 1945). Em condições de acentuada secura, por exemplo nas gramíneas anuais mediterrânicas, podem não se diferenciar raízes nodais e as plantas cumprirem o ciclo de vida graças à persistência das raízes seminais (Sebastian et al., 2016).

As raízes seminais exploram o solo a uma profundidade muito maior do que a das raízes nodais. No trigo, por exemplo, as raízes nodais concentram-se na camada superficial (geralmente até 40 cm), enquanto as raízes seminais podem descer até 1,8 m. Esta estratificação resulta de um controlo genético distinto sobre o ângulo de crescimento: as raízes seminais crescem verticalmente (gravitropismo positivo estrito) para garantir o acesso a água profunda, enquanto as raízes nodais adotam ângulos mais abertos (plagiotropia) para captar os nutrientes abundantes à superfície. As raízes seminais são, assim, vitais para a hidratação da plântula e da planta jovem (Pigolev et al., 2021). A domesticação do trigo envolveu um aumento do número de raízes seminais (de 3 para 5) com ganhos de resistência ao stresse hídrico (Golan et al., 2018).

[1] Outros autores, como (G. Viana et al., 2022) designam por raízes seminais somente as raízes inseridas no nó do escutelo.

Metamorfoses da raiz

Tipos de metamorfose radicular

As raízes apresentam variados tipos de adaptações com funções especializadas, muitas vezes associáveis a habitats particulares (e.g., zonas húmidas, sapais e florestas tropicais). As metamorfoses da raiz mais frequentes estão descritas no Quadro 12 (Figura 60 e Figura 61).

QUADRO 12. Metamorfoses da raiz

Tipo	Descrição	Exemplos
Raízes trepadoras	Raízes adventícias e aéreas, geralmente adesivas, que auxiliam as plantas trepadeiras a fixar-se aos seus suportes.	Heras (<i>Hedera</i> spp., Araliaceae) e várias espécies de <i>Piper</i> (Piperaceae).
Raízes tuberosas	Raízes engrossadas com abundante tecido de reserva. Quando o engrossamento ocorre na raiz principal, designam-se por <i>napiformes</i> .	Batata-doce (<i>Ipomoea batatas</i> , Convolvulaceae) e dália (raízes tuberosas verdadeiras); cenoura (raiz napiforme).
Haustórios (= raízes sugadoras)	Raízes modificadas de plantas parasitas, especializadas na penetração dos tecidos do hospedeiro para a extração de água e nutrientes (via xilema) ou de fotoassimilados (via floema) (Figura 60).	Orobancas (<i>Orobanche</i> , Orobanchaceae) e cuscutas (<i>Cuscuta</i> , Convolvulaceae).
Raízes contráteis	Raízes produzidas periodicamente; inicialmente alongam-se em profundidade, depois contraem-se, aumentando de diâmetro, e puxam os órgãos caulinares para o solo. Distinguem-se pelo maior diâmetro e pela superfície enrugada.	Frequentes em plantas bulbosas (e.g., <i>Lilium</i> , Liliaceae), nas gramíneas (Poaceae) e em algumas palmeiras (Arecaceae).
Raízes estranguladoras	Raízes aéreas que crescem em direção ao solo, ramificam-se e coalescem (fundem-se) em torno do tronco do hospedeiro, impedindo o seu crescimento secundário e fluxo vascular (Figura 61).	Muitos <i>Ficus</i> (Moraceae) tropicais.
Pneumatóforos (= raízes respiratórias)	Raízes aéreas com gravitropismo negativo (crescem para cima), emitidas por espécies de solos alagados/anóxicos, para facilitar as trocas gasosas através de lenticelas e aerênquima (Figura 60).	Mangue-branco (<i>Avicennia africana</i> , Acanthaceae) e <i>Taxodium distichum</i> (Cupressaceae).

Tipo	Descrição	Exemplos
Raízes de chuva (<i>rain roots</i>)	Raízes finas de elevada condutância hidráulica, próprias de plantas de regiões desérticas, que absorvem a água superficial antes que esta evapore, morrendo e destacando-se assim que o solo seca novamente.	Muitas Cactaceae.
Raízes proteoides	Raízes laterais curtas e densamente agrupadas (aspeto de escovilhão), especializadas na exsudação de ácidos orgânicos para solubilizar fósforo em solos pobres neste nutriente (Figura 63).	Tremoceiros (<i>Lupinus</i> , Fabaceae) e muitas Proteaceae (e.g., <i>Banksia</i>).
Raízes tabulares	Raízes com função de suporte, muito engrossadas na face oposta ao solo, geralmente emergentes à superfície nas árvores mais velhas; frequentes nas grandes árvores tropicais (Figura 60-C).	Sumaumeira (<i>Ceiba pentandra</i> , Malvaceae); também nas árvores mais velhas e de maior porte da figueira cultivada.
Raízes com velame	Raízes com epiderme multisseriada e esponjosa, com células mortas na maturidade. Estas células mantêm-se túrgidas e húmidas por muito tempo após as últimas chuvas.	Comuns em espécies epífitas tropicais, em particular das famílias Orchidaceae e Araceae.
Raízes escora	Raízes adventícias emitidas a partir do caule (nós) acima do solo, que crescem em direção ao solo funcionando como escoras mecânicas para suporte e estabilidade (Figura 60).	<i>Pandanus</i> (Pandanaceae) e mangue-vermelho (<i>Rhizophora mangle</i> , Rhizophoraceae).

As raízes estranguladoras, tuberosas e proteoides merecem um olhar um pouco mais atento.

Raízes estranguladoras

As **plantas estranguladoras** produzem frutos ornitocóricos (disseminados por aves) com sementes de germinação epífita. Após a germinação da semente, geralmente numa forquilha ou na axila de um ramo na copa do hospedeiro, a planta emite raízes aéreas que descem ao longo do tronco ou se suspendem livremente até atingirem o solo.

Uma vez enraizadas no solo, as plantas estranguladoras aceleram o seu crescimento, competem agressivamente por luz e nutrientes e envolvem o tronco do hospedeiro, geralmente uma árvore, com uma densa rede de raízes. Estas raízes acabam por anastomosar-se (fundem-se entre si), formando um cilindro rígido que impede o crescimento secundário do hospedeiro, levando à sua morte por interrupção do fluxo floémico (Putz & Holbrook, 1986).

As palmeiras constituem uma exceção notável: não são estranguladas fisicamente porque não possuem câmbio vascular nem crescimento secundário em espessura (o seu tronco não alarga com

a idade, logo não sofrem compressão letal). Sobrevivem até que a sua copa seja totalmente ultrapassada e ensombrada pelo estrangulador.

Este processo termina quando a espécie estranguladora ocupa o espaço anteriormente preenchido pelo hospedeiro, restando, muitas vezes, um "**falso tronco**" oco formado pelas raízes fundidas. As **raízes estranguladoras** (*strangler roots*) são uma adaptação a habitats onde a competição pelo espaço e luz é intensa, como nas florestas tropicais equatoriais. Os exemplos mais conhecidos pertencem aos géneros *Ficus* (Moraceae) – as figueiras-estranguladoras – e *Metrosideros* (Myrtaceae) (Figura 61).

Raízes tuberosas

Entende-se por **tuberização** das raízes o processo de engrossamento decorrente da acumulação de reservas (Figura 62). Consoante as espécies, ou até entre ecótipos e cultivares da mesma espécie, a tuberização das raízes estende-se, em grau variável, até ao colo ou ao caule. Prolonga-se, por exemplo, até ao caule em muitas cultivares de nabo (*Brassica rapa*, Brassicaceae) e da raba ou rutabaga (*B. napobrassica*, Brassicaceae) – concretamente até ao hipocótilo –, e a mais de um entrenó caulinar nas cultivares forrageiras de beterraba. É correto considerar que algumas cultivares destas espécies produzem tubérculos aéreos (Figura 95).

As raízes ditas **tuberoso-aprumadas** ou **napiformes** derivam de um sistema radicular aprumado (e.g., cenoura). As raízes **tuberoso-fasciculadas** derivam de um sistema radicular fasciculado; e.g., asfódelos (*Asphodelus*, Asphodelaceae) e dalias (*Dahlia*, Asteraceae) (Figura 62-A). Vários géneros de orquídeas europeias – e.g., *Dactylorhiza*, *Ophrys* e *Orchis* – possuem, durante o período de floração, duas raízes tuberosas: uma delas, formada no ano anterior e de aspeto engelhado, suportou o arranque do crescimento do caule atual (raiz *source*); a outra, mais lisa, com poucos meses de crescimento, sustentará o crescimento inicial do caule no ano seguinte (raiz *sink*) (Figura 62-B).

As raízes tuberosas, assim como os tubérculos, os rizomas tuberosos, os bolbos ou os caules e as folhas suculentos são **órgãos de reserva** (*storage organs*), i.e., metamorfoses com a função de armazenar energia e/ou água. O **amido** (um biopolímero de glucose) e a **inulina** (um biopolímero de frutose) são as substâncias energéticas de reserva mais frequentes.

Os órgãos de reserva ricos em **amido** contêm 70–80% de água e 16–24% de amido (ca. 80% da matéria seca); e.g., tubérculo da batateira, rizomas dos inhames (*Colocasia*, *Xanthosoma* e *Dioscorea*) e **raízes tuberosas amiláceas** da batata-doce e da mandioca (Hoover, 2001). Nos bolbos geralmente prevalece a inulina (ou outros frutanos); e.g., cebola e alho. O rizoma do tupinambo (*Helianthus tuberosus*, Asteraceae) apresenta 14–19% de inulina na MS, e as raízes de chicória, 15–20% (Van Loo et al., 1995). A raiz tuberosa da beterraba-sacarina é cultivada pelo teor de açúcares solúveis (sacarose) (Figura 62-B).

As **raízes tuberosas** (*tuberous roots*) constituem, geralmente, uma adaptação a habitats onde, chegada a estação favorável, é vantajoso iniciar precocemente, antes de potenciais competidores, o crescimento vegetativo e/ou a produção de flores; e.g., comunidades herbáceas de regiões com estação seca pronunciada, prados ou florestas caducifólias. A tuberização das raízes,

comparativamente à dos caules aéreos, beneficia da proteção térmica e mecânica conferida pelo solo contra alguns grupos de herbívoros (artiodáctilos) e as inclemências do sol, embora fiquem expostas à herbivoria de especialistas subterrâneos (e.g., toupeiras e ralos).

Por constituírem reservatórios energéticos imóveis e muito apetecíveis, as raízes tuberosas investem fortemente em defesa química. A mandioca (*Manihot esculenta*), uma cultura essencial na segurança alimentar de milhões de pessoas nos trópicos, é um exemplo paradigmático. A mandioca acumula glicosídeos cianogénicos (principalmente linamarina). Quando os tecidos são rompidos, estes compostos libertam cianeto de hidrogénio (HCN), uma toxina letal. Esta característica exige rigorosos processos de destoxificação (maceração, secagem ou cozedura) para tornar o alimento seguro. Na mandioca observa-se um *trade-off* evolutivo e agronómico: as cultivares selecionadas para baixo teor de toxinas (variedades «mansas» ou «doces») poupam trabalho de processamento, mas, em contrapartida, mostram-se muito mais sensíveis ao ataque de pragas e herbívoros do que as variedades «bravas».

Torno a discutir a função da tuberização no ponto «Tipos de caule (metamorfoses)».

Raízes proteoides

As **raízes proteoides** (*proteoid* ou *cluster roots*) são raízes laterais curtas e delgadas de crescimento determinado, organizadas em aglomerados compactos (com aspeto de escovilhão) (Figura 63-A,B). As espécies com raízes proteoides habitam solos pobres em nutrientes e, em geral, não estabelecem micorrizas, constituindo uma estratégia evolutiva alternativa para a nutrição mineral (Watt & Evans, 1999). Estas raízes extraem do solo frações de fósforo inacessíveis aos outros tipos radiculares através da intensa exsudação de ácidos orgânicos (e.g., citrato e malato), com a função de solubilizar o fósforo imobilizado no solo. Foram detetadas em pelo menos oito famílias de 'eudicotiledóneas' entre as quais as leguminosas, as proteáceas, as casuarináceas e as betuláceas (Lambers et al., 2006). As **raízes dauciformes** das ciperáceas desempenham uma função análoga.

Estas estruturas são metabolicamente dispendiosas e efémeras: a planta aloca uma fração significativa dos seus fotoassimilados à sua formação e à exsudação de ácidos orgânicos. A atividade das raízes proteoides ocorre em "pulsações": após a diferenciação, ocorre uma libertação intensa de ácidos orgânicos durante apenas alguns dias, seguida de rápida senescência assim que o fósforo local se esgota (Watt & Evans, 1999).

O tremoceiro-branco, além de ser extraordinariamente eficiente a fixar azoto atmosférico – foram atingidos valores de 300 kg N fixado/ha (Sulas et al.2016) –, tem a capacidade de produzir raízes proteoides em resposta à deficiência de fósforo biodisponível no solo (Keerthisinghe et al., 1998). Estas duas características explicam por que é uma excelente cultura melhoradora de terras pobres, tendo sido enaltecida pelos agrónomos clássicos romanos há mais de 2000 anos (Columella, 1941). Em 2014, propus que a eficiência do tremoceiro-branco a extrair fósforo do solo foi instrumental no sucesso da agricultura capitalista romana (C. Aguiar in Kron, 2014).

Rizobainha

A **rizobainha** (*rhizosheath*) não é propriamente uma metamorfose; consiste num cilindro compacto de partículas do solo aderentes às partes jovens das raízes através do mucigel e dos pelos radiculares (McCully, 1999) (Figura 63-C). A presença desta estrutura está correlacionada, pelo menos em algumas espécies, com o comprimento dos pelos radiculares. A rizobainha melhora o contacto entre o solo e as raízes, facilita a absorção de água e nutrientes e protege a raiz contra a dessecação. Cria ainda um ambiente, em torno da raiz, favorável a bactérias fixadoras de azoto e a outros microrganismos benéficos para as plantas (Bergmann et al., 2009). A rizobainha é comum em plantas de solos secos (e.g., sistemas dunares) e também é fácil de observar nos cereais. Sabe-se que a secura do solo estimula a formação de pelos radiculares e aumenta a adesividade das mucilagens, dois fatores que favorecem a formação de rizobainha.

4. Modificações da raiz causadas por microrganismos

Micorrizas

As **micorrizas** são associações mutualistas radiculares entre fungos e plantas (v. «Interações ecológicas com plantas»). As hifas dos fungos têm um diâmetro muito menor do que as raízes – atravessam poros de pequeno diâmetro inacessíveis às raízes, ramificam-se e estendem-se, criando uma densa e complexa rede viva capaz de extrair nutrientes num volume de solo muito superior ao explorado pelas raízes e com um investimento inferior de massa e energia por unidade de volume explorado.

As plantas recebem do fungo nutrientes, sobretudo fósforo e micronutrientes, água, e proteção contra infeções radiculares fúngicas e toxinas presentes no solo (e.g., metais pesados). Graças à rede de micélio (e à produção de glomalina), as micorrizas melhoram ainda a estrutura e a agregação do solo. Por serem mais produtivas, as plantas micorrizadas demonstram maior resiliência contra o ataque de herbívoros e acidentes meteorológicos (Willis et al., 2013). Os fungos, em troca, têm acesso aos hidratos de carbono resultantes da fotossíntese da planta. Estima-se que 85% das plantas vasculares estabeleçam micorrizas (Brundrett & Tedersoo, 2018).

O ponto «Perceção das condições ambientais e comunicação» aborda a relevância ecológica do facto das hifas fúngicas poderem conectar os sistemas radiculares de plantas vizinhas, da mesma ou de diferentes espécies, criando **Redes Micorrízicas Comuns** (*Common Mycorrhizal Networks*).

As micorrizas são mais frequentes e determinantes em solos pobres em nutrientes. A dependência das plantas vasculares destas associações simbióticas é variável: as Proteaceae, Brassicaceae e muitas Amaranthaceae (e.g., *Chenopodium*) geralmente não formam micorrizas (ou são pouco dependentes); os bidoeiros (*Betula*, Betulaceae) são facultativos, desenvolvendo-se adequadamente sem estas associações em solos ricos; já o crescimento dos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) e dos pinheiros (*Pinus*, Pinaceae) é severamente deprimido sem micorrizas; e as sementes de orquídeas (Orchidaceae) dependem obrigatoriamente de fungos para germinar. Como seria *a priori* expectável, as plantas estritamente aquáticas raramente desenvolvem associações micorrízicas funcionais (Stevens, 2001a).

Existem dois tipos principais de micorrizas: (i) arbusculares ou vesículo-arbusculares (= endomicorrizas) e (ii) formadoras de manto (= ectomicorrizas). As micorrizas de Ericaceae (e de famílias evolutivamente próximas) e de Orchidaceae enquadram-se em tipos especiais, não abordados neste texto.

As **micorrizas arbusculares** (*arbuscular mycorrhiza*, anteriormente designadas vesículo-arbusculares) são extraordinariamente comuns: colonizam 72% das plantas vasculares (Brundrett & Tedersoo, 2018) e 92% das famílias de plantas com semente (Blackwell, 2011). São largamente dominantes nas plantas lenhosas das florestas tropicais. Infetam também gramíneas e muitas outras plantas herbáceas de ótimo temperado ou tropical. Foram ainda detetadas em hepáticas e antóceros, dois grupos de plantas terrestres não vasculares (briófitos), nos licopodiófitos e em vários grupos de fetos (Lehnert et al., 2017).

Nas associações arbusculares, as hifas penetram na parede celular e invaginam a membrana plasmática das células do córtex, formando estruturas ramificadas, designadas por **arbúsculos** (locais de troca de nutrientes) e, frequentemente, estruturas de reserva ovais, designadas por **vesículas**. O fungo complementa o papel das raízes na absorção de nutrientes do solo (especialmente fósforo), sendo as raízes infetadas macroscopicamente semelhantes às raízes normais. Consomem 4-20% do carbono fixado pelos hospedeiros (fotossíntese bruta) e apresentam baixa especificidade fungo-planta hospedeira (Smith & Read, 2008). São mais frequentes em solos com matéria orgânica bem humificada ou em solos minerais.

Os fungos das micorrizas arbusculares dependem, em absoluto, das plantas hospedeiras para se alimentarem (são simbioses obrigatórias). As plantas premeiam-nos com mais ou menos hidratos de carbono consoante a sua eficiência a explorar os nutrientes do solo (Argüello et al., 2016). Algo semelhante ocorre no mutualismo rizóbio/leguminosa (v.i.). Todas as espécies conhecidas pertencem à divisão Glomeromycota (*Zygomycetes p.p.*), uma das divisões atualmente reconhecidas no reino Fungi, de divergência anterior aos basidiomicetas e ascomicetas. As endomicorrizas são a condição ancestral da micorrizia. Os fungos Glomeromycota provavelmente auxiliaram as primeiras plantas terrestres a conquistar a terra firme (Nicolson, 1967), no Câmbrio Superior/Ordovícico Inferior (Morris et al., 2018). As ectomicorrizas, assim como as endossimbioses com bactérias fixadoras de azoto, são, em termos evolutivos, mais tardias (mesozoicas).

As **micorrizas formadoras de manto** (*sheathing mycorrhizas* ou ectomicorrizas) são menos frequentes: estão presentes em ~10% das famílias de plantas com semente (Blackwell, 2011), embora colonizem ~90% das árvores temperadas (Thomas, 2000). Os fungos ectomicorrízicos não penetram nas células corticais; em vez disso, crescem entre os espaços intercelulares do córtex radicular formando uma rede complexa conhecida por **Rede de Hartig** (*Hartig net*), e cobrem as raízes finas com uma capa de micélio, conhecida por **manto micorrízico** (Figura 64-A,C).

As raízes infetadas perdem os pelos radiculares e param de crescer em comprimento, tornando-se curtas e bifurcadas (Figura 64-B); o fungo emite longos sistemas ramificados de hifas através do solo, que substituem, quase por completo, as raízes infetadas na absorção de nutrientes. Consomem 15%-30% do carbono fixado pelas plantas hospedeiras e demonstram maior especificidade fungo-planta hospedeira (Smith & Read, 2008). São mais frequentes em solos florestais com folhada orgânica ácida e pouco humificada. Os fungos das micorrizas formadoras de manto enquadram-se maioritariamente nas divisões Basidiomycota e Ascomycota. Alguns cogumelos edíveis – e.g., dos géneros *Lactarius* e *Boletus* – são ectomicorrízicos.

A aplicação comercial destes conhecimentos traduz-se na tecnologia de **micorrização controlada** em viveiro. Esta prática consiste na inoculação de plântulas florestais com estirpes de fungos

ectomicorrízicos selecionados, frequentemente com o duplo objetivo de valorização económica, por meio da produção de cogumelos de elevado valor comercial (e.g., *Lactarius deliciosus* e trufas do género *Tuber*), e de biocontrolo de doenças radiculares. O manto micorrízico atua como uma barreira física e química que impede o acesso de patógenos aos tecidos da raiz. No caso do castanheiro (*Castanea sativa*), a micorrização artificial (e.g., com *Pisolithus tinctorius*) aumenta significativamente o vigor das jovens árvores e a taxa de sobrevivência à doença da tinta (causada pelo oomiceta *Phytophthora cinnamomi*) (Martins, 2010).

Mutualismos com bactérias diazotróficas

O azoto é o macronutriente mais escasso e o que mais condiciona a produtividade vegetal em agroecossistemas e ecossistemas naturais. As plantas são incapazes de metabolizar o azoto atmosférico que representa, por si só, cerca de 78% da composição da atmosfera. Para fazer face a esta limitação, alguns grupos de plantas vasculares conseguiram estabelecer relações simbióticas mutualistas com **bactérias fixadoras de azoto** (= **bactérias diazotróficas**).

Estas bactérias reduzem o azoto atmosférico (N_2) a amónio (NH_4^+) com recurso a uma enzima exclusiva dos procariontes e muito conservada pela evolução: a **nitrogenase**. As plantas utilizam o amónio fornecido pelas bactérias para sintetizar substâncias azotadas (e.g., proteínas e ácidos nucleicos); em troca, as bactérias diazotróficas têm acesso a produtos da fotossíntese (carbono) e usufruem de um ambiente protegido e propício à sua multiplicação.

As relações mutualistas mais comuns entre plantas e bactérias diazotróficas expressam-se ao nível radicular pela formação de **nódulos radiculares** (= nódulos bacterianos). A "ferramenta genética" para estabelecer esta simbiose evoluiu há ~100 Ma, no Mesozoico, muito depois das simbioses micorrízicas (Werner et al., 2014). A evidência atual sugere que surgiu uma única vez no ancestral do **Clado Fixador de Azoto** (*Nitrogen-Fixing Clade*), tendo, subsequentemente, ocorrido múltiplas perdas genéticas nas linhagens que hoje não nodulam (como é o caso de quase todas as rosáceas cultivadas) (Griesmann et al., 2018). As plantas com flor com simbioses fixadoras de azoto formadoras de nódulos pertencem, sem exceção, a dez famílias das ordens Fagales, Fabales, Rosales e Cucurbitales (Griesmann et al., 2018).

Distinguem-se dois grupos funcionais: as leguminosas (Fabaceae) e o género *Parasponia* associam-se a proteobactérias coletivamente chamadas **rizóbios**; as restantes famílias (plantas actinorrízicas, e.g., amieiros e casuarinas) associam-se a actinobactérias filamentosas do género *Frankia*.

Os nódulos de *Frankia* têm dimensões consideráveis (2-3 cm de diâmetro) e aspeto coraloide; observam-se com facilidade, por exemplo, nas raízes do amieiro-ibérico (*Alnus lusitanica*, Betulaceae), no samouco (*Morella faya* [= *Myrica faya*], Myricaceae) e em várias espécies de casuarinas (*Casuarina*, Casuarinaceae) (Figura 65-C, F).

As simbioses formadoras de nódulos mais conhecidas, estudadas, eficientes e de maior importância económica, desenvolvem-se entre alfa-proteobactérias e plantas da família Fabaceae. Cerca de 90% das espécies desta família estabelecem relações mutualistas com bactérias fixadoras de azoto pertencentes a pelo menos 12 géneros de alfa-proteobactérias, tais como *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* e *Bradyrhizobium*. De forma independente, evoluíram relações simbióticas similares às das leguminosas no género tropical *Parasponia* (Cannabaceae) (Santi et al., 2013).

Os mecanismos de infeção radicular foram amplamente estudados. Os mecanismos de infeção radicular foram amplamente estudados. Após um reconhecimento químico entre as bactérias e os hospedeiros, num primeiro estágio, os rizóbios penetram nas plantas através dos pelos radiculares. Uma vez estabelecidos, estimulam a atividade meristemática e a proliferação de células do córtex ou do periciclo, formando-se um nódulo. Uma vez estabelecidos, estimulam a atividade meristemática e a proliferação de células do córtex ou do periciclo, formando-se um nódulo. Os simbiontes bacterianos ficam alojados na zona mais central dos nódulos.

Os nódulos têm forma esférica ou mais ou menos alongada, semelhante a uma raiz lateral curta e espessa. Quando funcionais, após esmagamento, exibem uma cor rosada causada por uma substância quimicamente próxima da hemoglobina, a **leg-hemoglobina** (Figura 65-D), essencial para controlar os níveis de oxigénio. Reconhecem-se dois tipos de nódulos nas Fabaceae:

- **Nódulos determinados:** de forma esférica, com alguns dias a poucas semanas de duração (comuns em feijoeiro e soja);
- **Nódulos indeterminados:** de forma alongada, com vários meses de duração, que crescem continuamente à custa de um meristema apical persistente (comuns em trevos, ervilhas e luzerna).

As relações mutualistas têm custos energéticos. No caso das leguminosas pratenses, 10-24% da fotossíntese bruta é desviada para sustentar os rizóbios; em contrapartida, estas leguminosas recebem dos seus simbiontes, em média, cerca de 20 kg de N/t de matéria seca (Pearson & Ison, 1997). As plantas são capazes de selecionar negativamente as bactérias que não cumprem adequadamente a sua parte do "contrato" (sanções biológicas), e em solos já ricos em azoto evitam este caro investimento, inibindo a nodulação. As plantas com simbioses radiculares têm vantagens óbvias em solos pobres em azoto e regiões de baixa precipitação (fazem um uso mais eficiente da água) (Wright et al., 2001). Talvez por isso, as leguminosas sejam tão frequentes nas florestas secundárias nos trópicos com estação seca e nas pastagens mediterrânicas. Os sistemas de quantificação visual da nodulação em leguminosas cultivadas (Figura 66) são de grande utilidade prática dada a importância agronómica da associação rizóbio-leguminosa.

O conhecimento desta simbiose permitiu o desenvolvimento da tecnologia de inoculação de sementes. No Brasil e nos EUA, a cultura da soja (*Glycine max*) é frequentemente realizada sem qualquer aplicação de adubo azotado industrial. Em vez disso, as sementes são revestidas (inoculadas) industrialmente com estirpes de *Bradyrhizobium japonicum* altamente eficientes selecionadas em laboratório, garantindo que a planta tenha acesso a todo o azoto de que necessita a um custo muito reduzido para o agricultor e para o ambiente. Em Portugal, a inoculação é uma prática agronómica comum em sementes de leguminosas pratenses melhoradas.

Nem todas as relações simbióticas com bactérias diazotróficas formam nódulos. Associações extracelulares com cianobactérias (anteriormente chamadas algas azuis-esverdeadas) são conhecidas numa grande variedade de hepáticas, antóceros, nos fetos aquáticos do género *Azolla* e nas gimnospérmicas da família Cycadaceae (nas raízes coraloides). A cianobactéria *Anabaena azollae* vive alojada em cavidades foliares de *Azolla*. Por esta razão, as *Azolla* são há muito utilizadas para incorporar azoto nos sistemas de agricultura de arroz em campos alagados na África e na Ásia (Figura 48) (Roger, 1996). Em contrapartida, *Azolla filiculoides* comporta-se como uma temível invasora em águas paradas eutrofizadas em muitos países do Sul da Europa.

As *Gunnera* (Gunneraceae) estabelecem simbioses intracelulares com cianobactérias do género *Nostoc* (Osborne & Bergman, 2009). Nestas plantas, as bactérias fixadoras de azoto estão alojadas em pequenas bolsas macroscópicas no caule, com a forma de pequenas rosetas glandulares, visíveis em corte transversal (Figura 65-B, E).

Recentemente, descobriu-se que a alga marinha *Braarudosphaera bigelowii* possui um organito celular fixador de azoto – o **nitroplasto** – que evoluiu a partir de um evento de endossimbiose com uma cianobactéria. Este é um caso único conhecido entre os eucariotas e representa um marco na biologia evolutiva (Coale et al., 2024; Massana, 2024).

As bactérias e os fungos **endófitos** constituem um mundo diverso e complexo de relações mutualistas que só agora começa a ser desvendado. Algumas espécies fixam azoto sem formar nódulos visíveis; e.g., bactérias do género *Burkholderia* em milho-graúdo e cana-de-açúcar (Perin et al., 2006). Outras espécies melhoram a resposta das plantas à seca, a extração de nutrientes do solo, ou a resistência a doenças (v. «Interações ecológicas com plantas»). O seu estudo está para além dos objetivos da publicação.

II. O caule

1. Natureza e funções do caule

Dos três órgãos que compõem as plantas – a raiz, o caule e a folha –, o caule é o mais antigo. Tanto a raiz quanto as folhas evoluíram no Devónico (419-360 Ma) a partir de estruturas caulinares (volume II). A presença de nós (onde se inserem as folhas) e, concomitantemente, de gemas axilares, é a característica macromorfológica mais marcante do caule, diferenciando-o de imediato da raiz.

