

Biologia da reprodução das plantas com flor

Citação: Aguiar, C. (2025). *Biologia da reprodução das plantas com flor* [E-book em atualização contínua]. Instituto Politécnico de Bragança. <https://esa.ipb.pt/livros/books/v-biologia-da-reproducao-das-plantas-com-flor>

- A. Reprodução sexuada nas angiospérmicas
 - 1. A sexualidade nas plantas
 - 2. Juvenilidade. Indução e diferenciação florais
 - 3. Esporogénese e gametogénese
 - 4. Sistemas de reprodução
 - 5. Polinização (I parte): autopolinização e polinização cruzada
 - 6. Polinização (II parte): polinização biótica e abiótica
 - 7. Polinização (III parte): outros aspetos
 - 8. A fase progâmica
 - 9. Fecundação
 - 10. Desenvolvimento da semente e do fruto
 - 11. Dispersão
 - 12. Dormência, quiescência e germinação da semente
- B. Reprodução assexuada nas angiospérmicas
 - 1. Vantagens e desvantagens da reprodução assexuada
 - 2. Tipos de reprodução assexuada
 - 3. Afinidade e compatibilidade em enxertia
 - 4. Multiplicação vegetativa a nível anatómico
 - 5. Quimeras

A. Reprodução sexuada nas angiospérmicas

Última revisão: 24 de março 2026.

1. A sexualidade nas plantas

A descoberta da sexualidade nas plantas

A sexualidade das plantas foi reconhecida e documentada, pela primeira vez e de forma clara, pelo médico e botânico alemão Rudolf Camerarius (1665-1721), num ensaio publicado em 1694, intitulado *De Sexu Plantarum Epistola*. Nesta obra pioneira, Camerarius demonstrou experimentalmente que os estames (órgãos masculinos) e os pistilos (órgãos femininos) das flores são intervenientes essenciais e indispensáveis na reprodução por semente. A aceitação definitiva no meio científico de que as plantas são efetivamente seres sexuados demorou, contudo, mais de um século a sedimentar-se, culminando nas experiências de hibridação conduzidas por outro cientista de língua alemã, o botânico Karl Friedrich von Gaertner (1772-1850) (Vogel, 1996). O processo celular da reprodução sexual só foi devidamente compreendido muito mais tarde, após a descoberta da meiose pelo zoólogo belga Édouard van Beneden (1846-1910), em 1883, e da constatação da duplicação do número de cromossomas no esporófito (em oposição à sua redução no gametófito) pelo botânico francês Léon Guignard (1852-1928), em 1885 (Qiu et al., 2012).

Meiose e fecundação

A **reprodução sexuada** implica invariavelmente o encontro e a fusão de duas células especializadas — os gâmetas ♂ e ♀ —, os quais podem ser provenientes de um mesmo indivíduo (nas espécies monoicas e hermafroditas) ou de dois indivíduos distintos, um produtor de gâmetas ♂ e outro de gâmetas ♀ (nas espécies dioicas). Em oposição, a **reprodução assexuada** ocorre sem fecundação e envolve a produção de sementes apomíticas ou a separação de partes vegetativas de um único indivíduo (e.g., fragmentos de raízes, estolhos, caules e folhas) (v. «Reprodução assexuada»).

Na reprodução sexuada alternam obrigatoriamente dois eventos celulares fundamentais: a **meiose** e a **fecundação**. Consoante o grupo taxonómico em análise, no âmbito do ciclo de vida do organismo, estes dois eventos podem estar muito ou pouco afastados no tempo.

A **meiose** é um processo celular fundamental durante o qual uma célula parental diploide (com $2n$ cromossomas) origina, geralmente, quatro células haploides (com n cromossomas), através de duas divisões celulares sequenciais: (i) reducional e (ii) equacional. É durante a primeira divisão celular — a **divisão reducional** — que se dá a redução efetiva para metade do número de cromossomas homólogos. Nas plantas terrestres, após a **divisão equacional**, as células

resultantes diferenciam-se de imediato em esporos. Por serem obrigatoriamente originários de um processo meiótico, estes esporos botânicos são tecnicamente conhecidos por **meiósporos**.