Nas plantas com semente, o desenvolvimento do sistema caulinar inicia-se com a germinação, a partir do epicótilo e do hipocótilo do embrião. À medida que a planta se desenvolve, novos caules (ramos) são gerados a partir de gemas localizadas em caules de ordem inferior. Por vezes, os caules têm origem em raízes (gemas adventícias). A diferenciação de caules a partir de folhas é muito rara na natureza (e.g., *Kalanchoe*). As plantas sem caules aparentes dizem-se acaules (ou em roseta), embora possuam, na verdade, um caule muito curto (braquiblasto) com entrenós reduzidos.

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

- O caule é o órgão de ligação e suporte por excelência, desempenhando doze grandes funções:
- Exposição das folhas à luz (otimização da fotossíntese);
- Exposição das flores aos agentes polinizadores e dos frutos aos agentes de dispersão;
- Elevação da canópia acima de potenciais competidores;
- Transporte de água e minerais (sentido ascendente) e de fotoassimilados (sentido descendente/bidirecional) entre a raiz e as folhas;
- Armazenamento de substâncias de reserva (água, amido, etc.);
- Leitura e integração de sinais ambientais (fotoperíodo, temperatura, gravidade);
- Síntese de reguladores de crescimento (hormonas); e.g., auxinas nos meristemas apicais;
- Fotossíntese, nos caules jovens ou adaptados (com parênquima clorofilino);
- Proteção das plantas contra a herbivoria (e.g., através de espinhos caulinares);
- Fixação a suportes (em lianas e trepadeiras, usando gavinhas ou volúveis);
- Persistência em ecossistemas sujeitos a perturbações cíclicas ou períodos desfavoráveis (e.g., rizomas e tubérculos);
- Colonização de novos espaços (reprodução vegetativa via estolhos ou rizomas)

Algumas destas funções estão detalhadas no ponto «Tipos de caule (metamorfoses)», outras foram discutidas a respeito da raiz (v. «Natureza e funções da raiz»).

2. Anatomia do caule

Estrutura primária do caule

O **caule primário** (*primary stem*) resulta da atividade dos meristemas apicais caulinares. A organização dos tecidos vasculares é mais complexa no caule primário do que na raiz. Isto deve-se ao facto do caule suportar folhas e gemas axilares, que têm de ser abastecidas por feixes vasculares que divergem do cilindro central – traços foliares e traços rameais –, criando, muitas vezes, lacunas no sistema vascular.

A estrutura primária sofreu maior diversificação evolutiva no caule do que na raiz (volume II). Contudo, como se referiu anteriormente, com o crescimento secundário, a anatomia dos caules e das raízes tende a tornar-se similar. Um resumo comparativo da estrutura interna da raiz e do caule está disponível na Chave dicotómica 1.

Em corte transversal, num caule primário das 'dicotiledóneas' e das gimnospérmicas distinguem-se, do exterior para o interior, três zonas tecidulares: (i) sistema dérmico (epiderme), (ii) córtex primário e (iii) cilindro central ou estela (sistema vascular mais a medula), onde os feixes condutores se dispõem tipicamente num anel (Figura 67).

Esta organização em anel não existe nas monocotiledóneas, um grupo de plantas em que os feixes vasculares se encontram dispersos no parênquima fundamental (**atactostela**) (Figura 71). Além disso, em muitas monocotiledóneas (e.g., gramíneas), o alongamento do caule é assegurado por meristemas intercalares situados na base dos entrenós.

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

Passo	Descrição	Destino / Taxon
1	Simetria radial — (<i>raiz ou caule</i>)	2
—	Simetria bilateral — (<i>folha</i>)	11
2	Sem crescimento secundário (estrutura primária).	3
—	Com crescimento secundário; meristemas laterais e tecidos secundários presentes (estrutura secundária).	8

Passo	Descrição	Destino / Taxon
3	Epiderme sem estomas; pelos unicelulares; presença frequente de exoderme; ausência de colênquima; córtex mais espesso do que o cilindro central; endoderme bem visível; feixes discretos simples, alternos; xilema de formação centrípeta (protoxilema exarco) — (<i>raiz</i>).	4
—	Epiderme com estomas; pelos unicelulares ou pluricelulares; ausência de exoderme; presença de colênquima; cilindro central mais largo do que o córtex; endoderme pouco diferenciada ou inexistente; feixes duplos colaterais ou bicolaterais; xilema de formação centrífuga (protoxilema endarco) — (<i>caule</i>).	6
4	Elevado número de feixes condutores (normalmente mais de seis); bandas de Caspary com espessamentos em U.	Monocotiledóneas
—	Número reduzido de feixes condutores (até 6); bandas de Caspary nas paredes radiais e transversais.	5
5	Ausência de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; presença de células crivosas e de células albuminosas; canais resiníferos frequentes.	Gimnospérmicas
—	Presença de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; sem células crivosas e células albuminosas nem canais resiníferos.	Dicotiledóneas s.l.
6	Feixes colaterais fechados em grande número, distribuídos de forma irregular no parênquima fundamental.	Monocotiledóneas
—	Feixes colaterais abertos pouco numerosos, organizados num cilindro central; diferenciação de córtex, raios medulares e medula.	7
7	Ausência de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; presença de células crivosas e células albuminosas; canais resiníferos frequentes.	Gimnospérmicas

Passo	Descrição	Destino / Taxon
—	Presença de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; sem células crivosas e células albuminosas nem canais resiníferos.	Dicotiledóneas s.l.
8	Presença de feixes de xilema radialmente alongado no centro das raízes secundárias jovens; xilema secundário com mais células parenquimatosas e elementos condutores, e com menos fibras; anéis de crescimento pouco nítidos — (<i>raiz</i>).	9
—	Presença de pequenas protuberâncias de xilema primário na margem da medula dos caules secundários jovens; xilema secundário com mais fibras e menos células parenquimatosas; anéis de crescimento geralmente nítidos nas regiões com uma estação de repouso vegetativo prolongado — (<i>caule</i>).	10
9 e 10	Lenho secundário homogêneo; presença frequente de canais resiníferos.	Gimnospérmicas
—	Lenho secundário heterogêneo; sem canais resiníferos.	Dicotiledóneas s.l.
11	Densidade dos estomas na página superior e inferior geralmente semelhante; mesofilo geralmente simétrico (semelhante nas páginas superior e inferior); feixes vasculares geralmente em grande número e semelhantes entre si; nervação geralmente paralela (em corte transversal, todas as nervuras são seccionadas do mesmo modo).	Monocotiledóneas
—	Densidade dos estomas na página superior e inferior geralmente distinta; mesofilo geralmente assimétrico; nervação geralmente de outro tipo.	12
12	Densidade dos estomas maior na página inferior do que na superior; mesofilo geralmente assimétrico (com parênquimas em paliçada e lacunoso); geralmente, um grande número de feixes e pelo menos um com estrutura secundária.	Dicotiledóneas s.l.

Passo	Descrição	Destino / Taxon
—	Mesofilo distinto; presença frequente de canais resiníferos e de clorênquima de células com invaginações infletidas para o lúmen celular.	Gimnospérmicas

Nota: a anatomia foliar descrita para as Gimnospérmicas é característica das Pinaceae.

Meristemas e tecidos

A estrutura e a nomenclatura dos meristemas e dos tecidos caulinares foram abordadas no ponto «Tecidos vegetais». Neste momento, importa apenas recordar que o meristema apical caulinar produz, de forma reiterada, entrenós e folhas inseridas em nós. O crescimento primário da parte aérea das plantas envolve, então, dois eventos morfogenéticos coordenados: a (i) extensão do eixo e a (ii) organogénese das folhas.

As folhas surgem como apêndices laterais (**primórdios foliares**) nos flancos do meristema, diferenciados a intervalos regulares de tempo designados por plastocronos. A cada plastocrono corresponde a produção de um fitómero (a unidade modular constituída por um nó, uma folha, uma gema axilar e o entrenó subjacente; v. «Organização do corpo das plantas com semente»). Com a indução da floração, o meristema apical caulinar transforma-se num meristema reprodutivo e, em vez de formar folhas, passa a diferenciar brácteas e peças florais.

Epiderme e córtex

A epiderme do caule primário distingue-se da radicular por possuir cutícula, estomas (embora em menor densidade do que na epiderme foliar) e por não desenvolver pelos radiculares. Podem, contudo, ocorrer tricomas variados.

O córtex primário caulinar corresponde à região de tecido fundamental localizada entre a epiderme e o sistema vascular (Figuras 68 e 67). Nas 'dicotiledóneas' e gimnospérmicas, o córtex forma um anel bem definido ao redor do cilindro central. Já nas monocotiledóneas, devido à dispersão dos feixes vasculares, a distinção entre córtex e medula é frequentemente impossível, interpretando-se como **parênquima fundamental** todo o tecido de preenchimento.

No córtex primário caulinar é frequente a diferenciação, logo abaixo da epiderme, de uma hipoderme (v. «Meristemas e tecidos» da raiz) com uma ou várias camadas de células de espessura. As células da hipoderme distinguem-se das restantes células corticais pela sua regularidade e simetria. Nas dicotiledóneas, a hipoderme é frequentemente constituída por colênquima (tecido de suporte flexível) ou clorênquima (Figura 69). Nas gramíneas e outras monocotiledóneas, ocorre com frequência um anel subepidérmico de fibras de esclerênquima (Figura 70-B). Esta hipoderme esclerificada confere rigidez aos caules e complementa a proteção mecânica providenciada pela epiderme (Evert et al., 2006).

As células parenquimatosas mais externas do córtex primário são frequentemente fotossintéticas, constituindo o clorênquima responsável pela cor verde dos caules jovens. Dispersos na matriz de parênquima cortical surgem escleritos, fibras de esclerênquima (fibras corticais; Figura 68-B), feixes de colênquima e estruturas secretoras (e.g., canais laticíferos nas Euphorbiaceae ou canais resiníferos nas Pinaceae). Nas plantas aquáticas, o córtex diferencia-se frequentemente em aerênquima (tecido com grandes lacunas gasosas). Estes tecidos foram amplamente discutidos no ponto «Tecidos definitivos simples». Com o tempo, as paredes das células parenquimatosas corticais podem lenhificar.

O limite interno do córtex, na interface com o cilindro vascular, apresenta características particulares. Ao contrário da raiz, o caule aéreo raramente possui uma endoderme com bandas de Caspary bem definidas (exceto em caules subterrâneos ou em plantas aquáticas). Em vez disso, a camada mais interna do córtex diferencia-se, frequentemente, numa bainha amilífera (ou bainha de amido) – uma camada de células ricas em grãos de amido (estatólitos) que atuam como sensores da gravidade (gravipercepção) (Figura 68-A) (Evert et al., 2006).

Ainda na interface córtex-cilindro vascular, em muitas ‘dicotiledóneas’, pode desenvolver-se um anel de **fibras perivasculares** (ou fibras extraxilémicas), com origem no procâmbio ou no meristema fundamental, que forma uma camada protetora sobre o floema (Figuras 68-B e 69) (Rudall, 2007).

Cilindro central

No cilindro central do caule primário destacam-se duas regiões: (i) o sistema vascular (feixes vasculares) e (ii) a medula (Figuras 68-A e 67). Recorda-se que o periciclo é uma camada característica da raiz, geralmente indistinto ou ausente no caule. A descrição anatômica do cilindro central incide, sobretudo, nos feixes vasculares. No caule, este estudo compreende três componentes:

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

Os feixes vasculares primários caulinares são discretos (individualizados, separados pelos raios primários, constituídos por parênquima interfascicular) e duplos (com o xilema e o floema acoplados, de várias formas, nos feixes). Os feixes vasculares são abertos ou fechados consoante sejam ou não atravessados por cordões de câmbio vascular. Reconhecem-se três grandes tipos de feixes vasculares no caule primário das plantas com semente:

Reconhecem-se três grandes tipos de feixes vasculares quanto à posição dos tecidos:

- **Feixes colaterais** – com um feixe de xilema e outro de floema contíguos, estando, geralmente, o xilema por dentro (posição adaxial) e o floema por fora (posição abaxial) (Figura 69); condição mais frequente nas gimnospérmicas, ‘dicotiledóneas’ e monocotiledóneas;

- **Feixes bicolaterais** – dois feixes de floema (um interno e outro externo) a flanquear um feixe de xilema (Figura 110); tipo comum, por exemplo, nas ‘dicotiledóneas’ das famílias Cucurbitaceae, Solanaceae e Apocynaceae;
- **Feixes concêntricos** – floema ao centro rodeado por xilema (**feixes anfigvais**; presente em alguns géneros de monocotiledóneas como *Dracaena*; Figura 91-B), ou floema a circundar o xilema (**feixes anficrivais**, tipo primitivo comum nos ‘pteridófitos’).

A disposição dos feixes vasculares no caule primário – anatomias nodal e entrenodal – tem uma forte correlação filogenética.

Nos entrenós dos caules primários das gimnospérmicas e das ‘dicotiledóneas’, os feixes vasculares (geralmente colaterais abertos), são em número limitado e uniformes, e dispõem-se num anel concêntrico (**eustela**), de contorno análogo ao contorno exterior do caule, constituindo um cilindro vascular nítido (Figura 69). Os feixes são separados por camadas de células parenquimatosas (parênquima interfascicular), formando **raios primários** (*primary rays*) que conectam a medula ao córtex. O floema também contém células parenquimatosas.

Nas monocotiledóneas, os feixes vasculares (geralmente colaterais fechados ou anfigvais) apresentam-se dispersos numa matriz de tecido fundamental (**atactostela**), surgindo geralmente em maior densidade na periferia do caule. Estão, frequentemente, envolvidos por uma bainha de esclerênquima (Figura 70), constituindo feixes fibrovasculares. Estes feixes, por sua vez, estão dispersos numa matriz de tecido fundamental, e mais concentrados em direção à periferia (Figura 71). Nas monocotiledóneas, não é clara a diferenciação de raios primários e, na maior parte das espécies, como foi referido, de córtex, cilindro vascular e medula. O floema não contém células parenquimatosas.

A diferenciação do xilema primário caulinar é centrífuga (protoxilema endarco): o protoxilema diferencia-se no interior do cilindro central (junto à medula); os vasos de metaxilema formam-se por fora do protoxilema. Cortes transversais sucessivos ao longo dos entrenós mostram que os feixes vasculares desenham espirais caule acima, e que a cada passo divergem ramificações laterais ao encontro de outros feixes vasculares, conectando-se numa densa rede (Figura 72). Nas gimnospérmicas e nas ‘dicotiledóneas’, os feixes vasculares estão mais próximos entre si nos nós, sendo o cilindro vascular quase contínuo em algumas espécies.

A diferenciação vascular está coordenada com a organogénese lateral. Na vizinhança dos nós, um ou mais feixes vasculares separam-se do cilindro central e arqueiam em direção à folha – designam-se por **traços foliares** (*leaf traces*) (Figura 72). Os traços são constituídos por xilema e floema. Nas plantas com megafilos, a saída destes traços provoca uma interrupção no cilindro vascular logo acima do ponto de divergência, preenchida por parênquima, a que se dá o nome de **lacuna foliar** (*leaf gap*) (Figuras 73 e 75).

A diferenciação dos feixes vasculares no caule está coordenada com a organogénese dos órgãos laterais pelo meristema apical. Na vizinhança dos nós, destacam-se um ou mais feixes vasculares – os traços foliares (*leaf trace*) – que arqueiam em direção e se conectam a um órgão de natureza foliar (Figura 72). Os traços são, necessariamente, constituídos por proto e metaxilema, e proto e metafloema. Nas plantas com megafilos (v. «Microfilos vs. Megafilos»), a saída destes traços

provoca uma interrupção no cilindro vascular logo acima do ponto de divergência, preenchida por parênquima, a qual se denomina **lacuna foliar** (*leaf gap*) (Figuras 73 e 75).

As plantas classificam-se, consoante o número de lacunas associadas a cada folha, como unilacunares, trilacunares ou multilacunares (Dickison, 2000). Por cima (em posição distal) dos traços foliares divergem, geralmente em número de dois, os traços das gemas ou dos ramos jovens resultantes da ativação das gemas (**traços caulinares** ou **rameais**) (Figura 73-A, B). Nas gimnospérmicas e nas 'dicotiledóneas', os feixes vasculares estão dispostos em anel e evidenciam, com nitidez, as lacunas foliares. As lacunas foliares são difíceis de estudar nas monocotiledóneas porque, nestas plantas, os feixes vasculares estão dispersos em grande número por todo o caule. As lacunas são inevitavelmente soterradas pelo crescimento secundário.

A anatomia nodal tem grande valor taxonómico (Figura 73). Por exemplo, os abetos (*Abies*, Pinaceae) são unilacunares com um traço. O *Ginkgo biloba* é unilacunar com dois traços. A maioria das 'dicotiledóneas' é trilacunar com três traços. Nas gramíneas (nós multilacunares), as folhas são abastecidas por numerosos traços que partem de todo o perímetro do caule.

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

- **Fistulosos** - ocos, i.e., a medula é reabsorvida ou destruída durante o crescimento, formando uma cavidade central; e.g., caule da maioria das Poaceae (gramíneas);
- **Medulosos** - preenchidos por um tecido esponjoso e leve; e.g., sabugueiro (*Sambucus nigra*) e videira (*Vitis europaea*) (Figura 74);
- **Maciços** (= sólidos) - medula persistente e compacta; condição frequente na maioria das 'dicotiledóneas' herbáceas.

Nos dois últimos casos, a medula está preenchida, de forma contínua ou descontínua, por tecido fundamental (parênquima de diversos tipos), com importante função de armazenamento de substâncias orgânicas ou, eventualmente, de água. Na medula (não fistulosa) podem ocorrer diferentes combinações de colênquima, escleritos, fibras de esclerênquima e canais secretores (Figura 79).

A medula dos caules jovens com crescimento secundário não contacta diretamente com a medula dos ramos mais velhos, de ordem inferior, onde se inserem. Em corte transversal, é geralmente visível, a olho nu, uma breve descontinuidade. Pela mesma razão, a medula é descontínua nos caules simpodiais (v. «Alongamento rameal»). A interrupção da medula nos simpódios de videira-europeia é conhecida por diafragma (Magalhães, 2008)(Figura 74). Quanto mais meduloso for um caule de uma planta lenhosa, maior será a sensibilidade dos cortes ao efeito do frio, razão pela qual não se deve podar a videira no pino do inverno nas regiões vitícolas mais frias.

Estrutura secundária do caule

Primeiras etapas do crescimento secundário

Na maioria das plantas com semente, o xilema e o floema primários são funcionais apenas por um curto período, sendo substituídos por congêneres secundários – fala-se, então, de caule secundário, crescimento secundário do caule ou de estrutura secundária do caule. Duas exceções: (i) o ciclo das plantas pode ser demasiado curto para o câmbio ter impacto (plantas efémeras) ou (ii) este não existe geneticamente, nem tem substituto (e.g., a grande maioria das monocotiledóneas). Ainda assim, plantas efémeras, como a *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), produzem abundante tecido secundário na raiz e no caule, mantendo uma consistência herbácea (Nieminen et al., 2015). Muitas ‘dicotiledóneas’ anuais, inclusive, chegam a produzir periderme (e a lenhificar) na base (plantas sufruticosas).

A presença de câmbio é plesiomórfica nas plantas com semente atuais, i.e., uma característica herdada do ancestral comum do grupo. Estão relatadas apenas cinco perdas evolutivas do câmbio: nos Nymphaeales, nas monocotiledóneas, no *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae), nas Podostemaceae e em *Nelumbo* (Nelumbonaceae) (Spicer & Groover, 2010)

Algumas monocotiledóneas, como os dragueiros (*Dracaena*, Asparagaceae, Nolinoideae), readquiriram o crescimento secundário à custa de um meristema secundário distinto do câmbio vascular (v. «Espessamento do caule nas monocotiledóneas»). As palmeiras (Arecaceae) são monocotiledóneas; embora lenhosas, não têm crescimento secundário – quanto mais longevas, mais velho o seu corpo primário (inc. floema e xilema) e os meristemas que lhe deram origem. Admite-se que algumas espécies possam atingir os 700 anos de idade (Uhl & Dransfield cit. Boyce & DiMichele, 2016).

Nos caules primários de gimnospermas e de ‘dicotiledóneas’, o crescimento secundário principia com a iniciação do câmbio a partir de células procambiais retidas no interior dos feixes vasculares, na região de contacto entre o metafloema e o metaxilema. O câmbio insinua-se posteriormente pelos raios primários, fechando o anel cambial (Nieminen et al., 2015). A diferenciação do câmbio faz-se de forma acropetal, i.e., de baixo para cima, em direção ao ápice, neste caso, do caule. Em corte transversal, começa com um contorno sinuoso, mas, pronto, assume a forma de um círculo (Figura 69).

Na maior parte das espécies, o câmbio diferencia anéis contínuos, tecidularmente heterogêneos, de xilema secundário em posição centrípeta (por fora do lenho pré-existente) e de floema secundário em posição centrífuga (por dentro do floema pré-existente) (Figura 76). Em algumas ‘dicotiledóneas’ herbáceas, o câmbio não gera cilindros contínuos de tecido vascular – limita-se a adicionar xilema e floema aos feixes primários ou a diferenciar novos feixes vasculares entre os raios primários (Dickison, 2000). A confirmação do crescimento secundário nestes casos exige critérios específicos, conforme explicito mais adiante.

Numa primeira fase, a epiderme é suficientemente elástica para suportar as tensões decorrentes da entrada em funcionamento do câmbio. Será retida (e a felogene não iniciada) se o crescimento secundário for escasso – portanto, nem todas as plantas com crescimento secundário são lenhosas. Nas plantas lenhosas, a epiderme e as camadas mais exteriores do córtex, mais tarde ou mais cedo, rompem-se e esfoliam, podendo permanecer por algum tempo soltas, parcialmente aderentes ou suspensas do caule (Figura 78). O papel da epiderme passa a ser desempenhado por um novo tecido – a periderme –, gerado por um segundo meristema lateral – a felogene. Nas

regiões extratropicais, os tecidos primários exteriores ao felema geralmente persistem mortos e aderentes durante uma estação desfavorável, talvez com a função de proteger o jovem caule do frio ou da dessecação (observações pessoais).

A iniciação da primeira felogene ocorre após a iniciação do câmbio, também da parte proximal para a distal dos caules, normalmente a partir de tecidos corticais por baixo da epiderme. Na maior parte das plantas com corpo secundário, algum tempo depois da iniciação da felogene, a periderme muda a cor do caule de verde para as cores acastanhadas características do felema (v.i.), que geralmente se associa a plantas lenhosas. Na terminologia agronômica, esta mudança de cor é conhecida como atempamento.

A produção de tecido vascular secundário encarcera, no centro do caule, todos os tecidos primários interiores ao câmbio (xilema primário e medula). O xilema primário persiste, visível, sob a forma de pequenas protuberâncias na margem externa da medula (Figura 77). Com o tempo, perde a função de transporte, mas mantém a integridade estrutural. O destino do floema primário é muito diferente. O floema primário é empurrado centrifugamente, esmagado e incorporado no ritidoma, acabando por ser rejeitado pela planta.

Com o crescimento secundário, as funções do xilema e do floema primários passam a ser desempenhadas pelos seus equivalentes secundários. Todo o xilema secundário, desde que não descartado por cladoptose, permanece retido no corpo da planta (Figura 77). O floema secundário é produzido em muito menor quantidade. Como se verá, o floema secundário não funcional também é incorporado ao ritidoma e, mais tarde ou mais cedo, expelido pela planta.

A título de curiosidade, algumas dicotiledóneas lenhosas (e.g., lianas) possuem câmbios sucessivos ou supranumerários. No mangue-branco (*Avicennia* spp., Acanthaceae), o crescimento resulta da acumulação de anéis concêntricos de xilema e floema, gerados por novos câmbios que se diferenciam, sequencialmente, a partir do córtex (Carlquist, 2007).

Sistemas radial e axial

O câmbio é um tecido meristemático exclusivo das gimnospérmicas e angiospérmicas 'dicotiledóneas', com dois tipos celulares (de células iniciais do câmbio): (i) **iniciais fusiformes** e (ii) **iniciais dos raios**. As primeiras são alongadas axialmente (verticalmente); as segundas são aproximadamente isodiamétricas (quase cúbicas). Ambos os tipos dividem-se periclinalmente de forma ativa. Ciclicamente, ocorrem divisões anticlinais radiais de modo que o câmbio possa acompanhar o aumento de diâmetro do caule.

As células iniciais fusiformes dão origem a células axialmente alongadas que, no seu conjunto, constituem o **sistema axial** (Figura 85). Nas gimnospérmicas, o sistema axial é constituído por células crivosas, células albuminosas (ou de Strasburger), traqueídeos e parênquima axial (Figura 79). O sistema axial é bem mais complexo nas angiospérmicas; inclui elementos dos tubos crivosos, células companheiras, elementos de vaso, traqueídeos, fibras e parênquima axial (Figuras 85, 80 e 77).

As iniciais dos raios diferenciam o **sistema radial** (Figuras 79 e 85). Os **raios vasculares** (*vascular rays*) que compõem este sistema são formados por faixas estreitas de células radialmente alongadas (na direção medula-córtex), com uma a poucas células de espessura. Os raios vasculares têm uma porção floémica (**raio floémico**, *phloem ray*) e outra xilémica (**raio xilémico**, *xylem ray*). Há menos tipos celulares no sistema radial do que no sistema axial. Os raios são essencialmente constituídos por **parênquima radial** (xilémico ou floémico). Nas gimnospermas e, pontualmente, em algumas angiospermas, os raios contêm traqueídeos (**traqueídeos transversais** ou do **raio**). A espessura, o tipo celular, o arranjo e a distribuição dos raios variam de espécie para espécie (v. «Anatomia das madeiras [breve referência]»), existindo uma complexa nomenclatura a este respeito. A remoção da casca permite, frequentemente, a observação a olho nu dos raios xilémicos na superfície do lenho, sob a forma de pequenas linhas.

Nos tecidos vasculares secundários, o parênquima (tanto do sistema axial como do radial) recebe a designação do tecido em que se integra: no xilema, chama-se **parênquima lenhoso** (ou do xilema) e, no floema, **parênquima floémico** (ou liberiano).

Embora perpendiculares entre si, os parênquimas radial e axial formam uma complexa rede tridimensional, interconectada por plasmodesmos, que garante o lenho de um contínuo vivo (Morris et al., 2016). Os raios estão envolvidos na defesa contra patógenos, no armazenamento de reservas, no transporte radial, para as camadas mais antigas (mais interiores) do xilema secundário, de água, nutrientes, substâncias de reserva e de metabolitos secundários (de preservação da madeira/cerne) (v.i.) (Knipfer et al., 2016).

Uma das interações mais notáveis entre o parênquima lenhoso e os elementos traqueais ocorre na formação de **tiloses**. Em resposta a embolias (entrada de ar nos vasos) ou infeções patogénicas, as células de parênquima lenhoso adjacentes a um vaso crescem através das pontuações para o interior do lúmen do vaso, formando estruturas em forma de balão que o bloqueiam fisicamente. Este processo sela o vaso inutilizado e é fundamental na formação do cerne (v.i.). Nos cortes de madeiras de angiospermas, é frequentemente visível, à vista desarmada, o bloqueio dos grandes vasos de primavera por tiloses, que aparecem como membranas brilhantes ou uma 'espuma' no interior dos vasos (poros).

Vejamos uma consequência prática da função de transporte dos raios. As invasoras arbóreas (e.g., *Acacia* spp.) e as árvores de plantações de produção (e.g., *Eucalyptus* spp.) são frequentemente eliminadas por corte raso (eliminação da parte aérea na zona do colo com uma motosserra), seguido da aplicação imediata, por pincelagem, de um herbicida sistémico na superfície recém-exposta do lenho (coto). A redistribuição das moléculas herbicidas pela raiz e pela toíça é feita, em grande parte, pelo parênquima lenhoso, tanto axial quanto radial.

Como foi referido anteriormente, nas plantas herbáceas sem anéis conspícuos de xilema, ou em muitos exemplares de caules fósseis, pode ser difícil comprovar a existência de crescimento secundário apenas pela observação de cortes transversais. A confirmação anatómica do crescimento secundário faz-se, então, com base em três critérios (Gerrienne & Gonez, 2011) (Figura 82):

- Presença de fiadas de células alinhadas radialmente – produzidas por divisões periclinais das células do câmbio;
- Multiplicação das fiadas de células – ciclicamente, as células do câmbio sofrem divisões anticlinais radiais e adicionam novas fiadas de xilema (acompanhando o aumento do diâmetro);
- Combinação de células alongadas axialmente e radialmente: demonstrando a atividade das iniciais fusiformes (sistema axial) e das iniciais dos raios (sistema radial).

Floema secundário

A massa e o volume do floema secundário são residuais quando comparados com o xilema secundário. O floema secundário comporta, à semelhança do floema primário, elementos dos tubos crivosos e células companheiras nas angiospérmicas, ou células crivosas e células albuminosas (ou de Strasburger) nas gimnospérmicas. Estes tipos celulares são acompanhados, tanto nas gimnospérmicas quanto nas angiospérmicas, por parênquima floémico axial e radial e por abundantes fibras floémicas (de esclerênquima).

Ao contrário do xilema (que é rígido e morto), o floema é um tecido vivo e sujeito a grandes tensões mecânicas devido ao aumento contínuo do perímetro do tronco. Para acomodar este crescimento e evitar a ruptura, algumas células do parênquima floémico, sobretudo nos raios, recuperam a atividade meristemática. Estas células sofrem divisões anticlinais radiais que alargam o raio em direção à periferia. Em corte transversal, esta expansão origina os característicos **raios floémicos dilatados** em forma de funil ou triângulo (com a base voltada para o exterior) (Figura 77-d).

Geralmente, apenas uma estreita banda de floema funcional, situada na vizinhança imediata do câmbio, é ativa no transporte (Evert et al., 2006). À medida que o floema é empurrado para o exterior e envelhece, os elementos condutores colapsam (são obliterados) e deixam de funcionar. Por sua vez, as células do parênquima floémico frequentemente evoluem para escleritos ou acumulam substâncias ergásticas, como cristais e taninos. É a partir deste parênquima do floema secundário, não funcional, que, ciclicamente, se diferenciam as novas camadas de felogene para formar a periderme (Evert et al., 2006).

Xilema secundário

O crescimento secundário é dominado pelos elementos traqueais do **xilema secundário (lenho)**. As células recém-diferenciadas de xilema têm uma consistência gelatinosa porque a deposição de parede secundária e de lenhina está ainda em curso. Depois de lenhificado e maturado, o xilema secundário desempenha uma tripla função: (i) transporte de seiva xilémica (através dos elementos traqueais mortos); (ii) suporte estrutural; e (iii) reserva de nutrientes (nas células vivas do parênquima).

Uma vez que os traqueídeos e os vasos lenhosos são constituídos por células mortas, o tronco de uma árvore é essencialmente um espesso e rígido core de tecido morto (interrompido por uma rede viva de parênquima lenhoso), com a forma aproximada de um cone (Figura 81). Este cone é

revestido por uma delgada bainha de tecidos vivos (câmbio vascular, floema funcional, vários tipos de parênquima e felogene), exteriormente protegida por uma nova camada de células mortas, o ritidoma.

O parênquima lenhoso (*xylem parenchyma*) compreende o parênquima xilémico dos sistemas axial e radial. O parênquima (lenhoso) radial pode ser **unisseriado**, se tiver uma célula de espessura (em corte tangencial), ou **plurisseriado** (ou multisseriado), se ostentar duas ou mais células de espessura (Figura 87).

Nas gimnospermas, os raios são quase exclusivamente unisseriados e podem conter, além de parênquima, **traqueídeos do raio** (ou **transversais**) - células mortas com pontuações areoladas que facilitam o transporte radial de água - e canais de resina. Nas angiospermas, os raios são compostos apenas por células parenquimatosas. Podem ser **homocelulares** (*homocellular rays*; se compostos por células com a mesma morfologia) ou **heterocelulares** (*heterocellular rays*; compostos por células de diferentes morfologias; e.g., células procumbentes e eretas). O parênquima lenhoso é invulgarmente abundante nas lianas, o que confere flexibilidade ao caule e permite a regeneração de tecidos após torção ou dobragem.

Nas árvores de clima temperado ou mediterrânico, e nas áreas tropicais com estação seca, o câmbio tem uma atividade sazonal (Worbes & Fichtler, 2010). Nas madeiras de angiospermas, as células xilémicas formadas no início da estação de crescimento têm grande diâmetro e paredes finas (**lenho de início de estação, inicial** ou **de primavera**; *early wood*); no final do período de crescimento, o diâmetro das células é menor e as paredes celulares são mais espessas (**lenho de fim de estação, final** ou **de verão**; *late wood*) (Figuras 83 e 84). Os dois tipos de lenho depõem-se sob a forma de bandas geralmente visíveis à vista desarmada, sendo o lenho de primavera mais claro do que o de verão. Nos anos de primavera seca, a estrutura do lenho de primavera aproxima-se da do verão. O somatório destas duas camadas constitui um **anel de crescimento**. No final de cada estação de crescimento é frequente a formação de uma banda de **parênquima terminal** ou de fibras que marcam a fronteira com o anel do ano seguinte (Figura 81). O número de anéis de crescimento aumenta em direção ao colo das plantas lenhosas perenes. Os tecidos das árvores são tanto mais velhos quanto mais profundos e basais forem (Figura 81).

Quando a atividade cambial prossegue sem interrupções anómalas, forma-se um anel por ano. Assim, para avaliar a idade de uma árvore, basta contar os anéis. Contudo, se a atividade cambial é suspensa e retomada a meio da estação (devido a uma seca extrema ou desfolha, por exemplo), formam-se **falsos anéis** ou anéis complexos. Este fenómeno é comum sob clima mediterrânico, onde muitas plantas lenhosas evidenciam dois períodos de atividade cambial, um na primavera e outro no outono, interrompidos, respetivamente, pela secura estival e pelo frio invernal (Cherubini et al., 2003). A espessura dos anéis e a densidade do lenho registam as flutuações climáticas (e.g., precipitação e temperatura), permitindo datar madeiras (**dendrocronologia**) e reconstruir o clima do passado (**dendroclimatologia**).

As partes mais velhas (e interiores) do lenho perdem a função de transporte e de reserva (mantêm a de suporte), e ficam relegadas para as camadas mais profundas do caule. No intuito de aumentar a resistência a patógenos e à decomposição, estas células são impregnadas com resinas, gomas, taninos e compostos fenólicos. Diferencia-se, assim, uma parte mais escura e interna do lenho - o

cerne, durame, duramen ou lenho inativo (heartwood) – de outra parte clara, externa e parcialmente funcional e com alguns tecidos vivos – o borne, alborno ou lenho ativo (sapwood; Figura 86). O cerne e o borne nem sempre se apresentam bem definidos. Quando invadido por fungos do lenho, o cerne perde cor (descolora-se).

A formação do cerne é mediada pela **zona de transição** (*transition zone*), uma faixa estreita de tecido intercalada entre o cerne e o borne, frequentemente de cor distinta (Yang et al., 2025). Esta região do lenho caracteriza-se por uma elevada atividade metabólica. É aqui que as células de parênquima lenhoso, que até então funcionavam como tecido de reserva, aceleram o seu metabolismo para consumir os nutrientes acumulados e sintetizar grandes quantidades de metabolitos secundários que vão impregnar o cerne. Após este pico de atividade biossintética, as células sofrem morte celular programada, consolidando a formação do cerne.

Anatomia das madeiras (breve referência)

A organização espacial dos tipos celulares xilémicos produzidos pelo câmbio tem um grande valor diagnóstico na identificação microscópica de madeiras (Ferreirinha, 1958).

Para tal, é indispensável a observação dos três planos de corte apresentados na Figura 18: (i) transversal, (ii) radial e (iii) tangencial.

- Em corte transversal, surgem com formas poligonais elementos traqueais, fibras e parênquima axial; os raios (sistema radial) aparecem como linhas finas que atravessam o lenho no sentido medula-córtex (Figuras 83 e 85).
- Em corte radial (longitudinal), ocorre o inverso, as células do sistema axial observam-se no sentido do seu maior comprimento e as pontuações das paredes são visíveis de face; os elementos do sistema radial (raios) observam-se lateralmente, assemelhando-se a um muro de tijolos ou faixas horizontais (Figuras 85 e 87);
- Em corte tangencial (longitudinal), as células do sistema axial também se observam ao comprido, mas os raios surgem cortados transversalmente, apresentando-se como fusos ou linhas verticais de altura variável.

O lenho das gimnospérmicas – as **resinosas** na gíria silvícola – não apresenta vasos lenhosos, apenas traqueídeos (exceto nas Gnetidae) . Também não inclui fibras (a função de suporte é desempenhada pelos traqueídeos) e os raios são muito estreitos e unisseriados. Os traqueídeos transversais (do raio) são praticamente exclusivos das gimnospérmicas, não estando presentes em todas as espécies. O parênquima lenhoso axial é raro ou mesmo ausente. Nas espécies com resina (e.g., a maioria das pináceas) desenvolvem-se canais de resina por entre os traqueídeos, delimitados por células parenquimatosas secretoras (Figura 79). As gimnospérmicas (especialmente as pináceas) têm anéis de crescimento muito marcados. Como não possuem vasos, não apresentam diferença no tamanho dos poros (v.i.); a distinção visual entre lenho de primavera e de verão faz-se pela espessura da parede celular dos traqueídeos (cor clara vs. cor escura) (Ervert et al, 2006).

A estrutura das madeiras das **folhosas**, i.e., das árvores angiospérmicas, é mais complexa, envolvendo arranjos variados de vasos lenhosos, traqueídeos, fibras e vários tipos de parênquima

axial e radial. Em algumas espécies, sobretudo no lenho de primavera, os elementos de vaso têm um diâmetro suficientemente grande para se distinguirem a olho nu na forma de pequenos furos – os **poros**. Com uma simples lupa de bolso de 10-15x veem-se bem os raios e o arranjo geral dos componentes.

Na terminologia da anatomia da madeira, é habitual usar-se os termos **lenho homogéneo** (lenho homoxílico; *homoxyl wood* ou *softwood*; figura 79) e **lenho heterogéneo** (lenho heteroxílico; *heteroxyl wood* ou *hardwood*; figura 83) para diferenciar, respetivamente, a estrutura simples das gimnospérmicas (sem vasos) da estrutura complexa das angiospérmicas (com vasos e fibras) (White et al., 1991). No ponto anterior, comparou-se a estrutura do parênquima lenhoso de folhosas e de resinosas, outro tópico fundamental da anatomia das madeiras.

Consoante a distribuição dos vasos nos anéis de crescimento, as madeiras de angiospérmicas são classificadas em (White et al., 1991):

- **Porosidade difusa:** os vasos têm diâmetros semelhantes e distribuem-se uniformemente por todo o anel (e.g., *Betula*, *Populus* e grande parte das árvores tropicais);
- **Porosidade em anel:** os vasos do lenho inicial são muito maiores que os do lenho final, formando anéis bem marcados (e.g., *Quercus*, *Castanea*, *Fraxinus*).

Esta anatomia tem consequências fisiológicas: nas árvores de porosidade em anel, o transporte de água realiza-se quase exclusivamente no anel do ano corrente (o lenho de 1 ano), pois os vasos grandes embolizam facilmente; nas árvores de porosidade difusa, o transporte é mantido em vários anéis mais antigos, penetrando mais profundamente no borne (Shigo, 1991).

A distribuição do parênquima axial em relação aos vasos constitui o carácter diagnóstico mais refinado para a identificação macroscópica (com lupa). O parênquima diz-se **paratraqueal** (*paratracheal parenchyma*) quando está associado aos vasos (formando bainhas, 'olhos' ou losangos à volta dos poros; e.g., *Fraxinus*, *Acacia*) e **apotraqueal** (*apotracheal parenchyma*) quando se dispõe independentemente dos vasos (e.g., linhas tangenciais ou difuso; e.g., *Juglans*) (White et al., 1991).

Periderme e ritidoma

A primeira felogene (nativa) do caule diferencia-se em camadas profundas do córtex, subepidermicamente em camadas externas do córtex (na maioria das espécies; Figura 80), ou mesmo a partir da epiderme. A felogene (*phellogen*) é constituída por células meristemáticas isodiamétricas que diferenciam felema (cortiça, suber; *phellem*) para o exterior e feloderme (*phelloderm*) para o interior. O conjunto tecidual «feloderme + felogene + felema» constitui a periderme (*periderm*).

O **felema** tem uma evidente função de proteção. As pilhas radiais de células mortas suberificadas características do felema são mais espessas do que a feloderme, que se resume a umas poucas camadas de células parenquimatosas com função de reserva. Algumas árvores, sobretudo nos trópicos, têm troncos verdes, porque as células da feloderme possuem cloroplastos (Figura 94-B).

No período de mais intenso crescimento vegetativo (em maio/junho, no hemisfério Norte), frequentemente é tão fácil destacar o felema pela felogene, como a casca pelo câmbio (Figura 88-C).

Numa fase inicial do funcionamento da felogene, os estomas são circundados (por debaixo da epiderme) por tecido suberoso (felema), que se destaca no fundo verde da epiderme pela sua cor acastanhada ou avermelhada. Nos ramos atempados (lenhificados), os estomas são substituídos por pequenas saliências na casca, com um pequeno poro no centro, designadas por **lentículas** (lenticelas, lenticels). Constituem as lentículas aglomerados pouco organizados de células mortas, não ou escassamente impregnadas de suberina, por onde, todavia, se realizam algumas trocas gasosas com o exterior (Figura 88-D). Infelizmente, são também uma porta aberta para parasitas e herbívoros. As lentículas são difíceis de identificar nos caules lenhosos de ritidoma espesso, escuro e rugoso.

A maioria das células da felogene divide-se pelo plano periclinal (Figura 88-E). Consequentemente, a felogene não é capaz de acompanhar o aumento do diâmetro dos caules e rompe-se. Por isso, é renovada ciclicamente, geralmente todos os anos, nas plantas perenes, por meio da diferenciação de uma nova felogene a partir do floema secundário. Este processo isola e induz a morte dos tecidos exteriores. A reiteração deste ciclo leva à justaposição concêntrica de várias peridermes, frequentemente visíveis a olho nu na forma de bandas estreitas na casca. Nas plantas adultas, o complexo de tecidos exteriores à felogene ativa designa-se **ritidoma** (= **casca seca** ou **casca externa**; *rhytidome, outer bark*).

O ritidoma é constituído por camadas de felema intercaladas por uma delgada massa de felogene, feloderme e floema secundário mortos, a que somam, na base, a feloderme e a felogene ativas. O **entrecasco** (**casca interna**; *inner bark*) engloba os tecidos vivos entre o câmbio e a felogene ativa (felogene + feloderme + floema secundário vivo + câmbio) (Figura 88-A,C). O termo **casca** (*bark*) aplica-se ao conjunto de todos os tecidos exteriores ao câmbio (entrecasco + ritidoma) (Figura 88-A,C). Em certas espécies, a casca destaca-se de formas características: fitas horizontais (e.g., bidoeiro; *Betula alba*, Betulaceae), fitas verticais (e.g., eucalipto) ou placas (e.g., plátano). Tradicionalmente, golpeia-se o ritidoma da cerejeira para aliviar a pressão sobre o câmbio e acelerar o aumento de diâmetro do tronco.

Durante períodos de intensa atividade cambial, a casca destaca-se facilmente pela região do câmbio e do xilema ainda não lenhificado. Esta propriedade permite as enxertias de borbulha, mas torna a planta sensível a danos mecânicos. Durante os períodos de intensa atividade cambial, em particular nos caules jovens, a casca destaca-se com facilidade pela região do câmbio e do xilema ainda não lenhificado (gelatinoso). Esta propriedade é aproveitada em arboricultura para realizar enxertias de borbulha (v. «Reprodução assexuada»). Em contrapartida, a casca é muito sensível a toques de máquinas agrícolas e a outros acidentes mecânicos. O câmbio morre em contacto com o exterior, dando origem a uma ferida. As plantas lenhosas possuem mecanismos expeditos de reparação de feridas de pequena dimensão; as feridas de grande dimensão deixam sempre marcas no lenho (v. «Reparação de feridas. Resposta ao corte»).

A **incisão anelar** (remoção de um anel de casca) interrompe o fluxo do floema; inicialmente, as raízes morrem por falta de fotoassimilados ("fome"), o que leva ao colapso da parte aérea por

interrupção do abastecimento hídrico posterior. A incisão anelar de curta extensão é tradicionalmente usada para estimular a floração, mas debilita as árvores, não sendo, por isso, aconselhada em ambiente de elevado stresse (e.g., árvores de fruto de sequeiro).

O sobreiro (*Quercus suber*), para além de produzir quantidades massivas de felema, apresenta outra característica invulgar: não reinicia ciclicamente a felogene (Graça & Pereira, 2004). Assim, a cortiça é, anatomicamente, uma **periderme persistente** e não um ritidoma. A cortiça é extraída (**tira da cortiça**) manualmente em intervalos de 9 a 12 anos, nos meses de junho e julho, quando a felogene está em plena atividade. O processo de extração remove o felema e mata a felogene; se a lâmina da machada atingir o câmbio, formam-se feridas graves (Figura 88-A, B). Após a tira, a árvore gera uma nova felogene (**felogene traumática**) a partir do floema secundário, reiniciando a produção de cortiça. Na cortiça, distinguem-se anéis anuais porque o felema de primavera é menos denso (células maiores de parede mais delgada) do que o tardio (Caritat et al., 2000). A cortiça tem grande interesse económico porque é um material elástico e pouco denso, quimicamente inerte, de baixa condutividade térmica e elevada impermeabilidade a gases e líquidos. A chamada periderme de ferida – com a função de reparar e selar feridas – é descrita a seguir, no ponto «Reparação de feridas. Resposta ao corte».

Espessamento do caule nas monocotiledóneas

O câmbio vascular, como já foi referido, é exclusivo das 'dicotiledóneas'. Contudo, muitas monocotiledóneas apresentam caules primários de diâmetro assinalável (e.g., palmeiras, Areaceae) ou exibem crescimento secundário (exemplos mais adiante).

A espessura do caule da maioria das monocotiledóneas sem crescimento secundário deve-se à ação simultânea de um meristema apical e de um **meristema de espessamento primário** (MEP; *primary thickening meristem*) (Rudall, 1991) (Figura 90). O MEP localiza-se na proximidade do meristema apical, entre o córtex e a região vascularizada do caule. Na maioria das espécies, pouco se afasta do meristema apical. O MEP consiste numa camada com várias células de espessura de células meristemáticas que produz, para fora, parênquima e, para dentro, feixes vasculares individualizados numa matriz parenquimatosa, como é próprio das monocotiledóneas. Em algumas espécies, forma células com paredes espessadas com suberina. Além do engrossamento primário, o MEP é ainda responsável pelo estabelecimento de ligações vasculares entre o caule e a raiz, o caule e as folhas e, por vezes, pela formação de raízes adventícias na base dos caules (Rudal 1991).

O crescimento secundário nas monocotiledóneas pode ser **difuso** ou decorrer da atividade de um **meristema de espessamento secundário** (MES, *secondary thickening meristem*) (Rudal 2007). O crescimento difuso faz-se pela divisão e diferenciação contínuas de células parenquimatosas do tecido fundamental. O diâmetro assinalável das palmeiras (Areaceae) resulta da conjugação de um MEP de grande dimensão com esse crescimento difuso.

O MES, ao contrário do MEP, afasta-se do meristema apical e desce pelo flanco dos caules, tomando uma posição lateral análoga ao câmbio vascular (Figura 91-B). O MES funciona, todavia, de forma distinta do câmbio: diferencia centrifugamente (para fora) parênquima e centripetamente (para dentro) parênquima com feixes vasculares dispersos, radialmente alongados. Praticamente todas as monocotiledóneas com MES pertencem à ordem Asparagales (Rudall, 1991), na qual se enquadram, entre outros, quatro géneros muito cultivados: *Agave* (Asparagaceae, Agavoideae), *Aloe* (Asphodelaceae), *Cordyline* (Asparagaceae, Lomandroideae) e *Dracaena* (Asparagaceae, Nolinoideae) (Figura 91-A).

As monocotiledóneas lenhosas não têm felogene. Células parenquimatosas subepidérmicas do córtex adquirem capacidade meristemática e, temporariamente, dividem-se periclinamente, diferenciando camadas irregulares de células suberosas mortas, entremeadas por aglomerados de células corticais (Jura-Morawiec et al., 2015). Na zona onde se localizam as células meristemáticas não chega a diferenciar-se uma camada contínua de células iniciais como na felogene. Por conseguinte, os conceitos de periderme e de ritidoma também não são aplicáveis ao tecido secundário de proteção das monocotiledóneas lenhosas (Jura-Morawiec et al., 2015).

Independentemente da forma como engrossam, as monocotiledóneas lenhosas têm caules com uma estrutura muito distinta daquela das plantas com câmbio vascular. Em corte transversal, e a olho nu, em vez de anéis, observa-se uma densa estrutura de feixes vasculares discretos, reforçados por fibras adjacentes ao floema (feixes fibrovasculares), semelhante a um grosso cabo telefónico (Figura 93). Os vasos lenhosos (poros) sobressaem pelo diâmetro considerável.

Reparação de feridas. Resposta ao corte

Nas plantas lenhosas, as feridas que não atingem o câmbio são reparadas rapidamente por este mesmo tecido e/ou pela reposição da periderme pela felogene. A primeira etapa da recuperação de feridas mais profundas, que atingem ou ultrapassam o câmbio, compreende o isolamento e o consequente confinamento das células danificadas, de modo a conter a penetração de microrganismos patogénicos. De acordo com o modelo **CODIT (*Compartmentalization of Decay in Trees*)**, este processo, conhecido por **compartimentação**, envolve quatro **barreiras de compartimentação (*compartmentalization walls*)** (Figura 92) (Merrill & Shigo, 1979; Shigo, 1991):

- Barreira I (**Resistência Vertical**): É a barreira mais fraca. Nela ocorre a obstrução dos vasos condutores, acima e abaixo da ferida, pela intervenção do parênquima lenhoso axial (através de tiloses e gomas) e substâncias polifenólicas. Esta barreira limita a expansão longitudinal de eventuais infeções (Figura 25).
- Barreira II (**Resistência Radial**): É formada pelos anéis de crescimento (sobretudo a madeira de fim de estação) não danificados e interiores à ferida. As células de paredes espessas e muito lenhificadas atenuam o avanço radial da infeção em direção ao cerne da árvore.

- Barreira III (**Resistência Lateral**): As células dos raios (parênquima lenhoso radial) contêm lateralmente a ferida através da acumulação de suberina e de substâncias tóxicas para os patógenos, limitando a expansão circunferencial.
- Barreira IV (**Barreira de Proteção**): É a barreira mais forte. Resulta da produção, pelo câmbio, de uma nova camada de lenho (**lenho de barreira**), rica em parênquima axial suberizado e elementos traqueais, que isola os tecidos infetados dos novos tecidos que se formarão. A ferida termina, assim, inumada no interior do lenho.

A formação da quarta barreira inicia-se com a diferenciação de um calo na superfície da ferida, a partir de células danificadas do câmbio, de células do parênquima lenhoso ou de xilema imaturo (Chano et al., 2015). Importa recordar que as células do parênquima lenhoso, tal como outros tipos de parênquima, mantêm a capacidade meristemática (totipotência), embora não se dividam nos caules saudáveis por estarem contidas por elementos traqueais rígidos.

Das células do calo localizadas na margem da ferida diferencia-se um novo câmbio e, exteriormente a este, uma **felogene de ferida**. A cicatrização das feridas avança do bordo para o centro com a formação de "lábios" de **lenho de ferida** (Figura 228). A parte central e exposta do calo acaba geralmente por secar. Contudo, em condições de elevada humidade, algumas espécies conseguem regenerar tecido vascular e ritidoma simultaneamente em toda a superfície da ferida (Zhang et al., 2011).

Embora a quarta barreira seja a mais eficaz, permitindo que a árvore mantenha rigidez estrutural mesmo com o lenho interior invadido por fungos, o processo não é infalível. Uma árvore com o tronco exteriormente saudável pode estar comprometida internamente. Por isso, árvores em locais públicos devem ser avaliadas ciclicamente com equipamentos adequados (ex: tomografia sónica ou resistência à perfuração) para evitar acidentes.

A eficácia da compartimentação varia de espécie para espécie, e depende do vigor e da idade das plantas, da época do ano, da severidade e do tipo das feridas e da virulência dos microrganismos patogénicos que tenham colonizado as feridas. Por exemplo, os *Platanus* (Platanaceae) são muito eficazes a compartimentar; os castanheiros-da-índia não. A reparação das feridas ocorridas durante os períodos de atividade cambial (na primavera-início do verão nas áreas de clima temperado ou mediterrânico) é mais rápida (Pallardy, 2007).

As feridas de poda em ramos com um ou dois anos de idade são absorvidas com alguma rapidez. As desramações feitas imediatamente acima do colo do ramo saram mais rapidamente do que as desramações rentes; se muito afastadas do colo do ramo há o risco da formação de um **cone de dessecação** e de um **nó solto** (Figura 227; «Tipos de ramificação»).

O uso do termo "cicatrização" em plantas é tecnicamente impreciso. Ao contrário dos animais, onde os tecidos são regenerados, nas plantas os tecidos danificados nunca são repostos — são compartimentalizados e isolados. A reparação eficaz num caule com crescimento secundário não evita que os tecidos danificados fiquem retidos no interior do lenho, sendo visíveis, por exemplo, em cortes transversais. Esta característica permite datar feridas através da contagem dos anéis de crescimento, técnica fundamental para determinar históricos de incêndios em ecossistemas naturais. A anatomia da reparação de feridas e a da enxertia têm muito em comum, como se pode

constatar no ponto «Afinidade e compatibilidade em enxertia».

3. Morfologia externa do caule

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

Situação e consistência do caule

Quanto à situação, os caules podem ser:

- Aéreos – tipo dominante;
- Aquáticos – e.g., caules dos ranúnculos-aquáticos (*Ranunculus* subgen. *Batrachium*, Ranunculaceae);
- Subterrâneos – e.g., tubérculos de batateira.

O carácter «consistência do caule» tem três estados de carácter:

- Herbáceo (*herbaceous*) – caule tenro normalmente verde, sem ou com crescimento secundário exteriormente não evidente;
- Lenhoso (*woody*) – não verde (com ritidoma) e com a consistência da madeira, com abundante xilema secundário;
- Carnudo (*fleshy*) ou suculento (*succulent*) – caules engrossados, ricos em água e substâncias de reserva armazenadas em tecidos parenquimatosos.

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

Num contexto de morfologia vegetal, carnudo refere-se à consistência da carne e a suculência à abundância de líquido aquoso (Font Quer, 1985). Na prática, a sua sinonimização não levanta grandes problemas porque os dois conceitos sobrepõem-se largamente. Uma planta carnuda ou suculenta tem folhas ou caules carnudos.

Superfície do caule lenhoso

A superfície dos caules lenhosos é variável (Figura 94). O ritidoma (ou a periderme) pode ser castanho, cinzento (e.g., lóvão-bastardo [*Celtis australis*, Cannabaceae]), creme ou mesmo branco (e.g., bidoeiro [*Betula*, Betulaceae]). Pode ainda ser brilhante (e.g., pinheiro-negro [*Pinus nigra*, Pinaceae]) ou baço (carvalho-alvarinho [*Quercus robur*, Fagaceae]), espesso (e.g., sobreiro) ou delgado (e.g., roseiras [*Rosa*, Rosaceae]), mole (e.g., sequoia [*Sequoia sempervirens*, Cupressaceae]) ou duro (condição mais frequente), liso (e.g., *Celtis australis*), sulcado (e.g., *Quercus*) ou destacar-se em placas (e.g., inúmeras *Commiphora africana* [Burseraceae]), em fitas verticais (e.g., eucaliptos) ou em fitas horizontais (e.g., cerejeira). Depois de extraída a cortiça no sobreiro, a periderme é inicialmente rosa, tomando, pouco depois, uma cor vermelho-ocre e, mais tarde, castanha (no ponto «Periderme e ritidoma» explicou-se que a cortiça é uma periderme e não um ritidoma; Figura 88). No choupo-negro (*Populus nigra*, Salicaceae) e na aveleira, entre outras espécies, formam-se complexos de rebentos epicórmicos no tronco, algo que não acontece nos choupos-híbridos (e.g., *P. x canadensis*) (v. «Ramos epicórmicos»).

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

Tipos de caule (metamorfoses)

O caule apresenta uma versatilidade evolutiva superior à da raiz, facto que resultou num vasto número de tipos caulinares descritos na bibliografia. Os tipos resumidos no Quadro 13 (Figuras 95, 96 e 97) evoluíram de forma recorrente em diferentes ecossistemas e linhagens de plantas; ou seja, são frequentemente estruturas análogas (não homólogas).

QUADRO 13. Metamorfoses mais relevantes do caule (tipos de caule) (autores diversos)

Tipo	Descrição	Exemplos
Caule suculento (<i>succulent stem</i>)	Caule volumoso, rico em água, de diâmetro variável consoante a disponibilidade de água no solo; folhas muitas vezes ausentes ou reduzidas a espinhos.	Catos (Cactaceae) e muitas euforbiáceas africanas e macaronésicas de climas semiáridos a semidesérticos.