A **fecundação** é o processo celular simétrico e complementar da meiose: envolve a fusão de duas células sexuais haploides (gâmetas ♂ e ♀), restabelecendo a diploidia através da formação de um **zigoto** diploide ($2n$). Nas 'plantas de esporulação livre' (e.g., fetos e musgos) e na maioria das gimnospérmicas — i.e., nos grupos evolutivamente mais antigos de plantas terrestres —, a meiose e a fecundação estão muito afastadas no tempo. Nas plantas com flor (angiospérmicas), o intervalo temporal entre a meiose e a fecundação tornou-se muito curto. Contudo, a fecundação nas plantas com flor é um processo de uma enorme complexidade estrutural porque envolve, como veremos adiante, dois gâmetas ♂, duas células-alvo ♀ e dois eventos distintos de **cariogamia** (fusão de núcleos funcionais), num fenómeno exclusivo designado por dupla fecundação.

Todas as plantas terrestres partilham um ciclo de vida **haplodiplonte**, uma estratégia reprodutiva adquirida quando os seus ancestrais algais invadiram a *terra firma* no final do período Câmbrico/início do Ordovícico. Nos seres haplodiplontes alternam obrigatoriamente duas gerações multicelulares distintas, designadas por gametófito e esporófito (v. «Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'»):

- O **gametófito** é a fase haploide (n) e produz gâmetas (n) por mitose;
- O **esporófito** é a fase diploide ($2n$) e origina esporos haploides (n) através da meiose (Figura 316-C).

Etapas da reprodução sexual

A biologia da reprodução sexual nas plantas terrestres comporta cinco grandes processos sequenciais:

1. **Esporogénese:** formação dos esporos por meiose;
2. **Gametogénese:** diferenciação dos gâmetas por mitose no interior do gametófito;
3. **Movimento dos gâmetas ♂:** transporte físico das células sexuais masculinas até ao recetáculo feminino;
4. **Fecundação:** fusão dos gâmetas e formação do zigoto;
5. **Embriogénese:** desenvolvimento do embrião diploide a partir do zigoto.

Nos grupos basais, os esporos são produzidos no interior de **esporângios** e os gâmetas no interior de **gametângios** multicelulares. Contudo, nas espermatófitas (plantas com semente), ocorreu uma profunda modificação e redução evolutiva da fase gametofítica. Os gametângios estão reduzidos (nas gimnospérmicas) ou completamente ausentes (nas angiospérmicas). Em seu lugar, a reprodução destas plantas avançadas é dominada por três estruturas inovadoras e exclusivas:

- O **pólen** (o microgametófito masculino, móvel e miniaturizado);
- O **primórdio seminal** (que abriga o megagametófito feminino retido na planta-mãe);
- A **semente** (o produto da fecundação).

Consequentemente, processos estruturais e ecológicos como a indução floral, a polinização biótica ou abiótica, a germinação e o crescimento do tubo polínico e a diferenciação dos tecidos da semente são exclusivos deste grupo avançado de plantas terrestres. Adicionalmente, só as angiospérmicas diferenciam flores e frutos.

Este capítulo será integralmente dedicado à reprodução sexual nas angiospérmicas. O estudo da sexualidade das ‘plantas de esporulação livre’ e das gimnospérmicas será abordado no capítulo específico dedicado à diversidade reprodutiva (v. «Ciclos de vida»).