Tipo	Descrição	Exemplos
Caule volúvel <i>(voluble stem)</i>	Caule que se acomoda à superfície por onde progride ou que se enrola em torno de um tutor. Consoante as espécies, os caules volúveis enrolam-se quer para a direita — <i>caules dextrorsos</i> —, quer para a esquerda — <i>caules sinistrorsos</i> (condição mais rara).	<i>Aristolochia</i> spp. (Aristolochiaceae), <i>Ipomoea</i> spp. (Convolvulaceae) e jasmineiros (<i>Jasminum</i> , Oleaceae). Os caules volúveis são dextrorsos nos feijoeiros e sinistrorsos no lúpulo, por exemplo.
Colmo <i>(culm)</i>	Caule geralmente herbáceo e flexível, de nós bem marcados, frequentemente oco (fistuloso), revestido pelas bainhas das folhas.	Característico da família Poaceae.
Cormo* (= bolbo sólido, tuberibolbo) <i>(corm)</i>	Resulta do engrossamento, na vertical, de um segmento de caule com um ou mais entrenós, revestido por uma ou mais folhas de proteção (catafilos) e com raízes adventícias na base.	<i>Poa bulbosa</i> (Poaceae), açafão (<i>Crocus sativus</i> , Iridaceae), gladiolos (<i>Gladiolus</i> spp., Iridaceae), frésias (<i>Freesia x hybrida</i> , Iridaceae), gloxínia (<i>Sinningia speciosa</i> , Gesneriaceae), begónias-tuberosas (<i>Begonia</i> spp., Begoniaceae) e muitas orquídeas tropicais (Figura 95-C).
Escapo <i>(scape)</i>	Caule mais ou menos longo, geralmente sem folhas (áfilo), por vezes com bractéolas, que termina numa flor ou numa inflorescência, provido ou não de uma roseta de folhas na base, as quais, como ele, frequentemente originam-se num bolbo, num rizoma ou em raízes tuberosas.	Margaridas (<i>Bellis</i> , Asteraceae) e jacintos (<i>Hyacinthus orientalis</i> , Hyacinthaceae) (Figura 95-A).
Espinho caulinar <i>(thorn)</i>	Caule pontiagudo, rijo e difícil de destacar. Não confundir com acúleos (como nas roseiras) e com espinhos de origem foliar.	Comum nas Rosaceae (Figura 100).
Espique <i>(stipe)</i>	Caule não ramificado, revestido por restos do pecíolo das folhas, geralmente cilíndrico e esguio, culminado por uma roseta de grandes folhas, com feixes líbero-lenhosos fechados em grande número, dispostos irregularmente.	Característico das palmeiras (Arecaceae).
Estolho <i>(stolon)</i>	Caule aéreo, prostrado e com raízes adventícias caulógenas emitidas nos nós.	Morangueiro (<i>Fragaria x ananassa</i> , Rosaceae) e grama (<i>Cynodon dactylon</i> , Poaceae) (Figura 97-B).
Filocládio (= cladódio) <i>(phylloclade)</i>	Caule achatado, mais ou menos laminar, por vezes suculento (e.g., <i>Opuntia</i>), que desempenha a função clorofilina, no qual, por vezes, se inserem ramos, folhas reduzidas ou flores.	Gilbardeira (<i>Ruscus aculeatus</i> , Asparagaceae, Nolinoideae) e em <i>Opuntia</i> spp. (Cactaceae) (Figura 95-I, J).

Tipo	Descrição	Exemplos
Gavinha caulinar (<i>tendrill</i>)	Extremidade delgada de um caule flexível, ramificada ou não, desprovida de nomofilos, adaptada a envolver ramos ou outros tipos de suportes.	Videira-europeia (<i>Vitis vinifera</i>) e maracujazeiros (<i>Passiflora</i> spp., Passifloraceae).
Lenhotubérculo (<i>lignotuber</i>)	Caule lenhoso espesso, geralmente tortuoso, diferenciado na região do colo (transição caule-raiz), com abundantes reservas amiláceas e gemas dormentes. Característico de certas espécies lenhosas sujeitas a fogos recorrentes.	Os lenhotubérculos das urzes (<i>Erica</i> , Ericaceae) são apreciados pelo seu elevado poder calorífico e pelo lenho tortuoso e duro (como matéria-prima para o fabrico de cachimbos) (Figura 95-F,G,H).
Prato ou disco dos bolbos (<i>basal plate</i>)	Caule curto e de entrenós muito curtos, geralmente subterrâneo ou localizado à superfície do solo, de crescimento vertical e com um grande número de raízes adventícias na base, no qual se inserem uma ou mais folhas carnudas de reserva e, nos bolbos entunicados, revestido por uma túnica externa constituída por uma ou mais folhas membranosas de proteção (catafilos). O conjunto prato do bolbo + folhas recebe o nome de <i>bolbo</i> (v. «Bolbos e bolbilhos»).	Todas as aliáceas mediterrânicas; e.g., cebola (<i>Allium cepa</i>) (Figuras 141 e 142).
Rizoma (<i>rhizome</i>)	Caule subterrâneo, vertical, horizontal ou oblíquo, ramificado ou não, com abundantes raízes adventícias caulógenas, geralmente inseridas nos nós, revestido de folhas escamiformes (catafilos) que axilam gemas ou os caules aéreos gerados por essas gemas. Os rizomas podem ser <i>herbáceos</i> ou <i>lenhosos</i> (com crescimento secundário). Os <i>rizomas tuberosos</i> são engrossados e têm uma função de reserva (Figura 96-A).	Rizoma herbáceo vertical em <i>Elytrigia juncea</i> (Poaceae), horizontal no estorno (<i>Ammophila arenaria</i> , Poaceae) ou oblíquo nos crisântemos (<i>Chrysanthemum</i> , Asteraceae). Rizoma herbáceo tuberoso nos lírios (<i>Iris</i> , Iridaceae), no gengibre (<i>Zingiber officinale</i> , Zingiberaceae) e nas bananeiras (<i>Musa</i> spp., Musaceae). Produzem rizomas lenhosos o <i>Quercus lusitanica</i> e o <i>Q. coccifera</i> .
Sarmento (<i>sarmentum, cane</i>)	Caule lenhoso, muito longo, delgado e flexível, que, apoiado em outras plantas, se pode elevar. Os sarmentos jovens, não atempados (<i>i.e.</i> , de cor ainda verde), recebem o nome de <i>pâmpanos</i> .	Videira-europeia (<i>Vitis vinifera</i>).
Tronco (<i>trunk</i>)	Caule lenhoso desprovido de ramos na base, geralmente cónico e engrossando com a idade.	Maioria das gimnospérmicas e angiospérmicas de hábito arbóreo.

Tipo	Descrição	Exemplos
Tronco paquicaule <i>(pachycaul trunk)</i>	As plantas paquicaules exibem caules lenhosos, suculentos, pouco ramificados, desmesuradamente espessos para a sua altura. As árvores paquicaules são conhecidas por <i>árvores-garrafa (bottle-trees)</i> .	Frequentes nos desertos arábicos, africanos e australianos; e.g., várias <i>Cyphostemma</i> (Vitaceae) e <i>Pachypodium</i> (Apocynaceae) do deserto do Namibe (Angola) (Figura 95-H).
Tubérculo** <i>(stem tuber)</i>	Caule engrossado, com abundantes reservas, folhas reduzidas a pequenas escamas com uma gema axilar e sem raízes adventícias. Geralmente formam-se na extremidade de caules aéreos ou de rizomas; em condições apropriadas, as gemas axilares dão origem a novos caules. Podem ser <i>subterrâneos</i> ou <i>aéreos</i> .	A batateira (<i>Solanum tuberosum</i> , Solanaceae) tem tubérculos subterrâneos e o inhame-de-são-tomé (<i>Dioscorea alata</i> , Dioscoreaceae) tubérculos aéreos (Figura 95-E). Muitas cultivares de nabo e de rábano produzem tubérculos aéreos; a tuberização da raiz nestas plantas é limitada (Figura 95-D).
Turião <i>(turion, sucker)</i>	Rebentos, frequentemente vigorosos, de origem subterrânea ou aérea, com folhas (por vezes rudimentares) e sem flores, emitidos na estação de crescimento por plantas perenes. Em <i>Rubus</i> e <i>Rosa</i> , as flores formam-se nos ramos do ano lançados pelos turiões nascidos no ano anterior.	Os turiões dos espargos têm origem aérea ou subterrânea, e os turiões das roseiras (<i>Rosa</i> , Rosaceae) e das silvas (<i>Rubus</i> , Rosaceae) têm origem subterrânea.
Xilopódio <i>(xylopodium)</i>	Estrutura lenhosa e subterrânea com origem hipocotilar, envolvendo, por vezes, tecidos da parte superior da raiz, com gemas de renovo concentradas na parte distal.	Numerosas plantas das savanas africanas, sul-americanas e australianas.

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

** Em inglês, *tuber* (traduzível por tubérculo) refere-se a qualquer estrutura engrossada de origem caulinar ou radicular; e.g., *root tuber* e *stem tuber*. Não é essa a tradição na botânica peninsular (Font Quer, 1985; Vasconcellos, 1969).

Embora ocorra frequentemente associado ao rizoma, o pseudocaulé será abordado no capítulo dedicado à folha (v. «Situação e diferenciação»), dado que a sua estrutura é composta predominantemente por bainhas foliares. Aplicou-se o mesmo critério aos «Bolbos e bolbilhos».

A subordinação do cormo ao conceito de bolbo (v. «Bolbos e bolbilhos»), seguida por muitos autores, é imprópria porque os cormos são morfologicamente mais próximos do rizoma herbáceo – os rizomas verticais apenas se distinguem dos cormos por não estarem revestidos de grandes catafilos.

Os cormos muito pequenos caem no conceito de bolbilho («Bolbos e bolbilhos»); os pseudobolbos de muitas orquídeas tropicais são cormos revestidos por bainhas de folhas prolongadas num limbo.

O estolho e o rizoma herbáceo podem ser morfológicamente semelhantes. Por exemplo, a grama (*Cynodon dactylon*) e o *Stenotaphrum secundatum* e muitas outras Poaceae, produzem caules radicantes nos nós, classificados, consoante mergulham ou emergem do solo, como rizomas herbáceos ou estolhos, respetivamente (Figura 97-A).

Alguns tipos de caule, pela sua relevância ecológica ou económica, são explorados com mais detalhe nos pontos a seguir.

Caules subterrâneos

Os caules subterrâneos distinguem-se das raízes pela presença de nós, entrenós e folhas reduzidas (catafilos), bem como pela capacidade de albergar gemas axilares e apicais.

Com a sucessão das estações, as porções mais velhas dos rizomas e estolhos perenes entram em senescência e morrem. A perenidade e a renovação da planta são asseguradas pelo prolongamento das estruturas pré-existentes, através de dois padrões de crescimento distintos:

- **Crescimento monopodial** – intervenção continuada da gema apical.
- **Crescimento simpodial** – intervenção de gemas laterais que assumem a dominância após a paragem ou diferenciação do eixo principal.

Os estolhos e os rizomas simpodiais são mais frequentes do que os seus análogos monopodiais, especialmente nas monocotiledóneas (Figura 96). Nas plantas obtidas por semente, os rizomas, por regra, diferenciam-se precocemente na região do epicótilo (Pausas, 2017). A sobrevivência dos rizomas em solos tendencialmente encharcados, pobres em oxigénio, é facilitada pela presença de aerênquima. Este tecido lacunoso forma canais contínuos desde as folhas até aos caules subterrâneos, permitindo a difusão interna de oxigénio para as partes submersas e a respiração aeróbia dos tecidos subterrâneos, mesmo em condições de anoxia edáfica.

Enquanto unidades estruturais, os cormos, a maioria dos tubérculos e os bolbos são anuais, degenerando no final da estação (excetuando-se os períodos de dormência). A renovação dos cormos e de alguns bolbos ocorre pela produção de um ou mais cormos-filho ou bolbos-filho, seguindo um padrão monopodial ou, mais frequentemente, simpodial (Figura 98). A multiplicação dos bolbos é mais complexa nas espécies bienais (v. «Bolbos e bolbilhos»). Dado que os novos cormos ou bolbos frequentemente se formam sobre as estruturas da estação anterior, há uma tendência natural de elevação da planta em direção à superfície. A manutenção da profundidade ideal no solo é assegurada por raízes contráteis (v. «Metamorfoses da raiz»).

Por norma, os tubérculos são formados anualmente a partir de sementes, rizomas ou caules aéreos, conforme a espécie. No caso da batateira, os tubérculos formam-se na extremidade de rizomas inseridos na parte subterrânea dos caules aéreos emitidos pela batata-semente (tubérculo usado na propagação da batateira) (Figura 99). Alguns rizomas e estolhos exibem também este carácter anual; e.g., estolhos de morangos-selvagens (*Fragaria vesca*, Rosaceae) e rizomas de certas orquídeas.

O xilopódio e o lenhotubérculo são estruturas de persistência lenhosas. Devem a sua longevidade à acumulação massiva de reservas energéticas (amido e outros hidratos de carbono) e à formação de extensos complexos epicórmicos, dotados de uma profusão de gemas dormentes (v. «Ramos epicórmicos»). Estas estruturas são cruciais em ecossistemas sujeitos a fogo recorrente ou herbivoria intensa.

Os caules subterrâneos (inc. prato do bolbo), assim como as raízes com capacidade de emitir pólãs (drageões) ou rebentos (Quadro 54), são frequentes em climas sazonais, com uma estação seca e/ou fria pronunciadas, porque asseguram a persistência das plantas nos períodos desfavoráveis do ano. Nestas condições, é vantajoso deter reservas de fácil mobilização, ocultas num ambiente estável e protegido (solo ou água), prontas para alimentar o crescimento e a reprodução no começo da estação favorável, antecipando-se a eventuais competidores. Por exemplo, numerosas espécies com cormos ou bolbos – plantas bulbosas – holárticas e capenses das famílias Amaryllidaceae, Liliaceae, Iridaceae, Alliaceae e Hyacinthaceae produzem folhas e/ou flores no cedo, no final do inverno-início da primavera, antes do abrolhamento (foliação) das folhas dos bosques caducifólios, ou do encanamento (crescimento vertical) das gramíneas nos prados naturais e seminaturais. O aumento do poder competitivo das gramíneas pratenses, através da aplicação de fertilizantes azotados ou da redução do pastoreio no início da estação de crescimento, pode conduzir à exclusão competitiva das plantas bulbosas nos prados de feno (lameiros) (Aguiar & Monteiro-Henriques, 2019).

Os rizomas herbáceos, e também os estolhos e os caules flexuosos (inc. sarmentos e turiões) de fácil enraizamento, são fundamentais na colonização de novos espaços. Ocorrem com abundância em habitats ciclicamente perturbados que promovam a sua fragmentação (e quebra da dominância apical), transporte e enterramento; e.g., margens de cursos de água e sistemas dunares (v. «Multiplicação vegetativa»). A conexão física e a translocação de fotoassimilados da planta-mãe (ainda que temporária) permitem a colonização de microssítios dominados por plantas muito competitivas, a rápida expansão horizontal, ou a fuga de locais de elevado *stress* ambiental em busca de outros mais favoráveis (Sutherland & Stillman, 1988). As gramíneas rizomatosas são particularmente eficientes nesta estratégia de integração clonal.

Esta capacidade de regeneração torna-se problemática na agricultura: o impacto económico da grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae) na vinha ou da junça (*Cyperus longus*, Cyperaceae) em horticultura — duas espécies com *habitat* primário nas margens de cursos de água, pré-adaptadas à perturbação e ao transporte por água e lama — agravou-se com o uso de máquinas de mobilização do solo que fragmentam e dispersam os seus rizomas ou estolhos; e.g., fresa, grade de disco e rototerra.

À semelhança das margens de cursos de água, as dunas embrionárias são um habitat sujeito a perturbações cíclicas (pelo vento e marés), com um substrato não consolidado de grande mobilidade. A *Elytrigia juncea*, uma gramínea típica destas dunas, emite rizomas verticais que acompanham a acreção de areia, escapando, assim, ao soterramento.

A diferenciação e alongamento dos troncos, turiões e outros tipos de caules lenhosos são extensamente discutidos no capítulo dedicado ao «Crescimento e Arquitetura da canópia».

Espinhos e filocládio

No corpo vegetativo das plantas, é frequente a presença de vários tipos de estruturas vulnerantes (pontiagudas), geralmente com a função de dissuadir a herbivoria e/ou de fixar as plantas a suportes. A evolução de plantas fisicamente defendidas – espécies espinhosas – tem sido associada à diversificação de grandes herbívoros. Nas savanas africanas, por exemplo, a espinescência surgiu pelo menos 55 vezes em diversas linhagens de plantas, em grande parte em resposta e, em simultâneo, à diversificação de mamíferos herbívoros **ramejadores** (*browsers*) de grande porte (Charles-Dominique et al., 2016). Foram os mamíferos que fizeram o “mundo espinhoso”, escreve Coverdale (2019).

Para além da defesa contra a herbivoria, os espinhos (e os tricomas, também) desempenham um papel termorregulador crucial. Ao formarem uma cobertura densa sobre o caule, aumentam a espessura da camada limite (*boundary layer*) de ar estagnado junto à superfície, reduzindo a evapotranspiração. Adicionalmente, estas estruturas, frequentemente de cores claras, aumentam o albedo (reflexão da radiação solar) e a sombra, reduzindo a degradação pela luz e/ou pelo calor dos tecidos fotossintéticos e dos meristemas apicais.

Reserva-se o termo espinho para as estruturas pontiagudas, rijas e difíceis de destacar, providas de feixes vasculares, resultantes da modificação total ou parcial de ramos, folhas, estípulas ou gemas. Não confundir espinhos com acúleos, que são estruturas pontiagudas de origem epidérmica ou subepidérmica, não vascularizadas (v. «Emergências. Indumento»).

Como se referiu no ponto «Homologia e analogia. Princípio da homologia», a posição dos espinhos no corno permite, muitas vezes, identificar o órgão que lhes deu origem (Figura 100). Os espinhos de origem caulinar situam-se na axila de uma folha ou da sua cicatriz; e.g., espinhos dos tojos (*Ulex*, Fabaceae) e do zambujeiro (*Olea europaea* var. *sylvestris*, Oleaceae). A superfície destes espinhos pode apresentar folhas mais ou menos modificadas ou as suas cicatrizes. Os espinhos de origem foliar, por regra, axilam uma gema ou um caule com origem numa gema axilar; e.g., espinhos de Cactaceae. Os espinhos de origem estipular apresentam-se dispostos aos pares, um de cada lado de uma folha, de uma gema ou de um caule desenvolvido a partir de uma gema axilar; e.g., *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae).

Como se referiu no ponto «Homologia e analogia. Princípio da homologia», a posição dos espinhos no corno permite, muitas vezes, identificar o órgão que lhes deu origem (Figura 100):

- **Espinhos de origem caulinar** – Situam-se na axila de uma folha ou da sua cicatriz; e.g., espinhos dos tojos (*Ulex*, Fabaceae) e do zambujeiro (*Olea europaea* var. *sylvestris*, Oleaceae). A superfície destes espinhos pode apresentar folhas mais ou menos modificadas ou as suas cicatrizes;
- **Espinhos de origem foliar** – Por regra, axilam uma gema ou um caule com origem numa gema axilar; e.g., espinhos de Cactaceae;
- **Espinhos de origem estipular** – Apresentam-se dispostos aos pares, um de cada lado de uma folha, de uma gema ou de um caule desenvolvido a partir de uma gema axilar; e.g., *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae).

Na identificação dos filocládios aplica-se, como nos espinhos, o princípio da homologia. Alguns autores restringem o termo «filocládio» aos braquiblastos análogos a folhas (e.g., *Ruscus*) e designam por **platiclado** os macroblastos laminares (e.g., *Opuntia*) (Figura 95-J,I).

Caules suculentos

Ecólogos aplicam o conceito de suculência com grande rigor funcional. Para Egli & Nyffeler (2009), as plantas suculentas são aquelas que armazenam água em tecidos vivos da raiz, do caule e/ou da folha, em quantidade suficiente para se manterem temporariamente independentes de fontes externas hídricas, assegurando a continuidade de alguma atividade fisiológica.

É fundamental distinguir a simples **carosidade** da **suculência verdadeira**. Em muitas plantas halófitas (e.g., *Atriplex*, Amaranthaceae), os tecidos espessados (carnudos) não desempenham um papel significativo na economia de água: a planta não dispõe de mecanismos para mobilizar a água armazenada, nem para impedir a sua perda rápida (e.g., falta de cutícula espessa ou hipoderme).

São suculentos os caules e as folhas de *Sedum* (Crassulaceae), os caules verdes dos catos (incluindo espécies com filocládios) e das eufórbias, bem como os caules não fotossintéticos das sardinheiras (*Pelargonium* spp., Geraniaceae) e das grandes árvores paquicaules (**árvores garrafa**) do deserto do Namibe. As raízes tuberosas, os tubérculos e os bolbos constituem igualmente um tipo de suculência. Nestes casos – plantas suculentas – a reserva de água é acompanhada por adaptações anatômicas e fisiológicas que minimizam as perdas por transpiração (North & Nobel, 1991).

A suculência é uma estratégia adaptativa à secura. A água armazenada no **clorênquima** ou no **hidrênquima** (tecido aquífero) mantém as células hidratadas e funcionais durante a seca. Nas plantas anuais, a suculência prolonga o ciclo de vida pela estação desfavorável adentro, coincidindo a depleção de água com a senescência e a dispersão das sementes, tal como se observa na Europa, no comum *Sedum arenarium* (Crassulaceae) e em várias aizoáceas nos desertos do Sudoeste de África (Karoo, Namibe) (Ogburn & Edwards, 2015).

A espessura das folhas e caules carnudos reduz a razão superfície/volume; por essa via, evita o aquecimento excessivo e reduz as perdas de água por evaporação. Esta relação é maximizada nas formas cilíndricas (e.g., muitas Cactaceae) ou esféricas (algumas *Euphorbia* e cactos globulares). Os espaços intercelulares são mínimos (e.g., o parênquima lacunoso, por regra, não existe nas folhas suculentas); conseqüentemente, a superfície evaporativa interna é minimizada, tal como a perda de água pelos estomas (Males, 2017). Em certas aizoáceas, as camadas celulares superficiais das folhas e caules carnudos são translúcidas e especializadas na concentração da luz em camadas celulares fotossintéticas mais profundas (Gibson, 1996). A presença de cutículas espessas, de hipoderme com várias camadas e de estomas frequentemente protegidos ou em menor densidade, são outras adaptações comuns nestas plantas.

A estratégia de suculência depende da capacidade de aproveitar pulsos de precipitação breves e imprevisíveis. Para tal, muitas suculentas de deserto mantêm um sistema radicular superficial extenso e dormente que, perante a disponibilidade de água, reativa o crescimento em poucas

horas, produzindo **raízes de chuva** (*rain roots*) efémeras. Estas raízes finas e de elevada condutância hidráulica absorvem massivamente a água superficial antes que esta evapore, morrendo e destacando-se assim que o solo seca novamente, reduzindo o custo metabólico de manutenção e evitando o refluxo de água da planta para o solo seco.

A variação drástica no volume de água armazenada impõe desafios mecânicos à integridade dos tecidos. Para acomodar estas flutuações sem risco de rutura da epiderme, muitos cactos e eufórbias colunares ou globulares apresentam costas (plicas) longitudinais. Estas estruturas funcionam como um fole de acordeão, permitindo a expansão rápida do diâmetro do caule durante os episódios de chuva e a sua contração gradual durante a seca, minimizando o stress mecânico sobre os tecidos superficiais (Mauseth, 2000).

As plantas suculentas são eficientes no uso da água em ambientes áridos a semiáridos, para mais que muitas delas partilham um tipo particular de metabolismo fotossintético - o **metabolismo ácido das crassuláceas** (*crassulacean acid metabolism-CAM*) - que lhes permite fixar CO₂ na forma de ácidos orgânicos durante a noite (com os estomas abertos e taxas evaporativas negligíveis), o qual é depois cedido à RuBisCo durante o dia, com os estomas fechados (Gibson, 1996).

Em contrapartida, as plantas suculentas são menos eficientes na absorção de CO₂ (por unidade de volume de folha), com efeitos deletérios na taxa de crescimento. A suculência requer um investimento em tecidos e estruturas "caros" do ponto de vista energético (e.g., cutícula rígida, fibras foliares e epiderme e/ou hipoderme multicamada), necessários para conferir resistência mecânica à massa plástica de tecidos aquosos que preenche os órgãos de reserva e para reduzir a evaporação (Males, 2017).

As plantas de caules e/ou folhas suculentas são particularmente frequentes em territórios semiáridos a áridos com uma estação das chuvas mais ou menos regular, que lhes permita repor a água perdida na estação seca (Eggl & Nyffeler, 2009). A Bacia Mediterrânica e, sobretudo, os desertos do sudoeste de África, por exemplo, possuem uma flora diversa de suculentas (Males, 2017).

A similaridade morfológica entre certas *Euphorbia* africanas, Cactaceae centro-americanas e Didiereaceae de Madagáscar é um poderoso argumento a favor da evolução por adaptação e da realidade da convergência evolutiva sob pressões de seleção fortes e similares (Figura 102).

Hábito lianoide

A construção de um caule ereto, rígido e autossustentado para elevar a canópia acima do solo é energeticamente dispendiosa (investimento em lenhina e tecidos de suporte). Nas lianas, a função de suporte mecânico é desempenhada por um tutor (v. «Tipos fisionómicos») (Figura 103). Ao utilizarem estruturas externas para a sua ascensão, as lianas atingem o topo da canópia investindo significativamente menos biomassa em tecidos de sustentação caulinar. Esta economia permite uma maior alocação de recursos (energia e nutrientes) para o crescimento vegetativo (produção de folhas), para a extensão longitudinal rápida e para o esforço reprodutivo (flores, frutos e sementes). Adicionalmente, a flexibilidade intrínseca dos seus caules permite-lhes acompanhar o

crescimento e as alterações morfológicas dos tutores sem sofrerem danos mecânicos.

As vantagens adaptativas desta estratégia explicam por que o hábito lianoide evoluiu de forma independente em numerosas famílias botânicas (evolução convergente). As soluções evolutivas seguidas pelas plantas trepadoras para se suspenderem nos seus tutores envolveram metamorfoses da raiz, caule ou da folha; e.g., raízes trepadoras (v. «Metamorfoses da raiz»), caules volúveis, gavinhas caulinares, acúleos (v. «Emergências. Indumento»), espinhos (v. «Espinhos»), pecíolos volúveis que se enrolam em torno do tutor como em *Clematis* spp. (Ranunculaceae), e gavinhas foliares (v. «Metamorfoses da folha»). Por fim, existem as lianas sarmentosas, que não possuem órgãos ativos de enrolamento. Estas plantas, como as bougainvileas (*Bougainvillea* spp., Nyctaginaceae) ou as silvas (*Rubus* spp., Rosaceae), "trepam" apoiando-se passivamente na vegetação, frequentemente auxiliadas por estruturas de ancoragem como acúleos recurvados (v. «Emergências. Indumento») ou espinhos (v. «Espinhos»), que impedem o escorregamento e permitem a ascensão por entre os ramos e anfractuosidades do tutor.

O enrolamento ativo das gavinhas e dos pecíolos é uma resposta fisiológica ao contacto físico, designada por **tigmotropismo**. Quando a estrutura toca no tutor, o estímulo mecânico induz uma redistribuição de auxinas que provoca um crescimento diferencial: as células do lado oposto ao contacto alongam-se mais rapidamente do que as células do lado em contacto com o tutor. Este crescimento assimétrico força a curvatura do órgão em direção ao suporte, resultando no seu enrolamento. Nos caules volúveis, o processo é auxiliado pelo movimento de **circunutação** (o ápice do caule descreve círculos no espaço à procura de suporte).

Tronco e espique

As árvores são plantas lenhosas com um tronco bem diferenciado com ramificações a alturas variáveis do solo (Font Quer, 1985; Niklas, 2016). A parte ramificada e revestida de folhas constitui a canóia (ou copa). A canóia das árvores tem, *per se*, a fisionomia de um arbusto - a árvore é, funcionalmente, um arbusto «pedunculado», elevado por um tronco.

O tronco e a fisionomia arbórea evoluíram de forma recorrente e independente em vários grupos de plantas vasculares. Quais as vantagens de ser alto, de ser árvore? E qual é a função do tronco? O tronco ergue folhas e órgãos reprodutores acima do solo. A elevação da canóia aumenta a atração de mutualistas (e.g., polinizadores), a eficiência da dispersão do pólen e de diásporos, e otimiza o acesso à luz, ao mesmo tempo que suprime (ou limita) por ensombramento eventuais competidores (Petit & Hampe, 2006).

A fisionomia arbórea e o tronco comportam, porém, custos elevados de construção e manutenção. Os tecidos vivos que constituem o tronco, ainda que reduzidos a uma película sob a casca e a finas camadas de parênquima lenhoso, consomem recursos sem realizar fotossíntese. O caule é protegido por uma espessa camada de tecidos impermeáveis (ritidoma) e o peso da canóia é suportado por uma vasta massa de tecidos de resistência (xilema), dispendiosos do ponto de vista energético (Petit & Hampe, 2006). Além disso, quanto mais alta é uma árvore, mais ineficiente se torna a extração de água do solo e o seu transporte até às folhas (Midgley, 2003). O facto da altura

estabilizar nas árvores adultas sugere que a história evolutiva das árvores converge num equilíbrio (*trade-off*) entre os custos e os benefícios da altura (King, 1990).

Para suportar o peso crescente e as forças laterais do vento, o tronco das árvores apresenta um afunilamento (*tapering*) progressivo em altura. Contudo, ao contrário da hipótese clássica de que o tronco funciona como uma «viga de igual resistência» (onde a tensão seria constante ao longo do fuste), o tronco encontra-se, geralmente, sobredimensionado. Esta arquitetura visa primariamente reduzir o risco de flambagem (*buckling*) e aumentar o fator de segurança contra condições de *stress* mecânico extremo (Niklas, 2000b). Como se referiu no capítulo sobre raízes, muitas árvores de grande porte, especialmente em florestas tropicais, compensam a altura elevada e o solo superficial desenvolvendo raízes tabulares na base do tronco, que funcionam como contrafortes estruturais, aumentando a área de alavanca e a resistência ao tombamento pelo vento.

As primeiras árvores surgidas no Devónico espoletaram uma corrida às armas evolutivas (vd. volume II), conseqüentemente, desde uma etapa muito precoce da evolução das plantas terrestres, em condições ambientais propícias, a vegetação natural potencial é dominada por árvores (Stein et al. 2019). Atualmente, os ecossistemas de plantas com tronco cobrem cerca de $\frac{1}{3}$ da terra emersa (Köhl et al., 2015). E existem ca. $3,04 \times 10^{12}$ árvores, o que corresponde a cerca de 46% do número de árvores que ocorriam no período de maior densidade florestal do Holocénico, antes de a perturbação antrópica se tornar preponderante no funcionamento dos sistemas ecológicos do planeta (Crowther et al., 2015).

Como referido no ponto «Espessamento do caule nas monocotiledóneas», o caule das monocotiledóneas lenhosas é percorrido por uma densa rede de feixes vasculares que, em corte transversal, se assemelha a um grosso cabo telefónico (Figura 93). Nas palmeiras e fetos arbóreos, este caule, lenhoso, geralmente não ramificado e cilíndrico, designa-se preferencialmente por espique, mantendo-se o diâmetro quase constante desde a base até ao topo (Quadro 13).

A estrutura da vasculatura das monocotiledóneas apresenta vantagens e desvantagens. A ausência de câmbio vascular dificulta e limita a ramificação da canópia e a ocupação do espaço aéreo. Nas monocotiledóneas, em particular nas lenhosas, os primeiros nós das ramificações laterais são curtos e de diâmetro progressivamente maior. Este facto cria uma zona de fragilidade mecânica na inserção das ramificações, aproveitada por algumas espécies para se propagarem vegetativamente; e.g., dragoeiro (*Dracaena draco*, Asparagaceae, Nolinoideae) (Figura 260-C). Em contrapartida, algumas monocotiledóneas lenhosas, e em particular as palmeiras, têm um espique mais flexível do que o tronco das árvores 'dicotiledóneas'. Ao não possuírem crescimento secundário típico, dependem da rigidez dos tecidos externos e da flexibilidade interna para não quebrar, suportando ventos ciclónicos — uma adaptação útil nas regiões tropicais. Nas palmeiras, a adaptação a ventos fortes estende-se às folhas: estas são muito flexíveis e plicam (dobram-se) como um leque, reduzindo o efeito de tração do vento e os riscos de rotura.

Adaptações à perturbação pela herbivoria e pelo fogo a nível caular

Em desenvolvimento

III. A folha

1. Natureza e funções da folha

A folha é um órgão lateral de inserção caulinar, vascularizado, usualmente de forma laminar e estrutura dorsiventral (= bifacial), de crescimento rápido e, por regra, determinado (finito). A dorsiventralidade implica que as superfícies (páginas) superior e inferior sejam claramente distintas e que, geralmente, exista um só plano de simetria (simetria bilateral).

A folha é, essencialmente, um órgão especializado na fotossíntese, na transpiração e na fotopercepção (Ichihashi & Tsukaya, 2015). A folha é o órgão vegetal de maior plasticidade, quer do ponto de vista evolutivo (e.g., a enorme diversidade estrutural dos filomas nas Asteráceas; plasticidade evolutiva), quer do ponto de vista ontogénico [e.g., a heteroblastia observada na passagem da fase juvenil ao estado adulto nas heras (*Hedera*, Araliaceae); plasticidade ontogénica] ou fenotípico (e.g., a variação da espessura das folhas em função da intensidade da luz; plasticidade fenotípica) (v. «Características e consequências da estrutura modular»).

QUADRO 14. Funções da folha (diversos autores)

Função	Descrição / Comentários
Absorção de água	A absorção direta de água atmosférica (orvalho ou nevoeiro; precipitação oculta) pelos estomas e hidátodos é vital em numerosos ecossistemas. A reversão do fluxo hídrico (das folhas para as raízes) foi demonstrada em mais de 70 espécies de 34 famílias, desde desertos a florestas tropicais (Goldsmith <i>et al.</i> , 2013).
Absorção de nutrientes	As folhas capturam do ar o carbono e o oxigénio que constituem cerca de 90% da matéria seca da planta. Nos ecossistemas naturais, a absorção foliar de compostos azotados (amónia, dióxido de azoto) e de fósforo (via poeiras) é significativa. A adubação foliar é uma prática comum em agricultura para correção rápida de carências nutritivas.
Assimilação (fotossíntese)	A conversão de energia luminosa em energia química e a produção de fotoassimilados ocorrem, primordialmente, no mesófilo foliar e, em menor grau, nos caules jovens e em certas metamorfoses caulinares (cladódios).
Captura de presas	Na maioria das plantas carnívoras, as presas são capturadas pelas folhas (v. «Metamorfoses da folha»).
Comunicação e defesa	As folhas libertam Compostos Orgânicos Voláteis (COVs) em resposta a ataques de herbívoros. Estes sinais químicos alertam plantas vizinhas (<i>priming</i>) ou atraem predadores naturais das pragas (defesa indireta).

Função	Descrição / Comentários
Fotopercepção	A folha atua como um sensor ambiental. Fotorreceptores especializados (e.g., fitocromos) detetam a qualidade, a intensidade e a duração da luz (fotoperíodo), intervindo na regulação de processos fundamentais na biologia das plantas, como a floração e a dormência.
Excreção e desintoxicação	As folhas funcionam como órgãos excretadores de acumulação. Substâncias tóxicas (metais pesados) ou catabolitos secundários são sequestrados nos vacúolos das células foliares e eliminados da planta aquando da senescência e queda da folha (abscisão) (Ford, 1986). Em muitas plantas halófilas, glândulas especializadas excretam ativamente o excesso de sal.
Intercepção de material particulado	A superfície foliar (especialmente se pubescente ou rugosa) retém material particulado atmosférico. Este material é posteriormente transportado pela chuva para o solo sob a copa (<i>throughfall</i>), disponibilizando nutrientes para absorção radicular (P. J. Edwards <i>et al.</i> , 2015).
Gutação	Em condições de elevada humidade do solo e baixa transpiração (e.g., de noite), a pressão radicular força a saída de água líquida e de solutos indesejados através de estruturas especializadas nas margens das folhas (hidátodos), aliviando a pressão no xilema, evitando o alagamento dos espaços intercelulares e danos nos tecidos (Cerutti <i>et al.</i> , 2019).
Mimetismo e camuflagem	A folha tem um importante papel em muitos dos casos de mimetismo e camuflagem (v. «Mimetismo e camuflagem»).
Proteção	Os meristemas apicais estão permanentemente protegidos por esboços foliares (= folhas recém-diferenciadas ainda imaturas), por folhas modificadas para o efeito (catafilos) ou pelas estípulas. As folhas protegem o solo e os caules da inclemência dos raios solares.
Reprodução	As peças florais são folhas muito modificadas. Raramente, por via assexuada, obtêm-se novas plantas a partir de pequenas gemas diferenciadas na margem das folhas ou de folhas com capacidade de emitir raízes adventícias peciolares; e.g., <i>Begonia</i> (Begoniaceae) e alguns <i>Bryophyllum</i> (Crassulaceae) (Figura 130).
Reserva	As folhas podem acumular água (suculência; e.g., <i>Aloe</i> , <i>Sedum</i>) ou reservas nutritivas em órgãos subterrâneos como os bolbos (catafilos carnudos da cebola, <i>Allium cepa</i>).
Síntese de reguladores de crescimento	As folhas jovens são locais primários de síntese de hormonas vegetais, como auxinas e giberelinas, que são translocadas para regular o crescimento noutros órgãos.

Função	Descrição / Comentários
Suporte	Ocorre através de folhas ou partes da folha (folíolos, pecíolos) metamorfoseadas em gavinhas, permitindo a ascensão de plantas trepadeiras (v. «Metamorfoses da folha»).
Transpiração	A perda de água sob a forma de vapor pela cutícula ou pelos estomas é fundamental no arrefecimento das plantas e na génese das forças de sucção responsáveis pela circulação de água e nutrientes no xilema das plantas (teoria da coesão-tensão). A turgidez excessiva reduz o crescimento — a transpiração, ao reduzir o teor de água das células, incrementa, dentro de determinados limites, a taxa de crescimento das plantas.

2. Filomas

Microfilos vs. megafilos

A folha, num sentido lato, evoluiu pelo menos três vezes nas plantas vasculares, ou talvez mais, sob a forma de microfilo ou de megafilo. Os microfilos surgiram pela primeira vez no início do Devónico (ca. 415 M.a.); os megafilos evoluíram a meio do mesmo período geológico (ca. 385 M.a.) (Tomescu & Whitewoods, 2024). Como se verá no volume II, a evolução da folha nas plantas terrestres traduziu-se num dramático aumento da produtividade dos ecossistemas terrestres, em profundas alterações na composição da atmosfera e na dinâmica do clima terrestre.

Os **microfilos** (*microphyll*) são estruturas foliares, pequenas e em forma de agulha (aciculares), irregularmente distribuídas pelo caule, sem lacunas foliares e abastecidas por uma única nervura não ramificada. Crescem de forma difusa, mais intensamente na base, pela ação de meristemas intercalares (Figura 105). Os microfilos são característicos da linhagem dos licopodiófitos. As folhas simples e reduzidas observadas em alguns eufilófitos primitivos (como os psilotófitos e os equisetófitos) são microfilos secundários: resultam de uma simplificação extrema de antigos megafilos (volume II). (volume II).

Os **megafilos** (= eufilos ou folhas verdadeiras; *megaphyll*) diferenciam-se em meristemas de posição apical ou axilar, e apresentam uma forma laminar, secundariamente acicular, uma estrutura dorsiventral (as folhas unifaciais e equifaciais são derivadas), um sistema vascular complexo, lacunas foliares e dispõem-se num arranjo previsível (filotaxia) ao longo dos eixos caulinares (Kaplan, 2001). Os megafilos são característicos dos eufilófitos (Euphyllophyta), um grupo natural que inclui os fetos, as gimnospérmicas e as plantas com flor (Figura 3-A).

A evolução dos microfilos e dos megafilos é recuperada no volume II, aquando da discussão da teoria telomática de W. Zimmermann. É consensual que os megafilos evoluíram no Devónico a partir de sistemas tridimensionais de ramos determinados que se achataram num único plano (planação) e desenvolveram entre si uma delgada camada tecidual (concrecência) (Tomescu & Whitewoods, 2024). Estes ramos estão na génese das nervuras, enquanto a camada tecidual intercalar se converteu no mesofilo foliar.

Este capítulo dedicado à folha aborda, exclusivamente, a morfologia interna e externa dos megafilos.

Tipos de filomas

O termo **filoma** (*phyllome*) designa genericamente todas as estruturas foliares (megafilos e seus derivados). Desde o estágio de plântula até à senescência, sucedem-se e coexistem no corpo das plantas, em maior ou menor número, diversos tipos de filomas. No Quadro 15, descrevem-se os principais tipos e as respectivas características, às quais se acrescentam os esclarecimentos a seguir.

Nas folhas fotossintéticas (**nomofilos**), a face adaxial (página superior) está geralmente especializada na interceção e no processamento bioquímico da luz, e a face abaxial (página inferior) otimizada para a absorção de CO₂. Geralmente, são um tanto transparentes – alguma da luz incidente atravessa-as e alcança folhas de camadas mais profundas da canópia. As plantas vasculares são secundariamente áfilas, i.e., não têm folhas fotossintéticas ou estas estão reduzidas a bainhas, espinhos ou pequenas escamas (Figura 47).

As monocotiledóneas e as ‘eudicotiledóneas basais’ têm um perfil e as eudicotiledóneas geralmente dois (Figura 104). Nas monocotiledóneas, os perfis são escamiformes, geralmente bicarenados (em forma de quilha nas duas extremidades), adpressos ao caule e de posição adaxial (Kellogg, 2015). Três exemplos: a espata da inflorescência das palmeiras (Arecaceae), a pálea da flor das gramíneas e o utrículo das ciperáceas. Nas eudicotiledóneas, os perfis têm uma posição lateral, i.e., inserem-se num plano perpendicular ao plano formado pelo eixo principal e pela sua ramificação. Ainda neste grupo, os perfis tendem a ser semelhantes aos nomofilos nos ramos silépticos (e.g., Lauraceae; Figura 104-C) e distintos (frequentemente escamiformes) nos ramos prolépticos (e.g., Rosaceae e Fabaceae; v. «Prolepsia e silepsia») (Keller, 2004).

Os catafilos que protegem os gomos frequentemente envolvem a ativação de uma felogene, um caso único entre os filomas (Barclay, 2002). Por fim, os antofilos são parte integrante da flor, reconhecendo-se dois tipos: (i) **antofilos estéreis** – especializados na proteção da flor ou na atração de polinizadores (tépalas, sépalas e pétalas); e (ii) **antofilos férteis** – com funções reprodutivas (estames e carpelos).

QUADRO 15. Tipos de filoma

Tipo	Descrição / Comentários
Cotilédones (<i>cotyledons</i>)	Filomas embrionários, frequentemente ricos em reservas; interpretáveis como perfis de um caule embrionário.
Folhas primordiais (ou eofilos) (<i>eophylls</i>)	Filomas de transição (juvenis), próprios das plântulas recém-germinadas, localizados entre os cotilédones e os nomofilos (Figura 307-C).
Nomofilos (<i>nomophylls</i>)	Ou folhas fotossintéticas (folhas propriamente ditas). Filomas especializados na função de fotossíntese, transpiração e respiração.
Perfis (<i>prophylls</i>)	Filoma(s) do primeiro ou do primeiro e segundo nó de um caule lateral (Figura 194).
Catafilos (<i>cataphylls</i>)	Filomas reduzidos, frequentemente escamiformes, sem clorofila nem meristemas axilares. Podem ter função protetora (impregnados de suberina, rígidos) em gemas e rizomas, ou função de reserva (carnudos) em bolbos.

Tipo	Descrição / Comentários
Hipsofilos (ou brácteas) <i>(hypsophylls, bracts)</i>	Filomas, geralmente modificados na cor, forma, dimensão e consistência, situados nas inflorescências (v. «Brácteas e bractéolas»).
Antofilos <i>(anthophylls)</i>	Filomas profundamente modificados que constituem a flor; e.g., sépalas, pétalas, estames e carpelos.

3. Anatomia da folha

Os três sistemas de tecidos descritos no ponto «Tecidos vegetais» estão também presentes na folha[1]:

- Tecido dérmico – epiderme;
- Tecido vascular – feixes vasculares (nervuras);
- Tecido fundamental – situado no mesofilo, i.e., na parte da folha entre as duas epidermes.

A anatomia da folha é francamente mais diversa do que a da raiz e do caule. As características anatómicas foliares dos principais grupos de plantas com semente estão resumidas na Chave dicotómica 1.

Crescimento, desenvolvimento e senescência da folha

As primeiras folhas – os cotilédones e as folhas primordiais – têm origem no desenvolvimento embrionário. A vasta maioria das folhas, porém, é gerada *de novo* nos meristemas apicais caulinares (MAC) durante a vida da planta. Estas emergem como pequenas projeções cónicas ou laterais — os primórdios (ou esboços) foliares — segregadas nos flancos do MAC, enquanto este prossegue o seu crescimento e diferenciação axial.

Ao contrário da raiz e do caule, que possuem crescimento indeterminado, a folha apresenta um crescimento determinado (cessa ao atingir a maturidade). Nas angiospérmicas, este crescimento tem um carácter mais difuso, ocorrendo pela intervenção simultânea ou sequencial de vários tipos de meristemas foliares que, salvo raras exceções, se extinguem na folha madura (Khan, 2002).

A diferenciação das folhas tem início em divisões periclinais de um pequeno grupo de células localizado na camada ou nas camadas mais externas do MAC. Embora a organogénese foliar seja complexa, estudos em *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) indicam que cedo se diferencia um meristema intercalar na junção entre o futuro pecíolo e o limbo (Ichihashi & Tsukaya, 2015). Os **meristemas intercalares das folhas** (*leaf intercalary meristems*) são funcionais durante muito mais tempo nas poáceas do que nas ‘dicotiledóneas’, tendo, por essa razão, folhas lineares (v. «Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas»). A extensão lateral da folha faz-se, em grande parte, por intermédio dos **meristemas marginais da folha** (*leaf marginal meristems*), com maior expressão nas folhas de limbo largo. Nas folhas pecioladas, o crescimento em largura é precocemente suprimido na zona do pecíolo. De modo geral, a divisão celular cessa antes da expansão final: quase todas as células estão formadas antes da folha se expandir para fora da

gema, sendo as células do ápice cronologicamente mais velhas do que as da base (Evert et al., 2006).

A senescência da folha envolve a diferenciação prévia de uma zona de abscisão na base do pecíolo (v. «Zona de abscisão»). Nas plantas de folha caduca, a ativação desta zona de abscisão é síncrona e responde diretamente a sinais ambientais sazonais (e.g., encurtamento do fotoperíodo e a descida da temperatura) (v. «Duração da folha»). Nas plantas semicaducifólias, a formação da zona de abscisão é irregular e atrasada no tempo. Nas plantas de folha persistente (perenifólias), embora o mecanismo anatómico seja idêntico, a abscisão ocorre de forma assíncrona e gradual: cada folha é descartada individualmente ao atingir a idade limite de senescência ou quando a sua eficiência fotossintética diminui significativamente (e.g., por ensombramento na base da canópia). Por fim, nas folhas marcescentes, a zona de abscisão desenvolve-se de forma incompleta antes da chegada do inverno (a camada de separação não se concretiza totalmente), o que faz com que as folhas secas permaneçam mecanicamente retidas no ramo até à primavera seguinte (Evert et al., 2006). No ponto «Duração da folha» é discutida a ecofisiologia da duração da folha.

Epiderme

A epiderme corresponde à camada celular mais externa das folhas e das raízes e caules primários. Nas espécies xeromórficas (com adaptações à secura edáfica) desenvolve-se, frequentemente, uma epiderme com mais de uma célula de espessura (epiderme multisseriada) (Figura 106) ou, por debaixo da epiderme, uma hipoderme com uma ou mais camadas ordenadas de células não fotossintéticas, de paredes espessadas.

A morfologia das células epidérmicas foliares é bastante variável. Nas poáceas (gramíneas), estas células são tipicamente alongadas paralelamente aos feixes vasculares e, por conseguinte, ao eixo maior da folha. Ainda neste grupo, na face adaxial (página superior), as células epidérmicas típicas são frequentemente intercaladas por células de grandes dimensões, com paredes delgadas e um vacúolo volumoso – as **células buliformes** (= células motoras; *bulliform cells*). Estas desempenham um papel crucial no enrolamento foliar quando a absorção radicular é incapaz de compensar as perdas de água por transpiração (Figura 108). Este enrolamento (**involução**) constitui um mecanismo evolutivo elegante e eficaz para reduzir a superfície foliar exposta e, consequentemente, as perdas de água. Na epiderme das poáceas é também frequente a deposição de corpos de sílica (fitólitos) (v. «Célula vegetal»)

À semelhança do caule primário, a epiderme foliar está recoberta por uma cutícula de natureza lipídica (cutina), geralmente mais espessa na face adaxial, sendo esta camada contínua interrompida pelos ostíolos dos estomas e vários outros tipos de estruturas.

Os **estomas** (*stoma*, pl. *stomata*) são pequenos poros (**ostíolos**) que pontuam a epiderme, marginados por duas células-guarda de geometria variável (abrem e fecham o poro), de núcleo proeminente e ricas em cloroplastos, com uma parede celular desigualmente espessada, **reniformes** (em forma de rim) na maior parte das plantas, ou **halteriformes** (em forma de haltere) nas gramíneas e ciperáceas (Figura 107). As células em contacto com as células-guarda

têm um papel importante na sua fisiologia, sendo designadas por **células subsidiárias** (= células anexas; *subsidiary cells*).

O conjunto «estoma + células subsidiárias» constitui o **complexo estomático** (= **aparelho estomático**). A disposição espacial destes tipos celulares deu origem a uma complexa tipologia estomática (e.g., anomocítico, anisocítico, paracítico) que não cabe aqui desenvolver. Subjacente ao ostíolo, mergulhada no mesofilo da folha, situa-se uma **câmara subestomática** (*substomatal chamber*).

Os estomas são os principais reguladores das trocas gasosas (CO₂, O₂ e vapor de água) com o exterior. Ocorrem predominantemente nas folhas, mas também nos caules primários e em algumas peças florais. Nas folhas dorsiventrais, os estomas concentram-se tipicamente na face abaxial (**folhas hipoestomáticas**), podendo também estar presentes em ambas as faces (**folhas anfiestomáticas**). Nas plantas aquáticas com folhas flutuantes (e.g., nenúfares), os estomas restringem-se à face adaxial (**folhas epiestomáticas**).

Em muitas espécies xeromórficas — e.g., na oliveira ou no loendro (*Nerium oleander*, Apocynaceae) —, os estomas encontram-se abrigados em invaginações da epiderme inferior denominadas criptas estomáticas. Estas cavidades são frequentemente revestidas por tricomas (pelos) que retêm uma camada de ar imóvel e húmido, reduzindo significativamente as perdas de água por transpiração (Figura 106). Em contrapartida, as criptas aumentam a resistência à difusão do CO₂ e, por essa via, podem diminuir a taxa fotossintética.

Para além dos estomas, a epiderme foliar alberga muitas outras estruturas; e.g., nectários (v. «Nectários florais e osmóforos»), hidátodos e nectários extraflorais (v. «Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos»), bem como tricomas e outras emergências (v. «Emergências. Indumento»).

Mesofilo

O mesofilo da folha corresponde ao tecido fundamental situado entre a epiderme da face adaxial (página superior) e a epiderme da face abaxial (página inferior). Nas folhas dorsiventrais, o **mesofilo** é **heterogéneo**, apresentando dois tipos distintos de clorênquima: (i) o parênquima em paliçada e (ii) o parênquima lacunoso (Figura 109).

O **parênquima** (ou **clorênquima**) **em paliçada** (*palisade parenchyma*) localiza-se imediatamente abaixo da epiderme superior. É constituído por células cilíndricas, com abundantes cloroplastos, dispostas numa espécie de muralha (paliçada) compacta, com uma ou mais células de espessura, de eixo maior perpendicular à superfície da folha. O verde mais escuro que caracteriza a página superior das folhas dorsiventrais deve-se à elevada densidade de cloroplastos no parênquima em paliçada.

O **parênquima** (ou **clorênquima**) **lacunoso** (ou **esponjoso**; *spongy parenchyma*) tem uma posição abaxial. As suas células têm uma forma variada tendencialmente isodiamétrica, parede celular delgada, menos cloroplastos do que as células do parênquima em paliçada. Dispõem-se

irregularmente, criando abundantes espaços intercelulares interconectados (lacunas), alguns dos quais comunicam diretamente com o exterior através da câmara subestomática e dos ostíolos dos estomas. As lacunas têm a função óbvia de facilitar as trocas gasosas nas células fotossintéticas.

Nas 'dicotiledóneas' de folhas isobilaterais, o mesofilo apresenta-se preenchido por parênquima em paliçada junto a ambas as epidermes, estando o parênquima lacunoso ausente ou reduzido a uma faixa estreita no centro da folha (Moreira, 2010). Esta condição - **mesofilo isobilateral** - é muito frequente em plantas xeromórficas (e.g., folhas adultas de eucalipto), permitindo a captação de luz em ambas as faces da folha, que frequentemente assume uma orientação vertical.

As folhas das monocotiledóneas apresentam diferenças anatómicas notáveis em relação às folhas dorsiventrais das 'dicotiledóneas'. A densidade estomática nas páginas superior e inferior é geralmente similar (**folhas anfiestomáticas**). Na maioria das espécies, incluindo as gramíneas (Poaceae), o **mesofilo** é **homogéneo**; encontra-se preenchido por um clorênquima compacto, constituído por células mais ou menos isodiamétricas de paredes lobadas, frequentemente reforçado com fibras de esclerênquima associadas aos feixes vasculares (Figura 108). O género *Allium* (Amaryllidaceae; e.g., cebola e alho) constitui uma exceção, apresentando um mesofilo heterogéneo com diferenciação em parênquimas lacunoso e em paliçada.

As folhas das gimnospérmicas e das angiospérmicas apresentam uma organização anatómica distinta. Em regra, as folhas das gimnospérmicas apresentam maior proporção de esclerênquima. Contudo, a organização anatómica foliar neste grupo é bastante diversa. Em muitos cladós, o mesofilo apresenta-se claramente diferenciado em parênquima em paliçada e parênquima esponjoso, caracterizando folhas dorsiventrais de mesofilo heterogéneo (condição comum em *Cycas*, *Gnetum* e em várias coníferas de folha laminar, como *Taxus* e *Abies*). Em contrapartida, noutros géneros, o mesofilo é homogéneo. O exemplo mais notável é o das agulhas de *Pinus* (pinheiros), com um mesofilo não diferenciado, preenchido por um parênquima compacto de células com paredes invaginadas (Pant, 2002). Nestas folhas aciculares, os feixes vasculares estão caracteristicamente envolvidos por uma espessa camada de **tecido de transfusão** (*transfusion tissue*). Este tecido parenquimatoso, percorrido por traqueídeos curtos de parede espessa e por células albuminosas, desempenha o papel crucial de facilitar o transporte de água e solutos entre os feixes vasculares centrais e o parênquima clorofilino envolvente (Hu & Yao, 1981).

Adicionalmente, o mesofilo pode albergar estruturas especializadas. As folhas de *Euphorbia* (Euphorbiaceae) e de *Ficus* (Moraceae), entre outros géneros produtores de látex, são percorridas por uma rede de laticíferos. De igual modo, muitas mirtáceas (e.g., eucaliptos), hipericáceas (e.g., *Hypericum*) e rutáceas (e.g., citrinos do género *Citrus*) apresentam cavidades ou glândulas secretoras de óleos essenciais imersas no mesofilo foliar, facilmente visíveis a olho nu quando a folha é observada a contraluz (pontuações translúcidas) (Figura 111).

Feixes vasculares

Os feixes vasculares foliares são colaterais, com xilema adaxial e floema abaxial. A ocorrência de feixes bicolaterais ou concêntricos (anficrovais ou anfigvasais) na folha é muito rara. Nas folhas

pecioladas, o pecíolo recebe diretamente do caule um grande feixe vascular colateral fechado (traço foliar), frequentemente coadjuvado por outros feixes análogos de menor calibre. Esta estrutura básica mantém-se no limbo, onde, por norma, existe apenas um feixe vascular por nervura. À medida que a ramificação avança para as nervuras terminais (**vénulas**), os feixes vasculares simplificam-se drasticamente, reduzindo-se, muitas vezes, a um xilema formado apenas por traqueídeos e a um floema rudimentar (Dickison, 2000).

O crescimento secundário é infrequente nas folhas. A existir, restringe-se ao pecíolo e a uma porção variável da nervura principal. Nestes casos, observa-se a diferenciação de um câmbio vascular e a consequente produção de tecido vascular secundário, num processo análogo ao do caule e da raiz (Figura 110). As folhas que apresentam crescimento secundário adquirem, necessariamente, maior rigidez estrutural no pecíolo e na nervura primária, sendo este um traço comum em muitas espécies esclerofilas, como o azevinho (*Ilex aquifolium*, Aquifoliaceae).

Pela simples observação de cortes foliares transversais, constata-se que os feixes vasculares ocupam uma posição mediana no mesofilo do limbo foliar. Nas eudicotiledóneas com mesofilo heterogéneo, progridem tipicamente no limite entre o parênquima em paliçada e o parênquima lacunoso; nas monocotiledóneas, estão imersos no clorênquima homogéneo.

Nas angiospérmicas, é comum observar-se uma bainha parenquimatosa compacta — a **bainha do feixe** (*bundle sheath*) —, com uma ou duas camadas de células de espessura, a envolver radialmente as nervuras mais finas. Frequentemente, esta estrutura prolonga-se em direção a uma ou ambas as epidermes, formando **extensões da bainha do feixe** (*bundle sheath extensions*), com a função de abastecer as células da epiderme com água (Esau cit. (Brandão Oliveira, 2011)). A anatomia e a função da bainha do feixe apresentam diferenças fundamentais entre as plantas de metabolismo C3 e C4 (v.i.).

Em muitas espécies, a rigidez do limbo foliar não depende apenas da turgência celular, sendo conferida por feixes longitudinais de tecidos mecânicos (colênquima e/ou esclerênquima). Estes feixes de suporte localizam-se frequentemente na margem das folhas ou associados aos feixes vasculares, formando calotes. As nervuras principais são, naturalmente, mais espessas e apresentam um reforço mecânico significativamente maior do que as nervuras secundárias (Figura 110). A disposição espacial destes tecidos de suporte, em particular a distribuição dos cordões de esclerênquima, possui um elevado valor taxonómico na identificação de alguns géneros de gramíneas, como é o caso do género *Festuca* (Poaceae).

Anatomia de Kranz

Reconhecem-se três tipos de metabolismo fotossintético nas plantas terrestres: C3, C4 e metabolismo ácido das crassuláceas (= plantas CAM) (A. Teixeira & Ricardo, 1993). As designações **C3 e C4** referem-se ao número de átomos de carbono do primeiro produto estável da fixação biológica do CO₂. Nas plantas C3, o CO₂ é fixado diretamente nas células do mesofilo foliar pela enzima mais abundante do planeta, a ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (vulgarmente conhecida pelo acrónimo Rubisco), produzindo-se uma molécula de três átomos de carbono. Nas

plantas C4, o processo é espacialmente separado numa estrita divisão de trabalho: as células do mesofilo não realizam as reações de fixação de carbono "normais" do processo fotossintético (ciclo de Calvin), atuando como bombas de captação de CO₂ através da enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEP carboxilase), formando um ácido de quatro carbonos (malato). Este ácido é depois transportado para as células da bainha do feixe (bainha de Kranz). O ácido C4 é descarboxilado nestas células — onde a Rubisco se encontra confinada — e o CO₂ (agora altamente concentrado) utilizado no ciclo de Calvin-Benson para a produção de açúcares (Taiz et al., 2015).