O porquê da sexualidade

A reprodução sexual é uma característica ancestral comum a quase todos os eucariotas — uma plesiomorfia, na terminologia cladística (Lane, 2015). A codificação da informação genética, a maquinaria bioquímica subjacente e as estruturas envolvidas na sexualidade são de uma complexidade extrema e inerentemente «caras» em termos de consumo de matéria e energia celular. Nas espécies alogâmicas — que constituem a maior parte das plantas com flor —, para que o encontro dos sexos tenha sucesso, têm de coincidir no tempo e no espaço condições ambientais perfeitamente adequadas para: a diferenciação das estruturas sexuais, a libertação do pólen (ântese), a maturação dos primórdios seminiais e a presença de agentes polinizadores ativos (no caso da zoofilia). E, antes de tudo o mais, é essencial que os gâmetas sejam viáveis. Seguem-se etapas igualmente suscetíveis a acidentes como a fecundação e a diferenciação e maturação da semente e do fruto. Quando algo corre mal, os indivíduos produzem menos sementes ou falham a reprodução.

Sendo a sexualidade um processo falível e que consome vastos recursos, constata-se, ainda assim, que 99% das espécies de plantas e de animais se reproduzem sexuadamente em algum momento do seu ciclo de vida — este é o chamado **paradoxo do sexo** (Hartfield & Keightley, 2012). A evolução, manutenção e a generalização da reprodução sexual nos eucariotas constituem, por conseguinte, uma das questões de investigação fundamental mais debatidas da biologia evolutiva contemporânea.

A principal explicação evolutiva da sexualidade tem como ponto de partida a constatação de que a vida coloniza um mundo ambientalmente heterogéneo e em permanente mudança.

Consequentemente, a capacidade de mudar (a nível genético) e de evoluir é um pressuposto absoluto para a sobrevivência a longo prazo de qualquer linhagem de organismos. Sem variação genética, não há adaptação nem evolução — a variação genética é a «matéria-prima» do processo evolutivo. De acordo com a **hipótese da variação e seleção** (*variation and selection hypothesis*), a sexualidade evoluiu (possivelmente uma única vez) a partir de organismos ancestrais assexuais, persistiu e disseminou-se universalmente porque incrementa drasticamente a variação genética através da recombinação e, por essa via, aumenta as taxas evolutivas e o sucesso adaptativo dos organismos portadores (Kondrashov, 1993). A capacidade de evoluir é uma característica extraordinariamente vantajosa — portanto, a sexualidade é uma estratégia adaptativa de sucesso. A mecânica de como a sexualidade aumenta a variação genética e as suas implicações práticas será abordada no volume II desta obra.

Por outro lado, em teoria e à escala de tempo macroevolutiva, a reprodução exclusivamente assexuada (clonal), além de deprimir a aquisição de nova variação adaptativa (comparando com a reprodução sexual), desemboca numa decadência genética devido à acumulação irreversível e progressiva de mutações deletérias (prejudiciais) nos genomas — um fenómeno letal conhecido na genética populacional como a **catástrofe mutacional** (ou roquete de Muller, *Muller's ratchet*). Teoricamente, esta acumulação ocorre com maior rapidez e intensidade em espécies diploides, com populações pequenas e isoladas — e conduz as linhagens estritamente assexuadas à extinção ao fim de poucas gerações ou milénios.

Aparentemente, nas plantas, o argumento isolado da variação genética clássica e do roquete de Muller é insuficiente para explicar a manutenção predominante da sexualidade. A maioria das plantas assexuais (apomíticas) possui atributos biológicos que lhes permitem "escapar" temporariamente a esta catástrofe mutacional. Por um lado, apresentam elevados níveis de poliploidia (múltiplas cópias do genoma), o que "mascara" o efeito letal das mutações deletérias acumuladas; por outro lado, exibem frequentemente uma **reprodução assexual facultativa** (esporádica), retendo uma taxa ínfima de reprodução sexual. A investigação mostrou que a combinação de poliploidia com raros eventos de sexualidade é, em teoria, suficiente para gerar variação, "limpar" as mutações deletérias e estancar o roquete de Muller (Hojsgaard & Hörandl, 2015).