As fisiologias C3 e C4 têm uma tradução anatômica. Salvo raras exceções (e.g., muitas *Chenopodiaceae* C4), as folhas das plantas C4 têm dois tipos de células fotossintéticas: as células do mesofilo e as células de Kranz (Kranz cells) (Sage et al., 2011). As células da **bainha de Kranz** sobressaem pelas suas dimensões; possuem paredes frequentemente mais espessas e contêm abundantes grânulos de amido e numerosos cloroplastos (frequentemente maiores e com ultraestrutura especializada). Estas células envolvem radialmente os feixes vasculares, mesmo nas nervuras de ordem superior, desenhando uma bainha compacta unicelular (ou com duas camadas em certas monocotiledóneas). Por sua vez, as células do parênquima do mesofilo dispõem-se de forma radiada, em coroa, em torno da bainha de Kranz (Figuras 108 e 113).

Em contraste, nas plantas C3, as células parenquimatosas que embainham os feixes vasculares desempenham um papel menor na fotossíntese (podendo nem possuir clorofila) e não se observa a orientação concêntrica rigorosa das células do mesofilo. Devido à necessidade de transporte intercelular rápido de metabolitos na via C4, a densidade de nervuras foliares é significativamente superior nestas plantas; conseqüentemente, a razão «número de células do mesofilo / número de células da bainha» é muito mais baixa do que nas C3 (Ueno et al., 2006).

Atualmente, há um enorme entusiasmo em torno da introdução biotecnológica da fisiologia C4 em plantas cultivadas C3, sobretudo no arroz, um feito cujos ganhos de produtividade poderiam atingir 50% (Hibberd et al., 2008). Embora já tenha sido conseguida, em laboratório, a transferência e a expressão dos genes das principais enzimas de que depende a fotossíntese C4, a transição plena esbarra num obstáculo morfológico. Curiosamente, a maior dificuldade na obtenção de plantas de arroz C4 eficientes reside na replicação — ainda não conseguida — das estruturas anatômicas próprias destas plantas, nomeadamente o adensamento da rede de nervuras foliares e o desenvolvimento da bainha de Kranz. Ainda assim, admite-se que a obtenção biotecnológica de estádios evolutivos intermédios (plantas C3-C4) possa conferir ganhos notáveis de eficiência no uso da água e de tolerância ao calor (Furbank et al., 2023). A evolução da fotossíntese em C4 é discutida no volume II.

[1] Este ponto concentra-se no mesofilo. A anatomia da folha modificada pode ser explorada nos livros texto adiante citados.

4. Morfologia externa da folha

A folha é riquíssima em caracteres morfológicos. Descrevem-se em seguida alguns dos mais importantes. Uma revisão aprofundada da morfologia da folha pode ser encontrada em (L. Hickey, 1979).

Situação e diferenciação

Quanto à situação (no ecossistema), as folhas podem ser:

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

Na **folha completa** - o modelo estrutural mais diferenciado - reconhecem-se três partes constituintes, a saber (Figura 112-1):

- **Bainha** (*sheath*) - parte proximal da folha, frequentemente alargada, que envolve total ou parcialmente o caule;
- **Pecíolo** (*petiole*) - eixo estreito, normalmente cilíndrico e flexível, que conecta o limbo à bainha ou diretamente ao caule;
- **Limbo** (*blade*) - parte distal da folha, de ordinário laminar e expandida, onde se concentra a função fotossintética da planta.

O conceito de folha completa é um artifício pedagógico: não é um estado de carácter ancestral a partir do qual teriam evoluído as folhas pecioladas ou sésseis. Ontogenicamente, os pecíolos das eudicotiledóneas e das monocotiledóneas desenvolvem-se de formas distintas, não sendo estruturas homólogas. Por este motivo, a constrição estreita localizada entre a bainha e o limbo nos bambus (Poaceae, subfamília Bambusoideae) e noutras monocotiledóneas é mais corretamente designada por **pseudopécíolo** (Figura 114-A). Na natureza, a grande maioria das folhas apresenta-se **incompleta**: as **folhas pecioladas** (possuem pecíolo e limbo, mas carecem de bainha) e as **folhas sésseis** (o limbo insere-se diretamente no caule, carecendo de pecíolo) são os tipos mais frequentes (Figura 112-2 a 4).

A bainha é uma estrutura generalizada nas monocotiledóneas, mas relativamente rara nas eudicotiledóneas. Nas bananeiras (*Musa* spp., Musaceae) e na fase vegetativa de muitas gramíneas herbáceas, as bainhas foliares sobrepõem-se de forma compacta, formando um pseudocaule. Esta estrutura eleva as folhas acima do solo enquanto mantém o verdadeiro meristema apical caulinar protegido junto à base (Figura 115). Nas palmeiras (Arecaceae), o cilindro liso formado pelas bainhas fortemente adpressas no topo do estipe designa-se por **capitel**.

Frequentemente, quando as folhas das palmeiras senescem, a base ou parte da bainha fica retida no tronco, desfiando-se, por vezes, numa rede de fibras persistentes.

Para além de poder contribuir para a fotossíntese, a bainha desempenha papéis mecânicos e protetores vitais: resguarda o meristema axilar, protege o meristema apical caulinar e aumenta a resistência mecânica da ligação folha-caule frente à força do vento. Nas gramíneas com crescimento caulinar intercalar, a bainha envolvente é absolutamente essencial para suportar e proteger os frágeis meristemas intercalares e os entrenós recém-formados (ainda tenros) durante a fase de alongamento do colmo (encanamento). Mesmo nas gramíneas adultas, a resistência dos colmos à perturbação mecânica tem uma forte componente estrutural conferida pela bainha.

O pecíolo, por sua vez, projeta o limbo para longe do caule, permitindo-lhe oscilar livremente e reorientar-se. Esta agitação contínua dissipa a energia mecânica do vento e do impacto da chuva (evitando que o limbo rasgue), facilita o deslizamento da água e a secagem da superfície foliar e dificulta o assentamento de esporos de fungos patogénicos ou de insetos herbívoros.

Fisiologicamente, o movimento reduz a espessura da camada limite de ar (*boundary layer*) em torno da folha, o que facilita as trocas gasosas (absorção de CO₂) e promove o arrefecimento térmico. Adicionalmente, o constante oscilar provocado pelo pecíolo cria os chamados *sunflecks* (manchas transitórias de luz) que penetram nas camadas mais profundas da canóia, enquanto reduz o tempo de exposição contínua das folhas do topo da copa à luz direta, evitando que ultrapassem o **ponto de saturação luminosa** (*light saturation point*). Esta dinâmica estrutural garante um uso muito mais eficiente da luz por toda a planta.

A maioria das monocotiledóneas adota uma estratégia estrutural diferente para alcançar fins semelhantes: as suas folhas são frequentemente sésseis, mas possuem limbos alongados e lineares que oscilam e fletem facilmente ao vento, ancorados na base por uma forte bainha envolvente. Curiosamente, quando as monocotiledóneas adquirem evolutivamente limbos largos e expandidos, apresentam quase sempre um pecíolo (mais corretamente, um pseudopécíolo) (e.g., Araceae ou Marantaceae), o que constitui uma evidência clara de qual é a melhor solução anatómica para suportar limbos de grandes dimensões (Figura 114-A,B).

O movimento ativo e reversível das folhas ou folíolos é mediado por pequenos engrossamentos motores, situados na base do pecíolo ou dos peciólulos, denominados pulvinos (Figura 116). Na família Fabaceae (leguminosas), os pulvinos são os responsáveis pela sobreposição dos folíolos dos trevos (*Trifolium*) sob stress hídrico, pelo rápido fechamento defensivo da sensitiva (*Mimosa pudica*) ao toque (**tigmonastia**), e pelos ritmos circadianos da árvore-da-chuva (*Samanea saman*), que fecha as folhas à noite ou em dias muito nublados (**nictinastia**) (Figura 116). Estes movimentos násticos têm claro valor adaptativo: em *Trifolium*, diminuem a carga térmica e a transpiração; na *Mimosa*, expõem os espinhos e assustam herbívoros; e na *Samanea* (e noutras árvores tropicais de folha composta), o fecho noturno, ou em dias nublados, pode reduzir significativamente as perdas de água pelo efeito dessecante dos ventos noturnos, ou os estragos causados pelas chuvas e pelos ventos tropicais. Os pulvinos são relevantes na abscisão das folhas sob stress (v. «Periderme e zona de abscisão»). Por fim, os "nós" salientes observados nos colmos das gramíneas da subfamília Pooideae — essenciais para o endireitamento dos **caules acamados** (tombados) — funcionam através de um mecanismo fisiológico análogo e enquadraram-se perfeitamente no conceito de pulvino.

A morfologia do limbo é descrita em pormenor no ponto «Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo».

Posição da folha

Quanto à diferenciação morfológica e anatómica entre as suas faces (posição da folha), as folhas são classificadas em dois grandes tipos funcionais: folha dorsiventral e folha isobilateral.

A **folha dorsiventral** caracteriza-se por uma nítida distinção entre a página superior (face adaxial ou ventral) e a página inferior (face abaxial ou dorsal). Esta assimetria reflete-se na morfologia externa (e.g., cor, saliência das nervuras, tipo e densidade do indumento) e na anatomia interna (tipicamente pela presença de um parênquima em paliçada adaxial e um parênquima lacunoso abaxial, além de diferenças na densidade estomática). A folha dorsiventral é a arquitetura típica e mais comum nas eudicotiledóneas. Mas as exceções são muitas. Por exemplo, as folhas da alface e da ervilheira possuem um mesofilo anatómica e funcionalmente isobilateral, mas continuam a ser classificadas morfológicamente como dorsiventrais dadas as diferenças externas entre as páginas superior e inferior.

Na **folha isobilateral** (= **equifacial**) as duas faces mostram morfologias muito semelhantes (ou mesmo idênticas), não havendo distinção clara entre "cima" e "baixo" em termos funcionais. A nível anatómico, revelam uma disposição simétrica dos tecidos: ambas as faces com parênquima em paliçada, envolvendo o parênquima lacunoso no centro. As folhas isobilaterais são muito frequentes nas eudicotiledóneas adaptadas a ambientes áridos e de forte insolação (plantas xeromórficas), nas quais a folha frequentemente assume uma orientação vertical, recebendo luz solar direta em ambas as faces ao longo do dia. Um exemplo clássico desta plasticidade adaptativa ocorre no género *Eucalyptus* na Austrália: as espécies nativas de regiões húmidas e sombreadas apresentam geralmente folhas adultas dorsiventrais horizontais, enquanto as espécies de territórios áridos desenvolvem folhas adultas verticais, pendentes e isobilaterais, frequentemente com um mesofilo homogéneo (Brooker, 2002) (Figura 139-C). Outros exemplos extremos de isobilateralidade nas eudicotiledóneas incluem as folhas cilíndricas (cêntricas) do género *Hakea* e de outras Proteaceae, bem como as folhas carnudas e suculentas (algumas delas também cilíndricas) típicas de famílias como as Crassulaceae, Portulacaceae e Aizoaceae (Figura 249). Convida-se o leitor a rever os aspetos ecofisiológicos discutidos no ponto «Caules suculentos».

A maioria das monocotiledóneas apresenta folhas isobilaterais, como é o caso das gramíneas. Contudo, algumas espécies (frequentemente de sub-bosque ou com limbos muito largos e horizontais) desenvolvem um mesofilo heterogéneo (com parênquima em paliçada e lacunoso) e apresentam folhas claramente dorsiventrais, como é o caso das bananeiras (*Musa* spp.) e de algumas gramíneas umbrófilas.

Os adjetivos dorsiventral e isobilateral referem-se às morfologias interna e externa da folha. A designação "**folha unifacial**" nasce da ontogenia da folha. Durante o desenvolvimento da folha unifacial, a face adaxial (página superior) dobra-se longitudinalmente sobre si mesma e funde-se, ficando completamente internalizada e obliterada acima da bainha. Como resultado, verifica-se um

sobredesenvolvimento da face abaxial (página inferior), que acaba por constituir a totalidade do limbo (Yamaguchi & Tsukaya, 2010). As juncáceas, as iridáceas e muitas orquidáceas têm folhas unifaciais. Um caso particular de folhas unifaciais encontra-se na família Iridaceae (e.g., *Iris* e *Gladiolus*), em que o limbo resultante é achatado lateralmente e cresce na vertical, originando as chamadas folhas ensiformes (ou equitantes), que se assemelham a uma espada; as duas superfícies foliares expostas à luz têm, necessariamente, a mesma origem anatômica (Figura 117). As folhas isobilaterais de eudicotiledóneas e das gramíneas não são unifaciais porque a dorsiventralidade é preservada na sua ontogenia, sendo perfeitamente visível na anatomia interna.

Nervação do limbo

As **nervuras foliares** apresentam-se, a olho nu, como espessamentos lineares, muito delgados, normalmente em alto ou baixo-relevo e de cor mais clara do que o mesofilo envolvente. Cortes histológicos transversais mostram que as nervuras são constituídas por feixes vasculares — tipicamente com o xilema orientado para a página superior (adaxial) e o floema para a página inferior (abaxial) —, frequentemente reforçados por tecidos mecânicos (esclerênquima e/ou colênquima).

As nervuras das folhas desempenham duas funções vitais:

- Transporte de substâncias – importação de água, nutrientes e reguladores de crescimento via xilema, e exportação dos produtos da fotossíntese (açúcares) via floema.
- Estabilização mecânica – suporte estrutural do limbo através do xilema e dos tecidos mecânicos associados aos feixes vasculares (cabendo ainda à cutícula, à epiderme e à pressão de turgescência das células do parênquima um papel complementar fundamental).

A **arquitetura da nervação foliar (venação)** é um tema especializado e de enorme importância nos estudos filogenéticos das plantas vasculares. Reconhecem-se dois modelos básicos de ramificação (Roth-Nebelsick et al., 2001): (i) nervação aberta (dicotômica) e (ii) **fechada** (= nervação reticulada ou nervação em rede). Na **nervação aberta**, as nervuras organizam-se num padrão ramificado divergente (em árvore) e terminam de forma livre e cega no interior do mesofilo foliar ou na sua margem (Figura 119-A). Este tipo de nervação é comum em fetos, característica do ginkgo, e raríssimo e secundário nas angiospérmicas.

Caracteriza a nervação fechada a presença de nervuras anastomosadas, organizadas de forma hierárquica (Figura 119-B). As nervuras dizem-se anastomosadas quando se interligam numa rede contínua na qual as nervuras mais finas circundam pequenos polígonos ou áreas fechadas de mesofilo, denominadas **aréolas foliares**. A anastomose facilita a difusão espacial de líquidos na folha, garante vias alternativas para a nutrição de zonas parcialmente danificadas (e.g., por herbivoria) e aumenta a probabilidade de sobrevivência em climas áridos (redundância hidráulica). A sua natureza hierárquica evidencia-se pela presença de uma ou mais nervuras principais (de 1.^a ordem), nas quais se inserem nervuras de 2.^a ordem (secundárias), por sua vez subdivididas sucessivamente. Este modelo evoluiu mais de uma vez a partir de ancestrais de nervação aberta,

sendo dominante em fetos, gimnospérmicas e angiospérmicas (Roth-Nebelsick et al., 2001).

Nos fetos com nervação fechada, não se observa uma hierarquia clara do calibre das nervuras. Esta hierarquização atinge o seu expoente máximo nas eudicotiledóneas. Neste grupo, as nervuras mais finas (**vénulas**) frequentemente têm extremidades livres que acabam «suspensas» no interior das aréolas (Figura 119-B); estas «terminações livres» estão tipicamente ausentes nas monocotiledóneas (Evert et al., 2006).

A **densidade de nervuras** (*vein density*) nas angiospérmicas, medida em mm de nervura por mm² de superfície foliar, não tem paralelo entre as plantas vasculares (Zwieniecki et al., 2002). Está provado que as taxas de transpiração e de extração de CO₂ da atmosfera (assimilação) estão positivamente correlacionadas com a densidade de nervuras. Por outro lado, o pequeno diâmetro e a intrincada rede dos feixes vasculares de ordem superior permitem uma distribuição equitativa e rapidíssima da água por todo o limbo (Zwieniecki et al., 2002). Existe uma coordenação rigorosa entre o investimento na rede vascular e a densidade de estomas na epiderme: a planta não investe na capacidade de transporte de água (nervuras) se não dispõe de uma capacidade equivalente de escoamento (estomas), e vice-versa (Brodribb et al., 2007).

Uma vez que a folha das angiospérmicas é altamente eficiente a transpirar, consegue arrefecer com grande facilidade e, por essa razão, pôde evoluir para formas tão diversas e atingir dimensões assinaláveis. Estas causalidades hidráulicas ajudam a explicar o estrondoso sucesso evolutivo das angiospérmicas (Volume II). Ao contrário do que se observa nas gimnospérmicas, regista-se, nas angiospérmicas, uma clara tendência evolutiva para a complexificação da rede vascular (Nicotra et al., 2011).

Reconhecem-se três tipos maiores de nervação fechada (Figura 118):

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

As folhas peninérvicas dizem-se **uninérvicas** quando se identifica apenas a nervura média de forma evidente. Na maioria das plantas vasculares peninérvicas, as nervuras secundárias (i) atingem a margem (terminando ou não num dente), (ii) anastomosam-se sem atingir a margem, ou (iii) arqueiam-se em direção ao ápice sem o alcançar. Algumas nervuras das folhas peninérvicas

merecem designações especiais: a **nervura marginal** percorre todo o limbo paralela às margens da folha; atrás da nervura marginal pode ocorrer uma **nervura submarginal** (Figura 119-B). Nas folhas palminérvias, consoante as espécies, as nervuras secundárias são retas e divergentes (e.g., *Malva*, Malvaceae) ou curvilíneas e convergem novamente no ápice (e.g., *Tamus communis*, Dioscoreaceae), sendo, neste último caso, impropriamente cunhadas de **curvilíneo-paralelinérvias** (Figura 118-4).

A tipologia elementar aqui enunciada não abarca toda a extraordinária diversidade de nervação fechada conhecida nas plantas com flor, sobretudo nos trópicos ou no registo fóssil. Para obviar esta dificuldade, é amplamente utilizada a classificação morfológica rigorosa de L. Hickey (1979). Dada a sua complexidade, não é desenvolvida neste livro.

Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo

Mueller-Dombois & Ellenberg (1974) classificaram as plantas em função do tamanho (área) das suas folhas (ou dos folíolos, no caso de folhas compostas) em cinco classes funcionais, ou estados de carácter:

- **Nanofilas** (< 1 cm²);
- **Microfilas** (1-5 cm²);
- **Mesofilas** (20-100 cm²);
- **Macrofilas** (> 100 cm²);
- **Megafilas** (folhas gigantes, >500 cm²).

Na descrição rigorosa do limbo das folhas, há que considerar os seguintes parâmetros: (i) forma geral, (ii) ângulo da base, (iii) ângulo do ápice, (iv) forma da base, (v) forma do ápice, (vi) recorte da margem e (vii) simetria.

A classificação da forma geral do limbo baseia-se em três critérios fundamentais: (i) posição do eixo de maior largura, (ii) relação comprimento/largura e (iii) angulosidade do limbo. Em função da posição do eixo de maior largura, definem-se quatro formas base para folhas laminares e simétricas: elíptica, obovada, ovada e oblonga (Figura 120).

Cruzando estes três critérios, obtém-se uma terminologia descritiva muito mais complexa, resumida na Figura 121. Eis alguns exemplos clássicos: folhas elípticas - diospireiro; folhas orbiculares - jacinto-de-água (*Eichhornia crassipes*, Pontederiaceae); folhas oblongas - incenso (*Pittosporum undulatum*, Pittosporaceae); folhas ovadas - laranjeira-doce; folhas obovadas - borrazeira-preta (*Salix atrocinerea*, Salicaceae); folhas lineares - gramíneas; folhas ovado-angulosas - erva-moira (*Solanum nigrum*, Solanaceae); folhas triangulares (= folhas deltoides) - choupo-negro (*Populus nigra*, Salicaceae) e espinafre-da-nova-zelândia (*Tetragonia tetragonoides*, Aizoaceae).

O Quadro 16 e a Figura 122 reúnem outras formas foliares de uso corrente na bibliografia botânica que não se enquadram nos modelos simples da Figura 121. Refira-se que a clássica designação de «folha lanceolada» (em forma de lança) é frequentemente ambígua entre diferentes autores e deve, sempre que possível, ser evitada na descrição morfológica da folha, apesar de ser ainda recorrente na literatura.

QUADRO 16. Outras formas do limbo da folha

Tipo	Descrição	Exemplo
Acicular	Em forma de agulha.	Folhas clorofiladas de pinheiro (<i>Pinus</i> , Pinaceae).
Cilíndrica	Em forma de cilindro, oco ou maciço.	Cebola (<i>Allium cepa</i> , Amaryllidaceae).
Cordiforme	Maior largura próximo da base do limbo e duas aurículas na base, assemelhando-se a um coração estilizado.	<i>Tamus communis</i> (Dioscoreaceae) e <i>Ipomoea purpurea</i> (Convolvulaceae).
Escamiforme	Em forma de escama.	Folhas de cipreste (<i>Cupressus</i> , Cupressaceae).
Espatulada	Em forma de espátula.	<i>Pittosporum tobira</i> (Pittosporaceae).
Ensiforme	Folha isobilateral, lateralmente comprimida, em forma de espada.	Iridaceae.
Falciforme	Em forma de foice.	Folhas adultas de eucalipto (<i>Eucalyptus globulus</i> , Myrtaceae).
Flabelada	Em forma de leque.	<i>Ginkgo biloba</i> (Ginkgoaceae).
Hastada	Folha pontiaguda com lóbulos da base muito divergentes; com a forma da lâmina de uma alabarda.	<i>Rumex angiocarpus</i> (Polygonaceae).
Peltada	De contorno \pm circular, com o pecíolo inserido no centro (ou perto deste) do limbo, e não na margem.	Chagas (<i>Tropaeolum majus</i> , Tropaeolaceae) e rícino (<i>Ricinus communis</i> , Euphorbiaceae).
Reniforme	Em forma de rim.	<i>Calystegia soldanella</i> (Convolvulaceae).
Sagitada	De contorno triangular agudo, prolongando-se na base em duas aurículas (lóbulos agudos) dirigidas para baixo ou ligeiramente divergentes (forma de ponta de seta).	Jarro-branco (<i>Zantedeschia aethiopica</i> , Araceae).

O (Leaf Architecture Working Group, 1999) propõe que o **ângulo da base** seja medido definindo três pontos: um vértice situado na inserção do pecíolo no limbo, e outros dois pontos resultantes da interceção da margem com uma linha perpendicular ao eixo principal da folha, traçada a 25% ($\frac{1}{4}$) do comprimento total do limbo a contar da base. A avaliação do **ângulo do ápice** segue uma lógica metodológica semelhante, medindo o quarto distal da folha (Leaf Architecture Working

Group, 1999).

Os ângulos do ápice e da base são agudos ou obtusos consoante os respetivos ângulos sejam inferiores ou superiores a 90 ° (Figura 123). Os tipos morfológicos do ápice e da base foliar estão explicitados no Quadro 18.

QUADRO 18. Forma da base e do ápice da folha

Estrutura	Tipo	Descrição
BASE DA FOLHA	Acunheada	Em forma de cunha, <i>i.e.</i> , triangular.
	Decorrente	Base de margens côncavas que se prolongam pelo pecíolo.
	Convexa	Base de margens convexas.
	Arredondada	Base quase circular.
	Truncada	Base abruptamente interrompida numa margem perpendicular ao eixo de maior comprimento.
	Auriculada	Base com lóbulos (= aurículas).
	SUBTIPOS DE BASE AURICULADA	Hastada
Sagitada		Auriculada, com lóbulos dirigidos para baixo (ligeiramente divergentes ou convergentes), definindo um nítido seio peciolar.
Cordiforme (= cordada na base)		Base com aurículas largas e arredondadas, definindo um seio peciolar profundo.
Amplexicaule		Aurículas muito desenvolvidas que envolvem total ou parcialmente o caule onde a folha se insere; termo também aplicável a brácteas e estípulas.
ÁPICE DA FOLHA		Acuminado
	Atenuado	Ápice agudo e de margens pouco côncavas ou retas.
	Arredondado	Convexo em semicírculo.
	Assovelado (= subulado)	Terminando numa ponta aguda, mais ou menos longa, semelhante a uma sovela.
	Truncado	Ápice abruptamente interrompido numa margem perpendicular ao comprimento; termo ainda aplicado a brácteas, sépalas e pétalas.
	Retuso	Com um entalhe superficial.

Estrutura	Tipo	Descrição
	Chanfrado (= emarginado, escotado)	Com um entalhe mais ou menos profundo; e.g., folíolos de alfarrobeira (<i>Ceratonia siliqua</i> , Fabaceae).
	Mucronado	Ápice agudo ou obtuso provido de um mucrão, i.e., de uma ponta curta mais ou menos rígida.

Quanto ao **recorte**, as folhas sem qualquer reentrância na margem dizem-se **inteiras**. Quando há recorte, reconhecem-se dois tipos morfogenéticos fundamentais: o **recorte marginal** (superficial, que afeta apenas o rebordo) e o **recorte profundo** (que penetra no limbo em direção à nervura central), cada um com a sua própria terminologia (Quadro 17, Figura 124).

Os recortes das folhas lobadas ou fendidas designam-se por **lobos**; quando o recorte é quase total (nas folhas partidas e sectas), as porções resultantes designam-se por **segmentos** (Vasconcellos, 1969). Consoante o padrão de nervação da folha (peninérvea ou palminérvea), os termos de recorte profundo são combinados com os prefixos «penati-» ou «palmati-» para criar uma descrição precisa; obtêm-se, assim, termos como folha palmatilobada, palmatissecta, penatifendida e penatipartida. É muito comum as folhas combinarem recorte profundo com recorte marginal; por exemplo, a malva-silvestre (*Malva sylvestris*, Malvaceae) possui folhas globalmente palmatilobadas, mas as margens dos seus lobos são dentadas (Figura 124-5).

QUADRO 17. Tipos de recorte do limbo

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
RECORTE MARGINAL	Crenado	Com crenos, i.e., com recortes arredondados; com crenos muito pequenos diz-se <i>crenulado</i> .
	Dentado	Com dentes, i.e., com recortes triangulares, não inclinados e mais ou menos pontiagudos; com dentes erguidos muito pequenos diz-se <i>denticulado</i> .
	Serrado	Com dentes inclinados, como os de uma serra, dirigidos para o ápice; com dentes inclinados muito pequenos diz-se <i>serrilhado</i> . Exemplo: cameleira (<i>Camellia japonica</i> , Theaceae).
RECORTE PROFUNDO	Lobado	O recorte não alcança $\frac{1}{2}$ da aba da folha; e.g., carvalho-roble (<i>Quercus robur</i> , Fagaceae).
	Fendido	Os recortes chegam até ca. $\frac{1}{2}$ da aba da folha.
	Partido	O recorte ultrapassa $\frac{1}{2}$ da aba da folha; e.g., carvalho-negral (<i>Q. pyrenaica</i> , Fagaceae).

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	Secto	O recorte prolonga-se até à nervura central.

Os dentes próprios do recorte marginal são um dos temas mais minuciosamente estudados na morfologia foliar, estando presentes em pelo menos 173 famílias de plantas com flor (Stevens, 2001b). Hickey & Wolfe (1975) identificaram 15 tipos arquiteturais de dentes, alguns dos quais estão tão estritamente associados a certos grupos taxonómicos e, por isso, são de enorme valor diagnóstico. Por exemplo, as famílias Salicaceae e Malvaceae possuem padrões de nervação nos seus dentes marginais que são inconfundíveis (**dentes salicoides** e **malvoides**, respetivamente). O estudo profundo destas margens é complexo, exigindo frequentemente o recurso a técnicas microscópicas de clarificação (diafanização) do tecido foliar para observação da nervação terminal. Funcionalmente, estes dentes abrigam, muitas vezes, estruturas secretoras especializadas, como nectários extraflorais, glândulas resiníferas, coléteres ou hidátodos.

Em regra geral, a folha laminar é bilateralmente simétrica, i.e., a aba esquerda e a direita são a imagem no espelho uma da outra se dobradas pelo eixo da nervura central. No entanto, existem casos notáveis de folhas assimétricas, onde as duas metades do limbo se desenvolvem de forma desigual ou inserem-se no pecíolo a alturas diferentes. Três exemplos clássicos de assimetria são: as folhas adultas falciformes dos eucaliptos, as folhas de bases fortemente assimétricas dos ulmeiros (*Ulmus* spp., Ulmaceae; Figura 124-8) e as folhas de muitas espécies africanas do género *Grewia* (Malvaceae, subfamília Grewioideae).

Os aspectos funcionais tamanho, forma, recorte e simetria do limbo, assim como da divisão e composição da folha, são abordados mais adiante, no ponto «Causas da forma da folha».

Divisão ou composição da folha

As **folhas simples** têm apenas um limbo, não articulado na base. Nas **folhas compostas** (= folhas folioladas; *compound leaf*) reconhecem-se um ou mais limbos independentes – os **folíolos** (*leaflet*) – semelhantes entre si e providos de uma pequena articulação no pecíolo do folíolo (**peciólulo**). Esta articulação identifica-se pela presença de uma constricção anelar, acompanhada ou não por um pequeno engrossamento (**pulvino**). A abscisão das folhas compostas ocorre, geralmente, numa fase inicial, destacando-se folíolo a folíolo pela respetiva articulação. Só mais tarde é que o eixo restante da folha (ráquis e pecíolo) se destaca do caule, à semelhança do que acontece nas folhas simples.

É crucial não confundir folhas compostas com folhas sectas, nem com pequenos ramos portadores de folhas simples de inserção oposto-dística. Os segmentos das folhas sectas, ao contrário dos folíolos, não possuem articulação na base e são frequentemente assimétricos e contínuos com o tecido da lâmina principal. Por outro lado, as folhas compostas (sendo folhas verdadeiras) têm crescimento determinado e não possuem meristemas (gomos) na axila dos folíolos, característica que as distingue inequivocamente dos ramos caulinares.

A tipologia das folhas compostas fundamenta-se no número e na disposição espacial dos folíolos (Quadro 19, Chave Dicotômica 2). As folhas com um, dois ou três folíolos são denominadas, respetivamente, **unifolioladas**, **bifolioladas** ou **trifolioladas**; quando possuem mais de três folíolos, dizem-se **multifolioladas** (Figura 125).

Reconhecem-se dois padrões arquiteturais fundamentais nas folhas compostas multifolioladas (Figura 126):

- **Palmaticompostas** (ou digitadas) – todos os folíolos se inserem no ápice distal do pecíolo, irradiando como os dedos de uma mão aberta; e.g., castanheiro-da-índia (*Aesculus hippocastanum*).
- **Penaticompostas** (ou pinadas) – os folíolos inserem-se em duas fiadas, geralmente opostas, ao longo de um eixo central denominado **ráquis**, que atua como um prolongamento do pecíolo.

Consoante o número de folíolos seja par ou ímpar, as folhas penaticompostas são **imparipinadas** (e.g., ailanto [*Ailanthus altissima*, Simaroubaceae]) ou **paripinadas** (e.g., alfarrobeira e faveira). Nas folhas **paripinadas**, o folíolo terminal está ausente ou substituído por um mucrão ou uma gavinha (Figura 125-B).

As folhas duas ou mais vezes compostas dizem-se **recompostas**. O tipo mais frequente é a **folha bipinada** (= 2-penaticomposta ou duplamente pinada). Nestas, o eixo principal (**ráquis primária**) ramifica-se em eixos secundários que suportam as fiadas de folíolos, constituindo unidades chamadas pinas (Beentje & Williamson, 2010). A grande maioria das Fabaceae da subfamília Mimosoideae (Figura 126-4) e muitas Caesalpinioideae (Figura 47) possuem folhas bipinadas. As folhas recompostas podem, ainda, exibir graus de divisão superiores, sendo 3, 4 ou mesmo 5 vezes compostas.

A distinção entre folhas profundamente sectas e folhas verdadeiramente compostas não é linear em todos os grupos de plantas (e.g., Apiaceae, palmeiras e fetos). Por exemplo, as lâminas das bananeiras e de muitas palmeiras (Arecaceae), embora se assemelhem superficialmente a folhas compostas (pinadas ou costapalmadas), são ontogenicamente folhas simples cujo recorte profundo resulta da rutura mecânica ou programada de um único limbo inicial ao longo de linhas de fragilidade pré-estabelecidas. Os "segmentos" foliares de algumas palmeiras chegam a desenvolver um pulvino na base, o que leva alguns autores a cunhá-las como folhas **pseudocompostas**.

Evolutivamente, a origem da folha composta tem sido objeto de intenso debate: não é absolutamente claro se estas estruturas evoluíram a partir da modificação de sistemas de ramos de crescimento determinado, ou se derivam de folhas simples ancestrais. No primeiro cenário, os folíolos seriam homólogos a folhas simples inteiras; no segundo, os folíolos corresponderiam à subdivisão de um limbo simples, em que a ráquis (no caso das folhas penaticompostas) seria a homóloga da nervura média (Champagne & Sinha, 2004) (Figura 127). Atualmente, a evidência genética e fóssil sugere que ambas as vias evolutivas ocorreram em linhagens distintas (Townsend & Sinha, 2012). Existe uma notável labilidade evolutiva entre o recorte extremo e a composição foliar autêntica: ao longo da evolução das angiospérmicas, folhas inteiras e simples deram, de

forma recorrente e independente, origem a formas compostas (e vice-versa), sendo as folhas profundamente recortadas frequentemente interpretadas como estádios de transição intermédios entre esses dois extremos morfológicos (Geeta et al., 2012). As folhas pseudocompostas das palmeiras são um exemplo da transição para a folha composta a partir de um limbo único.

QUADRO 19. Tipologia das folhas compostas

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

CHAVE DICOTÓMICA 2. Tipos de folhas compostas

Passo	Descrição	Destino / Termo
1	Folhas com 1 limbo não articulado.	Folhas simples
—	Folhas com 1 limbo articulado ou com 2 ou mais limbos semelhantes entre si.	2
2	Folhas uma vez compostas.	3
—	Folhas recompostas (= 2 ou mais vezes compostas).	6
3	Folhas com 1, 2 ou 3 limbos (folíolos).	Folhas unifolioladas, bifolioladas ou trifolioladas
—	Folhas com 4 ou mais limbos (folhas multifolioladas).	4
4	Folíolos inseridos no mesmo ponto, como os dedos numa mão.	Folhas palmaticompostas (ou digitadas)
—	Folíolos inseridos em 2 fiadas ao longo de um eixo (folhas penaticompostas ou pinadas).	5
5	Número par de folíolos.	Folhas paripinadas
—	Número ímpar de folíolos.	Folhas imparipinadas

Passo	Descrição	Destino / Termo
6	Pinas com 3 folíolos inseridos no mesmo ponto, como os dedos numa mão.	7
—	Pinas com 4 ou mais folíolos inseridos em 2 fiadas opostas ao longo de um eixo.	8
7	Folhas 2 vezes compostas.	Folhas biternadas
—	Folhas 3 vezes compostas.	Folhas triternadas
8	Folhas 2 vezes compostas.	Folhas 2-pinadas (ou bipinadas)
—	Folhas 3 vezes compostas.	Folhas 3-pinadas (ou tripinadas)

Causas na forma da folha

A capacidade competitiva é superior nas plantas mais bem equipadas para capturar recursos (e os subtrair aos competidores diretos). A dimensão global da planta e a área das suas folhas são características *a priori* vantajosas, sobretudo quando as plantas competem ferozmente pela luz (Grime, 2001). No entanto, as folhas grandes enfermam de um grave inconveniente biofísico: quanto maior o limbo, mais espessa é a **camada limite de ar** (*boundary layer*) que envolve a folha e, conseqüentemente, mais lenta é a dissipação de calor por convecção ou por calor latente (transpiração). As folhas pequenas e estreitas, bem como as profundamente recortadas ou compostas, são soluções evolutivas alternativas eficientes para reduzir a espessura desta camada limite (Leigh et al., 2017). A agitação dos limbos — facilitada pela flexibilidade dos pecíolos, dos peciólulos (nas folhas compostas) e dos próprios segmentos nas folhas profundamente recortadas — contribui para o mesmo fim. No caso das leguminosas de folhas compostas, a eficiência da regulação térmica é ainda amplificada pela capacidade dos pulvinos ajustarem ativamente a inclinação dos folíolos e a sua exposição à luz incidente.

A hipótese, referida anteriormente, de que o tamanho da folha é otimizado em função das trocas de calor levaria a prever que o tamanho da folha deveria diminuir linearmente com o aumento da temperatura média anual. Mas tal não acontece. Estudos empíricos mostram que as plantas de folhas grandes são a norma nas regiões de clima equatorial ou tropical húmido, e que as folhas pequenas (microfilia) são dominantes tanto nas regiões de clima árido como nas latitudes elevadas ou de grande altitude. Esta aparente contradição climática foi resolvida por (Wright et al., 2017). Nos trópicos húmidos, havendo água abundante, a transpiração é geralmente suficiente para arrefecer as folhas grandes (sobretudo nas plantas esciófilas, adaptadas a ambientes sombrios). Por outro lado, a camada limite, além de dificultar o arrefecimento durante o dia, isola a folha do ar ambiente à noite; como as folhas perdem calor por radiação térmica para o céu noturno, arrefecem abaixo da temperatura do ar, agravando os riscos de geada. Portanto, quando a água escasseia (inviabilizando o arrefecimento por transpiração) ou o risco de geada noturna é elevado, a microfilia é selecionada positivamente porque a fina camada limite permite que a folha acompanhe rapidamente a temperatura do ar ambiente, evitando extremos letais.

A abundância de espécies micrófilas está ainda associada a condições extremas de intensidade da radiação solar, oligotrofia (solos pobres em nutrientes), salinidade do solo ou a combinações várias destes fatores (Nicotra et al., 2011). Por exemplo, nas savanas do Sul de África, em solos férteis, dominam árvores de folhas micrófilas, espinhosas e palatáveis para os mamíferos herbívoros; nos solos pobres em nutrientes, pelo contrário, as árvores são tendencialmente mesófilas ou com folhas ainda maiores, inermes (sem espinhos) e pouco apetecíveis por serem ricas em taninos (Scholes, 1997). As causas deste padrão não estão bem compreendidas.

Além dos riscos de sobreaquecimento e de danos pelo frio, as folhas grandes estão submetidas a intensas tensões mecânicas (vento, chuva, gravidade) que as podem partir ou rasgar (Cooley et al., 2004). O aumento da área do limbo tem de ser acompanhado por um aumento mais do que proporcional do investimento em tecidos de resistência estrutural, os quais são energeticamente caros e não fotossintéticos (Niklas et al., 2009). As folhas compostas conseguem conciliar as vantagens de uma grande área de captação luminosa com uma camada limite mais fina, menores riscos de dano mecânico e menores custos de construção. Como as folhas, mais tarde ou mais cedo, têm de ser descartadas (v. «O corpo de plantas e animais: estudo comparativo»), a eliminação de folhas compostas é energeticamente menos dispendiosa para a planta do que a eliminação de ramos lenhosos inteiros com uma massa abundante de tecidos não fotossintéticos (v. «Cladotose») (Niinemets, 1998). A composição (e o recorte profundo) tem ainda a vantagem hidráulica de reduzir as áreas de mesófilo mais distantes dos principais feixes vasculares, zonas cuja eficiência fotossintética seria a primeira a ser afetada pela falta de água no solo.

No que toca à geometria foliar, foi proposto que a aproximação do centro de gravidade da folha em direção à sua inserção caulinar reduz substancialmente o investimento necessário em tecidos de suporte (Niinemets et al., 2007). Este princípio biomecânico ajuda a explicar por que motivo as folhas ovadas (mais largas na base) são muito mais frequentes na natureza do que as folhas obovadas (mais largas no ápice).

O recorte marginal (dentes foliares) incrementa a transpiração, as trocas gasosas e a atividade fotossintética das folhas juvenis no início da estação de crescimento, uma fase em que a temperatura ambiente é frequentemente limitante (Royer & Wilf, 2006). Por sua vez, esta transpiração marginal incrementa o caudal da corrente transpiratória, estimulando a absorção radicular e o transporte de nutrientes em direção à margem da folha, o que tem efeitos positivos na absorção de CO₂ (Li et al. 2016). Estes mecanismos, atuando em sinergia, ampliam a vantagem seletiva do recorte marginal e dos recortes profundos em climas frios e temperados. De facto, estudos empíricos demonstram que a proporção de espécies lenhosas com folhas de margem recortada é inversamente proporcional à temperatura média anual em muitas comunidades vegetais do globo (Royer, 2012).

O recorte profundo (folhas laciniadas ou sectas) também é uma característica comum em muitas plantas aquáticas com folhas submersas. Em várias espécies do género *Ranunculus* (Ranunculaceae) aquáticas, as folhas submersas são finamente laciniadas, em contraste com as folhas inteiras flutuantes da mesma planta (heterofilia). Nas espécies de *Ranunculus* típicas de águas rápidas (meios lóticos), os segmentos submersos são muito flexíveis e pregueiam a favor da corrente, minimizando o arrasto; nas espécies de águas paradas (meios lênticos), os segmentos mantêm-se rígidos e expandem-se tridimensionalmente na coluna de água (Pizarro, 1995). Nos

hidrófitos, este recorte profundo cumpre duas funções vitais: (i) reduz o arrasto hidrodinâmico e o risco de rutura mecânica, e (ii) maximiza a superfície de contacto da folha com a massa de água, aumentando exponencialmente a eficiência das trocas gasosas diretas e a absorção de nutrientes através da epiderme (Colmer et al., 2011).

As folhas da grande maioria das árvores das florestas equatoriais e tropicais húmidas terminam num ápice muito prolongado, designado por **goteira** (*drip tip*). Esta extensão acelera o escoamento e a secagem da folha após chuvas intensas, um mecanismo crucial para dificultar a colonização da superfície foliar por fungos, bactérias e epífitas em ambientes com humidade saturante.

A folha é um órgão de enorme labilidade evolutiva, ou seja, a sua morfologia evolui e altera-se rapidamente ao longo do tempo geológico. É frequente encontrar plantas muito próximas filogeneticamente (e.g., do mesmo género) com folhas totalmente distintas. Esta constatação é o maior indício de que a forma da folha é intensamente moldada pela seleção natural, possuindo um elevadíssimo valor adaptativo (Nicotra et al., 2011).

Contudo, num mesmo habitat, a convergência evolutiva para uma única forma foliar "ótima" não é uma inevitabilidade, sobretudo num órgão sujeito a um tão grande número de compromissos (*trade-offs*) evolutivos como a folha (K. J. Niklas, 2006), um assunto a retomar no Volume II. Por exemplo, os constrangimentos fisiológicos decorrentes da aridez têm várias soluções eficientes: a microfilia é apenas uma delas; o desenvolvimento de um indumento espesso (pilosidade) ou a caducifolia de estação seca são alternativas igualmente viáveis. Consequentemente, numa mesma comunidade vegetal (e.g., no sub-bosque mediterrânico), é perfeitamente comum observar, lado a lado, plantas do mesmo tipo fisionómico ecológico e com sucesso reprodutivo semelhante, mas exibindo folhas de morfologia radicalmente distinta. As correlações entre "forma-função" e "forma-habitat" na folha são reais e estatisticamente robustas, mas as exceções são abundantes porque os caminhos evolutivos rumo à eficiência ecológica são múltiplos.

Apêndices foliares

As (i) estípulas, a (ii) ócrea, a (iii) lígula e as (iv) aurículas são os apêndices foliares mais frequentes e de maior interesse taxonómico.

As **estípulas** inserem-se na base do pecíolo das folhas ou diretamente nos nós caulinares. São raras nas monocotiledóneas e muito frequentes nas eudicotiledóneas. Estas últimas apresentam, em regra, duas estípulas, posicionadas, uma de cada lado, do pecíolo ou do nó. Nas folhas compostas, podem ocorrer estípulas na base do pecíolo principal e **estipleas (estipululas)** na base dos peciólulos (eixos dos folíolos ou pínulas) (Figura 114). Primordialmente, as estípulas têm a função de proteger os tenros meristemas apicais que lhes dão origem, ou os meristemas axilares que ficam expostos após a expansão da folha (Figura 129).

Morfologicamente, as estípulas possuem, de modo geral, forma laminar. São classificadas em função do local de inserção (e.g., no pecíolo, no nó, **interpeciolares**), do grau de concrecência/adnação (e.g., livres, concrecentes entre si ou adnadas ao pecíolo), bem como da

sua forma e dimensões. Em alguns grupos de plantas, as estípulas sofrem um sobre-desenvolvimento e chegam a tomar a forma e a dimensão de folhas autênticas (**estípulas foliáceas**) ou de folíolos (e.g., no cornichão, *Lotus* spp., Fabaceae). Nestes casos, assumem um papel fotossintético essencial na síntese de fotoassimilados que nutrem os frutos e sementes em formação situados na sua vizinhança (Bewley et al., 2013). Noutras espécies, as estípulas podem apresentar-se metamorfoseadas em espinhos defensivos ou, mais raramente, em gavinhas de suporte (v. «Metamorfoses da folha»).

O tipo, a presença e a posição das estípulas são cruciais na identificação botânica de algumas famílias de ótimo tropical, mesmo na total ausência de flores (e.g., Rubiaceae). Evolutivamente, as estípulas surgiram de forma independente em muitas linhagens de angiospérmicas; por exemplo, as estípulas das Rubiaceae, das Fabaceae e das Brassicaceae são estruturas análogas (Bell, 2008).

Um caso particular de modificação ocorre na família Polygonaceae (e.g., azedas e labças), em que as estípulas se encontram soldadas entre si, formando uma bainha ou estrutura membranácea tubular que envolve completamente o caule acima do nó, designada por **ócrea** (Figura 128-A).

A **lígula** é um apêndice membranoso de origem epidérmica (frequentemente reduzido a uma fiada de pelos ou cílios) situado na zona de encontro entre a bainha e o limbo de muitas monocotiledóneas (Figura 128-B). Está presente em famílias como as Pontederiaceae, as Zingiberaceae e, nalgumas espécies de *Allium* (Amaryllidaceae) e, de forma muito característica, na grande maioria das Poaceae (gramíneas) (Dahlgren et al., 1985). Admite-se que atua como um selante ("junta de vedação") que impede a entrada e acumulação de água da chuva, poeiras, insetos fitófagos ou esporos de fungos patogénicos no espaço confinado entre a bainha foliar e o colmo.

Na região de inserção da lígula nas gramíneas — a zona de articulação designada por **colar** (*collar*) — frequentemente desenvolvem-se pequenos prolongamentos laterais que abraçam o colmo, conhecidos por **aurículas**. A conjugação da presença, ausência e forma das aurículas e da lígula fornece caracteres de diagnóstico utilíssimos para distinguir os cereais no campo (trigo, cevada, centeio, aveia) numa fase puramente vegetativa, antes da floração (Figura 131). Na folha adulta em desenvolvimento, o colar apresenta uma cor mais clara (frequentemente verde-pálido a amarelado) e alberga o meristema intercalar foliar da lâmina, que se mantém funcional e em divisão celular ativa apenas até ao momento em que a lígula emerge da bainha da folha anterior e é exposta à luz (Langer, 1979).

Cor

As folhas são geralmente verdes, podendo, consoante a concentração relativa de pigmentos (clorofilas, carotenoides, antocianinas), mostrar-se amarelas, purpúreas, etc. As folhas de sombra são frequentemente maiores, mais delgadas, tenras, de um verde mais intenso (devido à maior concentração de clorofila por unidade de massa) e têm menor densidade de estomas por unidade de área do que as folhas expostas ao sol pleno. Este padrão funcional verifica-se tanto intra como interespecificamente — sendo, no caso intraespecífico, um exemplo clássico de plasticidade

fenotípica.

Entre as plantas ornamentais, são frequentes as cultivares (ou clones) de folhas variegadas ou listadas de diversas cores, geralmente de origem quimérica (e.g., *Agave americana* cv. 'Variegata', Asparagaceae) (v. «Quimeras»; Figura 315). Nas plantas selvagens, a variação pode estar relacionada a uma estratégia visual para reduzir os estragos por herbivoria, mimetizando os danos provocados por insetos minadores ou a presença de doenças (Campitelli et al., 2008). Adicionalmente, as folhas (e outros órgãos) recobertas por ceras epicuticulares, que lhes conferem tons azulados ou verde-mar, designam-se, então, como **glaucas** (Figura 139-B).

Nas florestas temperadas e mediterrânicas de folha caduca, a mudança quase simultânea da cor das copas no outono não é um mero processo passivo de degradação estrutural, mas sim um fenómeno ecofisiológico finamente regulado, espoletado por fatores ambientais, como o encurtamento do fotoperíodo e as temperaturas decrescentes (v. «Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes»). Este processo visa dismantelar os constituintes celulares de modo a translocar nutrientes vitais da folha para centros de armazenamento (e.g., tronco, pernadas e raízes). O amarelecimento foliar resulta do dismantelamento da clorofila, que deixa a descoberto os carotenoides e as xantofilas. Estes pigmentos de cor amarela e laranja fazem parte do aparelho fotossintético funcional, participando na captação de luz e na proteção contra o excesso de energia luminosa (Aerts, 1996).

Porém, as tonalidades vermelhas e purpúreas observadas em muitas espécies (e.g., bordos, *Acer* spp., Sapindaceae) não resultam da revelação de pigmentos pré-existentes, mas sim da síntese *de novo* de antocianinas nos vacúolos das células durante a própria fase de senescência. A questão evolutiva sobre o motivo que leva uma folha à beira da abscisão a investir energia na síntese de novos pigmentos é um tema de ponta em ecofisiologia. A **hipótese da fotoproteção** é a explicação mais consensual. No outono, a conjugação de baixas temperaturas com dias soalheiros expõe o aparelho fotossintético a danos oxidativos severos. As antocianinas recém-sintetizadas atuam como um «protetor solar», absorvendo o excesso de radiação (sobretudo na banda da luz verde-azul). Este escudo vermelho protege a maquinaria biológica celular dos radicais livres, garantindo que a folha mantém a integridade fisiológica durante o tempo estritamente necessário para dismantelar com segurança as proteínas dos cloroplastos e finalizar a crucial exportação de nutrientes — sobretudo azoto e fósforo — de volta para o caule antes da sua queda definitiva (Archetti et al., 2009).

Superfície e epifilia

A superfície das folhas e dos restantes órgãos aéreos herbáceos — caules jovens e peças da flor — é extremamente diversificada e, por isso, rica em informação taxonómica. O termo epifilia refere-se ao desenvolvimento de estruturas diretamente na superfície (ou margem) das folhas. Entre estas estruturas contam-se: (i) espinhos, (ii) indumento (pelos e emergências), (iii) gemas adventícias e (iv) raízes adventícias. Os espinhos e o indumento são detalhados, respetivamente, nos pontos «Espinhos» e «Emergências. Indumento». A diferenciação natural de raízes, de gemas e, implicitamente, de caules adventícios na folha intacta é rara. Um exemplo notável de epifilia

ocorre em *Kalanchoe daigremontiana* (Crassulaceae, frequentemente designada por *Bryophyllum daigremontianum*), onde se formam minúsculas plântulas (gemas com raízes pendentes) nas reentrâncias da margem das folhas; ao caírem e entrarem em contacto com o solo, dão origem a novos indivíduos por propagação vegetativa (Figura 130).

Consistência da folha

Quanto à consistência, as folhas podem ser:

- **Herbáceas** – folhas tenras e flexíveis; tipo dominante nas angiospérmicas;
- **Carnudas ou suculentas** – espessas e ricas em água; e.g., folhas de muitas crassuláceas, aizoáceas e portulacáceas (Figura 132); as folhas carnudas de contorno arredondado dizem-se gordas;
- **Coriáceas** – folhas duras, geralmente longevas, de consistência semelhante à do couro; e.g., folhas esclerofilas de sobreiro e agaváceas (Figuras 132 e 23).

As plantas suculentas acumulam água no clorênquima e/ou num parênquima especializado – o **hidrênquima** (Males, 2017). Os termos "carnudo" e "suculento", bem como os aspetos ecofisiológicos da suculência, foram abordados em detalhe no ponto «Situação e consistência do caule». A suculência foliar, à semelhança da caulinar, é uma clássica adaptação à escassez de água motivada por razões climáticas e/ou edáficas (e.g., as Aizoaceae nos desertos do Sudoeste de África, ou as Crassulaceae em afloramentos rochosos secos na Bacia Mediterrânica) (Figura 132).

As plantas de folhas espessas e coriáceas, geralmente perenifólias, com cutícula espessa e abundante esclerênquima, difíceis de quebrar, pobres em nutrientes, de baixo valor nutritivo e pouco palatáveis para os grandes herbívoros, dizem-se **esclerofilas** (Figura 133) (Turner, 1994). A esclerofilia é muito frequente, sobretudo nas regiões de clima mediterrânico e nos trópicos com estação seca. À semelhança da suculência de caules e folhas, é uma característica comum em plantas adaptadas à secura (**plantas xeromórficas**).

A *raison d'être* evolutiva da esclerofilia é muito debatida na literatura ecológica. Os **esclerofilos** (*sclerophylls*) exigem um investimento muito maior de massa e energia por unidade de superfície fotossintética do que as folhas herbáceas. Por outro lado, as folhas com uma elevada relação massa/área (como as folhas gordas e as esclerófilas) são fotossinteticamente menos eficientes, uma vez que a difusão interna de CO₂ é dificultada pela espessura do mesofilo (I. J. Wright et al., 2004).

Tradicionalmente, admite-se que estes elevados custos de construção são largamente compensados nas regiões mediterrânicas (caracterizadas por uma estação quente e seca prolongada). Nestas condições, a esclerofilia permite às plantas aproveitar os períodos inverniais favoráveis à fotossíntese (ao contrário das plantas caducifólias) e exercer um controlo estrito sobre a perda de água (Mooney & Dunn, 1970). No entanto, abordagens mais recentes demonstram que a esclerofilia é, afinal, uma resposta evolutiva complexa a um largo leque de stresses ambientais convergentes (Blondel et al., 2010):

- Resistência hidráulica – a rigidez dos tecidos previne o colapso celular e garante elevada resistência à cavitação (rotura das colunas de água no xilema) sob os extremos défices hídricos do verão;
- Oligotrofia (pobreza do solo em nutrientes) – e, solos inférteis, a queda anual das folhas implicaria uma perda insustentável de nutrientes difíceis de reobter; folhas duras duram mais anos, amortizando o custo dos nutrientes;
- Herbivoria – folhas mecanicamente duras, cheias de lenhina e pobres em azoto são pouco nutritivas e altamente indigestas para insetos e mamíferos;
- Clima extremo – tecido denso confere resistência adicional à congelação (geadas de inverno) e à radiação solar intensa (verão).

É provável que a esclerofilia seja, afinal, uma solução evolutiva de compromisso com um largo leque de stresses ambientais seletivamente convergentes, sob os quais folhas «caras» dos pontos de vista energético e nutricional, como são os esclerofilos, geram, no longo prazo, «lucros» superiores em fotoassimilados, devido à sua extrema longevidade e resiliência (Salleo & Nardini, 2000). Num cômputo final, e em comparação com estratégias evolutivas alternativas (e.g., folhas tenras ou **malacófilas** caducifólias), a esclerofilia maximiza o sucesso ecológico e reprodutivo das plantas nos exigentes ecossistemas de tipo mediterrânico.

Duração da folha

Tipologia

As folhas são órgãos frágeis de curta duração. Nas plantas anuais e bienais, as folhas basais entram rapidamente em senescência à medida que os caules se alongam e as ensombram, numa fase em que a planta concentra todos os seus recursos na reprodução. As poucas folhas sobreviventes morrem quase em simultâneo no final do ciclo fenológico. Nas plantas perenes, herbáceas ou lenhosas, as folhas mais velhas têm de ser, de algum modo, substituídas por outras novas, fotossinteticamente mais eficientes (v. «Crescimento indeterminado nas plantas»). As gramíneas perenes de comunidades pratenses têm tendência a manter um número constante de folhas por caule (por cada folha que nasce, entra uma mais velha em senescência), sendo que estas podem não durar mais de três semanas funcionais (Robson et al., 1988). Os coqueiros seguem uma dinâmica similar (v. «Posição das inflorescências nas plantas lenhosas»).

As plantas perenes lenhosas adotam duas estratégias fundamentais na renovação da superfície fotossintética da sua canópia: (i) caducifolia e (ii) perenifolia (Figura 134).

Nas **plantas de folha caduca** (= **caducifólias**, **decíduas**), a copa renova-se no início da estação favorável, caindo as folhas quase em simultâneo logo no início da estação desfavorável. As plantas caducifólias podem ser de inverno ou de estação seca. Uma boa parte da flora arbórea europeia é caducifólia de inverno; e.g., Betulaceae (videiros, amieiros e aveleiras), Salicaceae (salgueiros), Ulmaceae (ulmeiros) e numerosas Rosaceae arbustivas e arbóreas. Por outro lado, o embondeiro ou baobá (*Adansonia digitata*, Malvaceae, subfamília Bombacoideae) e inúmeras outras espécies

das savanas e dos bosques tropicais ficam despídos de folhas durante o período seco do ano. A árvore africana *Faidherbia albida* (Fabaceae) exibe, curiosamente, uma fenologia invertida: tem folhas durante a estação seca e perde a folhagem durante o período chuvoso. Esta invulgar estratégia deve-se ao facto de *F. albida* possuir um sistema radicular profundo que lhe permite explorar lençóis freáticos durante a estação seca, evitando a competição por luz e água com as gramíneas superficiais que crescem vigorosamente na época das chuvas (Figura 135).

Nas **plantas de folha persistente** (= de **folha perene, perenifólias**), a copa apresenta-se revestida de folhas funcionais durante todo o ano. Geralmente, as plantas de folhagem perene não retêm folhas individuais verdes (fotossinteticamente ativas) por mais de 4 anos (Karlsson, 1992). Este valor é, contudo, muito variável. O cacauzeiro emite novas folhas em ciclos de 40 dias, e cada folha persiste apenas durante 3 ou 4 ciclos (cerca de 4 a 5 meses) (Niemenak et al., 2010). Em contraste, as árvores jovens de mangueira mantêm folhas até aos ramos com 7 anos de idade, ou mais. Nas regiões com uma estação desfavorável bem marcada, a queda progressiva das folhas mais velhas nas plantas perenifólias encontra-se mais ou menos concentrada no tempo e antecede (ou ocorre em simultâneo com) a produção do novo fluxo de folhas. É o que acontece, por exemplo, com a mangueira em África ou no Nordeste brasileiro, no início da estação das chuvas; é neste curto período que ocorre o pico de reciclagem de nutrientes via solo da própria planta.