Se as plantas dispõem de uma via alternativa — a combinação da poliploidia com o sexo esporádico — para se adaptarem a um mundo em permanente mudança, por que razão a meiose (e a sexualidade) é uma característica (quase) constante do seu ciclo de vida? A explicação contemporânea reside, essencialmente, nos **mecanismos de reparação do DNA**. O emparelhamento obrigatório de cromossomas homólogos durante a profase da meiose permite reparar quebras e danos severos no genoma (cujo detalhe molecular não cabe aqui descrever) — um processo rejuvenescedor que a mitose clonal simplesmente não consegue replicar com a mesma eficácia (Hörandl, 2024).

2. Juvenilidade. Indução e diferenciação florais

Nas angiospérmicas, todos os fenómenos relacionados com a reprodução sexual – e.g., a produção de esporos e gâmetas, e a fecundação – decorrem no interior de uma estrutura especializada: a flor. Não há sexo sem flores. A produção de flores, e implicitamente a reprodução sexual, envolve duas importantes transições desenvolvimentais, controladas por redes complexas de genes de regulação:

- Transição da fase juvenil para a fase adulta – aquisição da capacidade de florir à escala do ramo, do sistema de ramos ou da planta como um todo;
- Iniciação floral – passagem de uma condição vegetativa para uma condição reprodutiva à escala do meristema em caules adultos.

Transição da fase juvenil para a fase adulta

A convergência de condições ambientais adequadas nem sempre se traduz na produção imediata de flores, nem tal seria ecologicamente vantajoso. Para que a reprodução sexual tenha sucesso, a planta precisa primeiro desenvolver uma superfície fotossintética suficiente para suportar os pesados custos energéticos da sexualidade, e construir uma arquitetura adequada para atrair polinizadores e dispersar eficientemente os frutos e as sementes maduros. Por outro lado, a floração tem de decorrer numa época favorável do ano, sob condições meteorológicas propícias ao crescimento vegetal e à ação dos vetores de polinização. A juvenilidade e os mecanismos fisiológicos envolvidos na iniciação e na diferenciação floral desempenham aqui um papel crítico no acerto temporal, assim como a dormência das gemas, discutida anteriormente (v. «Quiescência e dormência das gemas»).

Antes de se reproduzirem sexuadamente, as plantas precisam de adquirir a competência para responder positivamente aos estímulos ambientais indutores da floração. As plantas competentes para produzir flores dizem-se **adultas**, e as incapazes de o fazer são designadas por **juvenis**. Recorde-se que o ciclo de vida das plantas foi dividido funcionalmente em duas fases — a fase vegetativa e a fase reprodutiva (ou generativa) (v. «Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário») — exatamente em função desta capacidade de produzir flores. Com o mesmo sentido ontogénico, utilizam-se, respetivamente, as designações **período juvenil ou fase juvenil** (*juvenile phase*) e **período ou fase adulta** (*adult ou mature phase*).

Ao contrário do que acontece genericamente nos animais, a transição da fase juvenil para a fase adulta pode não ocorrer de forma sistémica e generalizada em todo o corpo da planta. Nas espécies lenhosas, o tronco e a parte basal (proximal) da canópia geralmente mantêm-se juvenis, enquanto os ramos distais (na periferia), embora mais jovens em idade absoluta, são fisiologicamente adultos. As plantas ou ramos demonstram frequentemente alterações morfológicas e anatómicas exuberantes ao transitarem de fase. A mais importante de todas, claro, é a diferenciação das flores.

A mudança da forma do limbo das folhas do eucalipto é um exemplo clássico (Figura 139 C). No ponto «Heterofilia» estão elencados outros exemplos análogos. Genericamente, as folhas juvenis tendem a ser mais pequenas, estreitas e com células de maior dimensão. Em algumas espécies são espinhosas (e.g. azinheira; Figura 266 [III.1.1]). As estacas juvenis enraízam com mais facilidade do que as provenientes de secções adultas da canópia. Os gomos dos ramos adultos



Figura III.1.1. Transição da fase juvenil para a fase adulta. Folhas de azinheira juvenis (à esquerda) e adultas (à direita). Folhas com origem na mesma árvore: as juvenis extraídas de ramos epicórmicos e as adultas da parte mais alta da canópia. [Fotografias do autor.]