As **plantas semicaducifólias** retêm apenas uma parte das folhas durante a estação desfavorável, permanecendo muitas delas funcionais até ao momento de renovação da canópia no início do novo período de atividade vegetativa. O carvalho-cerquinho (*Quercus faginea*, Fagaceae) é o exemplo mais conhecido na flora ibérica. A flora do Cerrado, no Brasil, é riquíssima em espécies semicaducifólias, podendo a mesma espécie apresentar diferentes graus de retenção foliar consoante as condições ecológicas em que se encontra, chegando a funcionar, em casos extremos, como caducifólia de estação seca ou como perenifólia (Soares Filho, 2012). Este espectro contínuo de retenção da folha repete-se amplamente nas savanas africanas.

É crucial não confundir semicaducifolia com marcescência. A retenção prolongada de órgãos já mortos e secos na planta — e.g., folhas, sépalas, pétalas ou mesmo estruturas de frutificação — denomina-se **marcescência** (Figura 134-B,C). Os indivíduos jovens de carvalho-negral (*Q. pyrenaica*) possuem folhas intensamente marcescentes no inverno, uma adaptação que provavelmente serve para proteger os frágeis meristemas apicais e o câmbio vascular contra geadas severas e herbivoria invernal (já que a casca ainda é pouco espessa). Este carácter esbate-se e desaparece à medida que os indivíduos atingem a fase adulta. A marcescência ocorre noutros órgãos: no pinheiro-de-alepo (*Pinus halepensis*, Pinaceae) as pinhas maduras são frequentemente marcescentes nos ramos, e em muitas Lamiaceae os cálices persistem secos após a queda das corolas.

Perenifolia vs. caducifolia: vantagens e desvantagens

As plantas perenifólias são, genericamente, fotossinteticamente menos eficientes do que as caducifólias (assimilam menos carbono por unidade de área foliar e de tempo). Isto acontece

porque alocam uma fração muito maior da sua biomassa e nutrientes (e.g., azoto e fósforo) na construção de paredes celulares espessas e cutículas densas, e uma fração menor na maquinaria puramente fotossintética (clorofilas e enzima Rubisco) (Reich et al., 1992). Em contrapartida, este pesado investimento em tecidos estruturais confere uma boa proteção duradoura contra o frio, a seca e a herbivoria. Evolutivamente, a retenção foliar por mais de uma estação de crescimento só é selecionada positivamente quando os benefícios de longevidade superam os elevados custos metabólicos de construção. A retenção foliar por mais de uma estação de crescimento é vantajosa quando os benefícios superam os custos metabólicos.

A perenifolia tende a ser a estratégia dominante em regiões muito frias, em ambientes oligotróficos (onde os recursos minerais são escassos e difíceis de obter) ou, no outro extremo, em climas perfeitamente benignos e estáveis. Por outro lado, a expressão máxima da caducifolia ocorre em territórios com uma variação sazonal forte e previsível da precipitação e/ou da temperatura, o que se traduz numa alternância nítida entre períodos ótimos e períodos letais para a assimilação de carbono (Reich et al., 1992).

A floresta boreal (taiga) e muitas formações lenhosas de alta montanha em latitudes mais baixas são dominadas (ou codominadas) por plantas perenifólias, tipicamente árvores de folhas aciculares (e.g., bosques de *Pinus*, *Picea* ou *Abies*). Estas folhas são energeticamente dispendiosas e fotossinteticamente lentas, mas a perenifolia permite a estas coníferas tirar partido imediato da radiação solar nos raros dias amenos de inverno e realizar fotossíntese logo que a temperatura primaveril ultrapasse o limiar biológico, contornando o atraso temporal que a construção de uma nova canópia exigiria numa estação de crescimento que já de si é extremamente curta. Adicionalmente, os solos boreais e alpinos são paupérrimos em nutrientes porque o frio intenso inibe a decomposição da matéria orgânica. Nestas condições de carência, reter as folhas duras por vários anos minimiza as perdas de nutrientes para o solo, conferindo uma vantagem competitiva decisiva (Aerts, 1995). Uma argumentação ecofisiológica similar aplica-se à evolução das formações lenhosas esclerófilas em clima mediterrânico (v. «Consistência da folha»).

Em sentido diametralmente oposto, uma copa de folhas largas e perenes, sem a necessidade de um investimento maciço em estruturas de resistência ao stress ambiental, constitui a estratégia ótima para plantas lenhosas que habitam regiões de clima permanentemente favorável (e.g., trópicos húmidos e regiões temperadas oceânicas sem geada). Nestes habitats de dossel fechado, caracterizados por uma feroz e ininterrupta competição pela luz, a capacidade de manter uma vasta área foliar fotossinteticamente ativa ao longo de todo o ano confere benefícios competitivos inultrapassáveis (Patterson et al., 2025). As imponentes florestas laurifólias mesotemperadas (e.g., com *Ocotea foetens*, Lauraceae) da Ilha da Madeira são, a nível nacional, o melhor exemplo ecológico desta estratégia.

A caducifolia é preponderante nos trópicos com estação seca prolongada e nas regiões extratropicais temperadas onde o inverno frio é rigoroso, mas não excessivamente longo. Nestes biomas, o balanço custo-benefício dita que é mais rentável descartar e reconstruir anualmente uma canópia de folhas finas, baratas e altamente eficientes, do que investir somas avultadas de energia na construção de folhas perenes estruturalmente blindadas, mas de fotossíntese menos eficiente. Para além de conservar água nos meses de seca e evitar danos por congelação nos meses de inverno, a caducifolia reduz drasticamente a carga parasitária (eliminando anualmente a

praga de insetos e fungos associada às folhas) e garante uma canópia jovem com a máxima eficiência luminosa quando o clima volta a ser favorável (Chabot & Hicks, 1982). Ecologicamente, o hábito de florir nos ramos nus, antes do abrolhamento primaveril das folhas, tem ainda a imensa vantagem de facilitar a aerodinâmica do pólen nas espécies anemófilas e aumentar a visibilidade das flores para as espécies entomófilas (Rathcke & Lacey, 1985).

A caducifolia acarreta, no entanto, um risco ecológico considerável: a libertação dos nutrientes contidos na folhada para o solo pode não coincidir com a retoma da atividade das raízes e com os períodos de maior exigência metabólica da planta. Observa-se que este problema é contornado pelas plantas, que atrasam a decomposição através de três vias. Em primeiro lugar, as folhas senescentes de muitas árvores caducifólias (como os carvalhos e as faias) são ricas em lenhina, taninos e outros polifenóis — compostos secundários bastante resistentes ao ataque enzimático microbiano, que conferem a típica cor castanha às folhas mortas e as mantêm estruturalmente intactas durante meses (Cornwell et al., 2008). Em segundo lugar, a relação carbono/azoto (C/N) da folha caída é extremamente elevada, graças à translocação eficiente de nutrientes vitais das folhas para os locais de reserva da árvore antes da abscisão; esta pobreza nutricional inibe a rápida proliferação dos decompositores no solo. Finalmente, intervém o fator climático: o frio do inverno (ou a seca estival, nos trópicos) constitui um estrangulamento desfavorável tanto à atividade da microbiota como à ação dos animais detritívoros (e.g., minhocas e colêmbolos).

Apenas na primavera (ou com a chegada das chuvas nos trópicos), o aumento da temperatura e da humidade edáfica permite que o biota do solo vença finalmente as barreiras físicas e químicas que retardavam a degradação da folha. Deste modo, verifica-se uma notável coincidência temporal entre o pico de mineralização da matéria orgânica no solo e as gigantescas necessidades nutritivas da planta no momento da construção da nova canópia (abrolhamento), com exportações mínimas de nutrientes para fora do sistema. É muito provável que esta sincronia ecofisiológica não seja acidental, mas sim um traço adaptativo complexo, intensamente trabalhado pela evolução (Fontaine et al., 2024).

Ptixia e vernação. Filotaxia

Entende-se por ptixia (*ptixys*) a forma como os esboços foliares se dobram, individualmente, nas gemas. A vernação (= prefolheação ou prefoliação; vernation) é um conceito distinto de ptixia porque se refere ao arranjo das folhas, umas em relação às outras, na gema (Bell, 2008; Keller, 2004). O estudo da ptixia e da vernação envolve o corte transversal de gemas dormentes ou recém-abrolhadas, e a sua observação à lupa (Figuras 169 e 170). Uma vez que a terminologia é comum, a ptixia e a vernação são detalhadas no ponto dedicado à «Ptixia e vernação» da flor.

Num sentido lato, entende-se por filotaxia (= inserção das folhas) a descrição padronizada da disposição espacial das estruturas foliares no eixo da planta (e.g., nomofilos, brácteas e peças florais). Reconhecem-se três padrões fundamentais de filotaxia (Quadro 20 e Figura 136): folha (i) alterna, (ii) oposta e (iii) verticilada. O ângulo estabelecido no plano transversal entre duas folhas alternas sucessivas designa-se por ângulo de divergência (j), um conceito matemático indispensável na descrição das múltiplas variantes da filotaxia alterna.

Quadro 20. Tipologia filotáctica

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
DISPOSIÇÃO GERAL	Alternas	Uma folha por nó; tipo mais frequente de filotaxia. As folhas alternas dispõem-se em hélice em torno do caule; o ângulo de divergência (ϕ) permite diferenciar três subtipos (<i>v.i.</i>). As <i>folhas arrosetadas</i> — de caules com entrenós muito curtos, onde as folhas parecem colapsar umas sobre as outras — têm, em geral, filotaxia alterna.
	Opostas	Duas folhas por nó. As folhas opostas, sésseis e soldadas na base, parecendo perfuradas pelo caule, dizem-se <i>adunadas</i> (<i>e.g.</i> , <i>Lonicera implexa</i> , Caprifoliaceae). Distinguem-se dois subtipos de folhas opostas em função da disposição relativa das folhas em dois nós sucessivos (<i>v.i.</i>).
	Verticiladas	Três ou mais folhas por nó; <i>e.g.</i> , loendro (<i>Nerium oleander</i> , Apocynaceae) e <i>Catalpa bignonioides</i> (Bignoniaceae).
SUBTIPOS DE FOLHAS ALTERNAS	Dísticas (= dísticas)	Folhas dispostas num mesmo plano ($\phi = 180^\circ$); <i>e.g.</i> , faia (<i>Fagus sylvatica</i> , Fagaceae), <i>Ulmus</i> (Ulmaceae) e Poaceae.
	Trísticas	Folhas dispostas em três planos ($\phi = 120^\circ$); característico das ciperáceas (<i>e.g.</i> , cárices, <i>Carex</i>).
	Helicoidais (= espiraladas)	Termo usado para designar os padrões onde $\phi < 120^\circ$; subtipo mais frequente (<i>e.g.</i> , carvalhos, <i>Quercus</i> spp., Fagaceae). Por vezes, as folhas alternas helicoidais acabam por ocupar um mesmo plano visual devido à torção do pecíolo (<i>e.g.</i> , abeto-branco, <i>Abies alba</i> , Pinaceae) ou do próprio entrenó caulinar (muito comum no género <i>Asclepias</i> , Apocynaceae); nestes casos, dizem-se <i>pseudodísticas</i> .
SUBTIPOS DE FOLHAS OPOSTAS	Oposto-dísticas	Folhas de dois nós sucessivos no mesmo plano.

Categoria	Tipo	Descrição e Exemplos
	Oposto-cruzadas (= decussadas)	Folhas de dois nós sucessivos em planos perpendiculares; e.g., oliveira (<i>Olea europaea</i> , Oleaceae) e quase toda a família Lamiaceae (hortelãs, alecrim).

Numa mesma planta pode coexistir mais de um tipo de filotaxia. Os ramos juvenis do eucalipto (e.g., *Eucalyptus globulus*) possuem folhas opostas (sésseis e glaucas), enquanto os ramos adultos desenvolvem folhas alternas (pecioladas e falciformes) (Figura 139-C). Noutras espécies, verifica-se variação posicional da filotaxia: as folhas dos ramos verticais (ortotrópicos) são alternas helicoidais, mas as dos ramos próximos da horizontal (plagiotrópicos) tornam-se alternas dísticas para otimizar a captação de luz. Numa perspectiva aplicada, a filotaxia permite distinguir, no campo, o castanheiro europeu (*Castanea sativa*) dos híbridos (*C. sativa* × *C. crenata* ou *C. sativa* × *C. mollissima*) usados como porta-enxertos resistentes à doença da tinta (Lespinasse & Leterme, 2011).

A regularidade geométrica da disposição das folhas tem fascinado e sido estudada pelos botânicos e matemáticos desde o século XVII. A disposição espacial espiralada é classicamente representada por uma fração (rácio), na qual o numerador corresponde ao número de voltas (espirais) no caule necessárias até que uma folha se sobreponha exatamente à folha de partida (quando observadas do topo), e o denominador indica o número de folhas inseridas ao longo desse percurso (contando a folha de partida, mas excluindo a folha sobreposta de chegada). Por exemplo, a fração 2/5, característica de plantas como os carvalhos (*Quercus* spp.) ou a cerejeira, significa que são necessárias duas voltas à volta do caule para encontrar uma folha exatamente sobreposta à primeira, e que ao longo dessas duas voltas se inserem cinco folhas. A amendoeira, os salgueiros e a *Araucaria araucana* (Araucariaceae) exibem uma fração mais complexa: 5/13 (figura 138).

Os rácios filotáticos mais frequentes formam a sequência: 1/2, 1/3, 2/5, 3/8, 5/13, 8/21, etc. Nesta sequência, constata-se que o denominador de cada fração corresponde à soma dos dois denominadores imediatamente anteriores (e.g., $13 = 8 + 5$; $21 = 13 + 8$), perfazendo a célebre sequência de Fibonacci (1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21...). O numerador segue exatamente a mesma lógica matemática. Dividindo o denominador pelo numerador nas frações sucessivas da série (e.g., 2/1, 3/2, 5/3, 8/5, 13/8...), o resultado converge assintoticamente para 1,618034 — a Proporção Áurea (ou número de ouro), um rácio usado na arte e na arquitetura desde a Antiguidade, recorrente na biologia (e.g., nas espirais das conchas de *Nautilus*). Consequentemente, a sequência de ângulos de divergência foliar ($360^\circ \times 1/2$, $360^\circ \times 1/3$, $360^\circ \times 2/5$, etc.) converge inevitavelmente para o chamado ângulo de ouro ou ângulo de Fibonacci: aproximadamente $137,5^\circ$.

A regularidade da inserção dos ramos, das folhas nos caules ou das brácteas e flores nas inflorescências (como no capítulo do girassol) é uma consequência física direta da regularidade temporal e espacial com que se diferenciam as novas estruturas na periferia dos meristemas apicais. A diferenciação de um novo primórdio foliar no ápice caulinar é controlada por processos de repulsão biofísica e inibição bioquímica (e.g., gradientes de auxina) gerados pelos primórdios já existentes. Estes inibidores compelem o novo primórdio a formar-se no espaço disponível que se encontra o mais distante possível dos primórdios anteriores.

Tendo em consideração esta constatação empírica – conhecida por regra de Hofmeister (Kirchoff, 2003) – foi demonstrado que as espirais de Fibonacci, anteriormente enunciadas, emergem espontaneamente se (Douady & Couder, 1996): (i) o ápice do meristema for radialmente simétrico; (ii) a velocidade a que se diferenciam os primórdios foliares, i.e., o plastocrono, for constante; (iii) a velocidade da migração radial dos primórdios foliares no ápice caulinar for constante; (iv) não houver uma reorganização espacial dos primórdios foliares após a sua diferenciação. Em suma, a sequência matemática de Fibonacci não está inscrita no genoma: tem um controlo genético indireto; a filotaxia em espiral áurea é uma propriedade física emergente de regras ontogénicas inscritas nos genes.

Heterofilia

As plantas heterofilas possuem dois ou mais tipos morfológicos de folhas num mesmo indivíduo. A heterofilia está frequentemente associada ao fenómeno da juvenilidade (v. «Juvenilidade. Indução e diferenciação florais»). As folhas juvenis e adultas da hera (*Hedera helix*; Figura 139-A, B), do eucalipto (Figura 139-C) ou da azinheira (*Quercus rotundifolia*) são morfológicamente muito distintas. Um dimorfismo foliar igualmente evidente ocorre em muitas plantas aquáticas, manifestado pela diferença estrutural entre as folhas submersas e as folhas flutuantes. Nas regiões secas, é frequente observar-se uma heterofilia sazonal: as primeiras folhas produzidas são maiores e com menos indumento do que as folhas formadas no final da estação de crescimento, período marcado por acentuados défices de água no solo.

A heterofilia é também perfeitamente patente ao longo do eixo das plântulas ou dos ramos laterais provenientes do abrolhamento de gomos dormentes. Estas sequências temporais e espaciais de folhas designam-se por séries heteroblásticas (Bell, 2008). Nos eixos das plântulas recém-germinadas, esta série inclui tipicamente 1 ou 2 cotilédones, seguidos de folhas primordiais (de transição) e, por fim, os nomofilos (as folhas verdes normais).

Nos lançamentos caulinares das plantas lenhosas das regiões com uma estação desfavorável verifica-se, geralmente, a seguinte sequência temporal de filomas: 1 (nas monocotiledóneas e ‘dicotiledóneas’ basais) ou 2 (nas eudicotiledóneas) profilos; um número variável de nomofilos; e, no final da estação de crescimento, a formação de catafilos a envolver o meristema apical, a diferenciar uma gema dormente. Esta sequência é modificada com a diferenciação de flores ou inflorescências: aos nomofilos sucedem-se então hipsofilos (brácteas) e, nas inflorescências determinadas, os antofilos (peças florais) que compõem a flor.

Metamorfoses da folha

Tipos

Dos três órgãos fundamentais das plantas, a folha é o órgão evolutivamente mais versátil na forma e na função. Muito já foi dito neste capítulo sobre tipos de folha e a sua função, por exemplo, a

respeito do limbo, da consistência ou da duração da folha. A bibliografia é pródiga em exemplos de adaptações especializadas ao nível da folha que estão ainda por examinar.

No Quadro 21 discriminam-se algumas das metamorfoses foliares mais relevantes. As subtilezas morfológicas e adaptativas dos bolbos, dos bolbilhos e das armadilhas das plantas insetívoras são discutidas em detalhe nos parágrafos seguintes. Note-se que os antófilos, que constituem a mais notável e complexa metamorfose foliar, serão tratados no capítulo dedicado à «Flor».

QUADRO 21. Metamorfoses mais frequentes da folha (diversas referências)

Tipo	Descrição e Exemplos
Antófilos	Peças da flor (sépalas, pétalas, estames e carpelos).
Filódios	Folhas reduzidas a um pecíolo (e.g., espargos [<i>Asparagus</i> , Asparagaceae]) ou a uma ráquis (e.g., <i>Acacia</i> , Fabaceae), dilatado, achatado e verde, assemelhando-se morfológica e funcionalmente a um limbo foliar; a presença de meristemas axilares comprova a sua natureza foliar; geralmente, os filódios são uma adaptação à secura. Em muitas espécies de <i>Acacia</i> , é possível observar no mesmo ramo a transição ontogénica: folhas compostas normais, filódios puros e estruturas intermédias (um filódio encimado por algumas pínulas remanescentes) (v. «Divisão ou composição da folha»).
Folhas de reserva	Folhas espessadas e carnudas, especializadas no armazenamento de água e nutrientes; são o principal constituinte dos bolbos e bolbilhos.
Espinhos	As folhas podem estar reduzidas a espinhos — <i>espinhos foliares</i> — de origem peciolar ou estipular (v. «Espinhos»); os espinhos têm uma ontogénese distinta das emergências espinhosas dispersas na margem ou no limbo das folhas epinescentes (v. «Emergências. Indumento»). Os espinhos das Cactaceae são o melhor exemplo.
Gavinhas foliares	Folhas modificadas, finas e volúveis, adaptadas a enrolar-se em suportes; presentes em muitas lianas. Podem resultar da modificação do limbo de uma folha simples, da modificação de um ou mais folíolos apicais de uma folha composta (e.g., ervilhacas, <i>Vicia</i> spp., Fabaceae) ou, muito raramente, da modificação de estípulas (e.g., salsaparrilha, <i>Smilax aspera</i> , Smilacaceae).
Armadilhas de origem foliar	Folhas profundamente modificadas para a atração, captura e digestão de presas, características das plantas carnívoras.
Folhas absorventes	Algumas plantas aquáticas desprovidas de raízes (e.g., o feto aquático <i>Salvinia</i> , Salviniaceae) diferenciam folhas submersas filiformes, finamente divididas e cobertas de pelos, que assumem a função de absorção de água e nutrientes, substituindo ecologicamente as raízes.

Bolbos e bolbilhos

Os bolbos (*bulbs*) são constituídos por um caule curto (prato ou disco do bolbo; basal plate) determinado, revestido por folhas de reserva, geralmente vertical e de entrenós curtíssimos, capaz de emitir raízes adventícias muitas vezes contrácteis na base. Em alguns casos (nas folhas escamiformes de reserva), a folha de reserva pode estar reduzida unicamente à bainha. Os bolbilhos (*bulbils*) são pequenos bolbos miniatura, destacáveis da planta-mãe, diferenciados numa inflorescência (e.g., alho-das-vinhas, *Allium vineale*, Amaryllidaceae; e no sisal, *Agave sisalana*) ou na axila de folhas basais (e.g., alho comum e a gramínea *Poa bulbosa*) (Figura 142). Todo o bolbo contém, no seu centro, um meristema apical protegido, auxiliado por um número variável de meristemas axilares.

Os bolbos podem ser interpretados como gemas dormentes autónomas de grande dimensão adaptadas à propagação vegetativa. Reconhecem-se três tipos de bolbos: (i) entunicados, (ii) escamosos e (iii) bolbos de bolbilhos (Figuras 141 e 142).

Os bolbos entunicados possuem um grande número de folhas carnudas de reserva perfeitamente concêntricas e sobrepostas, exteriormente envolvidas por uma ou mais folhas membranosas secas (túnicas). As folhas de reserva podem ser estritamente escamiformes (e.g., cebola), ou possuir uma base alargada de reserva que se prolonga num limbo aéreo verde mais ou menos longo (os chamados falsos bolbos). Produzem falsos bolbos plantas como as *Amaryllis* (Amaryllidaceae) e as cultivares bulbosas do funcho. Caracterizam os bolbos escamosos folhas escamiformes carnudas imbricadas (parcialmente sobrepostas, como as telhas de um telhado), sem uma túnica externa; e.g., açucena (*Lilium candidum*, Liliaceae). Os bolbos escamosos e entunicados diferenciam inflorescências terminais a partir da gema apical localizada no centro do bolbo, ou inflorescências laterais a partir de gemas axilares inseridas nas axilas de folhas carnudas. Bolbos de bolbilhos (v.i.).

Nas espécies bulbosas perenes, a multiplicação/renovação dos bolbos entunicados e escamosos faz-se anualmente através da diferenciação de um bolbo-filho na extremidade do bolbo-mãe (bolbos monopodiais), ou de novos bolbos a partir de gemas situadas na axila de folhas carnudas ou das túnicas (bolbos simpodiais). Nas espécies anuais ou bienais, a renovação dos bolbos tem de ser feita por semente.

As bulbosas bienais fazem um ciclo de vida peculiar. Tomemos como exemplo uma aliícea bem conhecida: a cebola. A cebola propaga-se por semente. Nas regiões com uma estação fria, semeia-se em viveiro no final do outono ou no inverno. Na primavera, numa data regulada pelos riscos de geadas, levantam-se as plântulas (cebolo) de bolbo ainda incipiente para transplantar em local definitivo. Ao fim de 3 a 5 meses, em resposta ao aumento do fotoperíodo e da temperatura, os bolbos param de crescer, entram em dormência e são colhidos. A genética, a rega e a chuva têm um importante papel na duração deste processo. Está concluído o primeiro ano do ciclo biológico da cebola. Temperaturas muito altas ou muito baixas mantêm os bolbos em dormência, no campo ou em armazém (Miedema, 1994). Quanto mais espessa a túnica e mais tardia a cultivar, mais profunda e duradoura a dormência dos bolbos. Os bolbos que permanecem no solo desmobilizam as suas reservas e "grelam" (emitem novas folhas verdes) entre as primeiras chuvas outonais e o final do inverno. Na primavera deste segundo ano, o meristema apical produz um escapo floral

encimado por uma umbela de flores. Com a chegada da estação quente, ocorre a frutificação, a produção de semente e a senescência total da planta. O ciclo reinicia-se. Se as sementes forem expostas diretamente aos calores do verão germinarão para formar bolbos (ciclo bienal normal); contudo, se as sementes forem sujeitas a temperaturas artificialmente baixas, sofrem vernalização e florescem logo na primavera do primeiro ano, "curto-circuitando" a fase vegetativa de bolbo e comportando-se como plantas anuais (v. «Indução, iniciação e diferenciação florais»).

A cabeça-de-alho (*A. sativum*, Amaryllidaceae) corresponde a um terceiro tipo de bolbo, aqui designado por bolbo de bolbilhos (Figura 142-A). Os bolbilhos (dentes de alho) são constituídos, de fora para dentro, por uma folha externa membranosa (túnica, que corresponde ontogenicamente a um perfilo), que reveste uma espessa folha carnuda tubulosa, no interior da qual se abrigam uma folha parcialmente desenvolvida e 3-4 esboços foliares não carnudos, dispostos em torno de um meristema apical. Os bolbilhos desenvolvem-se na axila das bainhas dos nomofilos do alho; cada nomofilo axila 1-7 bolbilhos (Kothari et al., 1983). Na base dos bolbilhos ocorre uma zona de abscisão que facilita a fragmentação dos bolbilhos. O *A. neapolitanum* (= *Nothoscordum inodorum*, Alliaceae) repete aproximadamente a mesma morfologia. Há milhares de anos que o alho cultivado — domesticado nas estepes asiáticas a partir de um ancestral extinto ou desconhecido — perdeu a capacidade de produzir semente viável, sendo propagado exclusivamente de forma vegetativa através da plantação destes bolbilhos. A plantação geralmente faz-se em pleno inverno para escapar à competição pelas infestantes.

Ecologicamente, os bolbos desempenham duas funções vitais: (i) reprodução assexuada (pela separação dos bolbilhos e bolbos-filho) e (ii) reserva concentrada de energia, água e nutrientes. Estas reservas têm um imenso valor adaptativo em climas com uma estação seca ou fria muito longa (e.g., clima mediterrânico, estepes, ou florestas caducifólias de inverno). Nestes ambientes, a energia armazenada no bolbo permite à planta antecipar o arranque do crescimento mal as condições se tornem minimamente favoráveis (e.g., florescendo e despontando folhas no sub-bosque antes que as árvores ganhem folha e bloqueiem a luz, ou antes do encanamento das gramíneas nas pastagens). As espécies bulbosas conseguem assim cumprir todo o seu ciclo fenológico fugindo à competição direta. Tanto os bolbos como os bolbilhos são bem mais frequentes nas monocotiledóneas. Os rizomas, os cormos e as raízes tuberosas desempenham funções análogas aos bolbos (v. «Caules subterrâneos»).

Armadilhas de origem foliar e caulinar

As plantas habitualmente designadas por carnívoras servem-se de armadilhas (esmagadoramente de origem foliar, mas raramente caulinar) para atrair, capturar e digerir insetos ou pequenos organismos multicelulares. A carnivoría vegetal evoluiu como uma adaptação extrema a habitats cronicamente pobres em nutrientes, especialmente em azoto e fósforo (e.g., turfeiras ácidas e solos arenosos lixiviados). Curiosamente, no caso das utriculárias (Utriculariaceae) aquáticas, provou-se recentemente que estas capturam e digerem uma enorme proporção de algas verdes (fitoplâncton) e rotíferos, pelo que, ecologicamente, seria mais exato considerá-las plantas herbívoras/omnívoras de microfauna (Peroutka et al., 2008). Os principais tipos de armadilhas estão descritos no Quadro 22 (Figura 143).

QUADRO 22. Tipos de armadilhas das plantas carnívoras

Tipo	Descrição e Exemplos
Armadilhas pegajosas ou adesivas	As folhas possuem pelos glandulares que segregam gotículas de mucilagem viscosa, onde os insetos ficam presos; <i>e.g.</i> , folhas dos géneros <i>Drosophyllum</i> (Drosophyllaceae) e <i>Drosera</i> (Droseraceae) (Figura 42-B). No género <i>Pinguicula</i> (Lentibulariaceae), é a própria superfície plana da folha que se apresenta revestida de glândulas pegajosas.
Armadilhas articuladas	A folha está dividida em dois lobos unidos por uma articulação central; quando o inseto toca nos pelos sensitivos, os lobos fecham-se rapidamente, aprisionando a presa; <i>e.g.</i> , <i>Dionaea muscipula</i> (Droseraceae), uma famosa carnívora norte-americana.
Armadilhas escorregadias	O limbo enrola-se e funde-se formando um jarro ou ânfora (<i>pitfall trap</i>) com paredes internas extremamente lisas e cerosas; o inseto escorrega e cai num fluido digestivo acumulado no fundo; <i>e.g.</i> , géneros extra-europeus <i>Sarracenia</i> (Sarraceniaceae) e <i>Nepenthes</i> (Nepenthaceae) (Figura 143-A).
Armadilhas por sucção	Folhas modificadas em pequenas vesículas (utrículos) estanques e com pressão interna negativa; quando uma presa toca nos pelos sensitivos (os «gatilhos»), a «porta» do utrículo abre-se e a água entra subitamente por sucção, arrastando a presa para o interior; <i>e.g.</i> , género aquático e cosmopolita <i>Utricularia</i> (Utriculariaceae) (Figura 143-B).