Em algumas monocotiledóneas de crescimento rápido, o embrião no interior das sementes maduras contém já tecidos em fase adulta. A semente de milho-graúdo, por exemplo, encerra uma verdadeira miniatura da planta adulta, contendo primórdios de folhas e aglomerados de células que darão origem direta às inflorescências ♂ (bandeira) e ♀ (maçaroca imatura) (Beyl & Sharma, 2015). A grande maioria das plantas atravessa, no entanto, um período juvenil mais ou menos prolongado — precisa de atingir um determinado estágio de desenvolvimento mínimo (tamanho ou biomassa) para espoletar a transição fisiológica entre as fases juvenil e adulta (Hanke et al., 2007). Atingido este patamar de maturidade, as plantas ficam recetivas e sensíveis a sinais exógenos (ambientais) indutores da floração e tornam-se, então, capazes de ativar as complexas redes génicas envolvidas na diferenciação das inflorescências e das peças florais. A quebra da

juvenilidade é, assim, essencialmente determinada por fatores endógenos de base genética e fisiológica, cuja mecânica fina ainda é parcialmente compreendida.

A extensão temporal da fase juvenil é extraordinariamente variável. As plantas anuais e bienais quase não têm juvenilidade ou experimentam um período juvenil efêmero (de semanas). Em contrapartida, a juvenilidade nas plantas lenhosas (árvores) propagadas por semente pode ser prolongada, retardando o retorno económico em fruticultura e silvicultura. As oliveiras obtidas por semente, por exemplo, demoram entre 12 e 15 anos para produzir a primeira flor (Bellini, 1993). Nos citrinos, este período de espera reduz-se para 2 a 5 anos. Em contraste, as videiras obtidas por semente transitam para a fase adulta logo no decurso do primeiro ano de crescimento, tipicamente a partir do 6.º a 8.º nó do sarmento (Carmona et al., 2008). Refira-se que, para uma mesma espécie fruteira, quanto mais vigoroso for o genótipo e mais ereta for a ramificação (ortotropia), mais tardia será a entrada em floração. Uma vez atingido o estado adulto, a maior parte das plantas perenes repete ciclos florais anuais (iniciam flores a cada época) até atingir a senescência.

Em agronomia e horticultura, praticam-se várias técnicas para «curto-circuitar» o período juvenil. Nas plantas lenhosas obtidas por semente, o aparecimento das primeiras flores pode ser ligeiramente antecipado ao estimular ativamente o crescimento vegetativo inicial, uma vez que frequentemente é necessário atingir um número mínimo de nós para que a diferenciação floral seja possível (Zimmerman, 1972). Contudo, a enxertia com garfos ou borbulhas provenientes de ramos garantidamente adultos (retirados de árvores em produção) é a técnica mais eficaz de antecipação da fase adulta e da entrada em frutificação. Os porta-enxertos de vigor fraco (ananicantes), amplamente utilizados na multiplicação clonal de espécies frutícolas, amplificam fortemente este efeito de precocidade.

Indução, iniciação e diferenciação florais

Clarificação de conceitos

A conversão ontogénica dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos nos ramos adultos é um processo contínuo, mas que se divide funcional e morfológicamente em três etapas clássicas: (i) indução floral, (ii) iniciação floral e (iii) diferenciação floral (Figuras 267 e 268; Figuras III.1.1. e III.1.2).

Com a **indução floral** (*flower induction*), o meristema apical, embora mantenha por enquanto uma aparência puramente vegetativa, experiencia profundas alterações da expressão génica e torna-se competente para transitar para uma condição reprodutiva sem necessitar de estímulos ambientais adicionais (como se um "interruptor" molecular tivesse sido acionado). A indução floral é um fenómeno primariamente fisiológico, frequentemente reversível numa fase inicial, sem uma tradução morfológica visível a nível celular meristemático e, por isso, muito difícil de detetar experimentalmente. No morangueiro, contudo, é possível detetá-la porque a indução floral coincide

com um aumento brusco da taxa de emissão de novas folhas, um fenómeno que pode ser monitorizado macroscopicamente no campo (Durner, 2013).

Durante a **iniciação floral** (*flower initiation*), verifica-se a conversão histológica, agora irreversível, dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos. Esta etapa já é detetável por observação microscópica. O alargamento e subsequente **aplanamento** do meristema (perdendo a sua forma cónica), seguido da elevação na forma de uma abóbada ou cúpula (*dome shape*), constitui o primeiro sinal morfológico inquestionável da iniciação floral. A partir do momento preciso em que os primórdios das estruturas reprodutivas (e.g., as primeiras sépalas) se tornam morfológicamente visíveis ao microscópio eletrónico ou à lupa binocular, o processo passa a designar-se estritamente por **diferenciação floral** (*flower differentiation*).

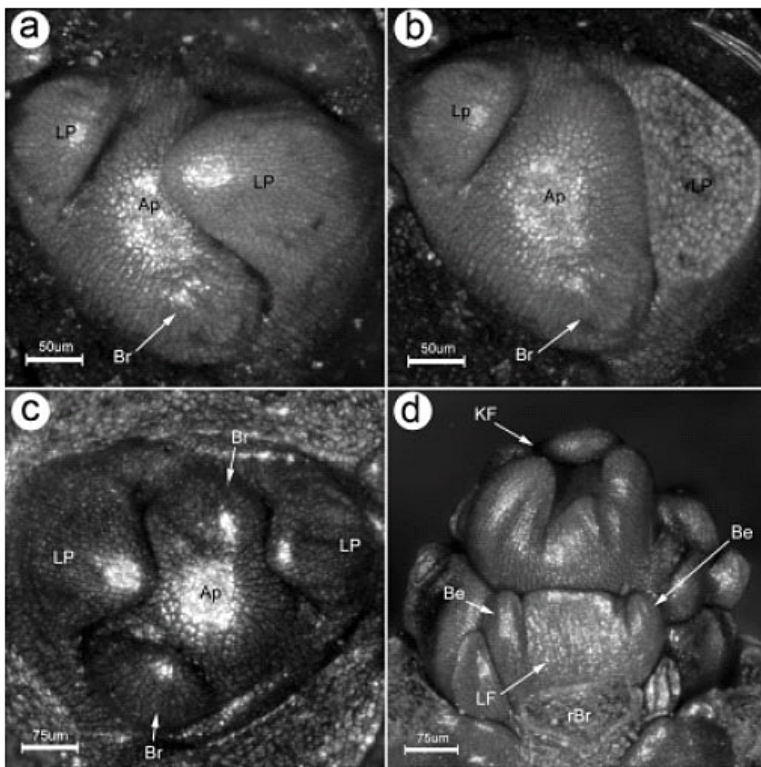


Figura III.1.1. Iniciação e diferenciação florais em macieira. A e B) Ápex do meristema alargado (em forma de domo) ladeado por dois primórdios foliares, com uma bráctea a assinalar a iniciação do meristema da inflorescência. **C)** Continuação da iniciação de brácteas. **D)** Diferenciação da flor terminal que se encontra num estágio de desenvolvimento mais avançado do que as flores laterais. Legenda: Ap – ápex, Be – bractéola, Br – bráctea, KF – flor terminal (flor-rei), LF – flor lateral, LP – primórdio foliar, Pe – pétala, r – órgão removido para facilitar a observação, Se – sépala, St – estame. [Extraído de Dadpour et al. (2008).]

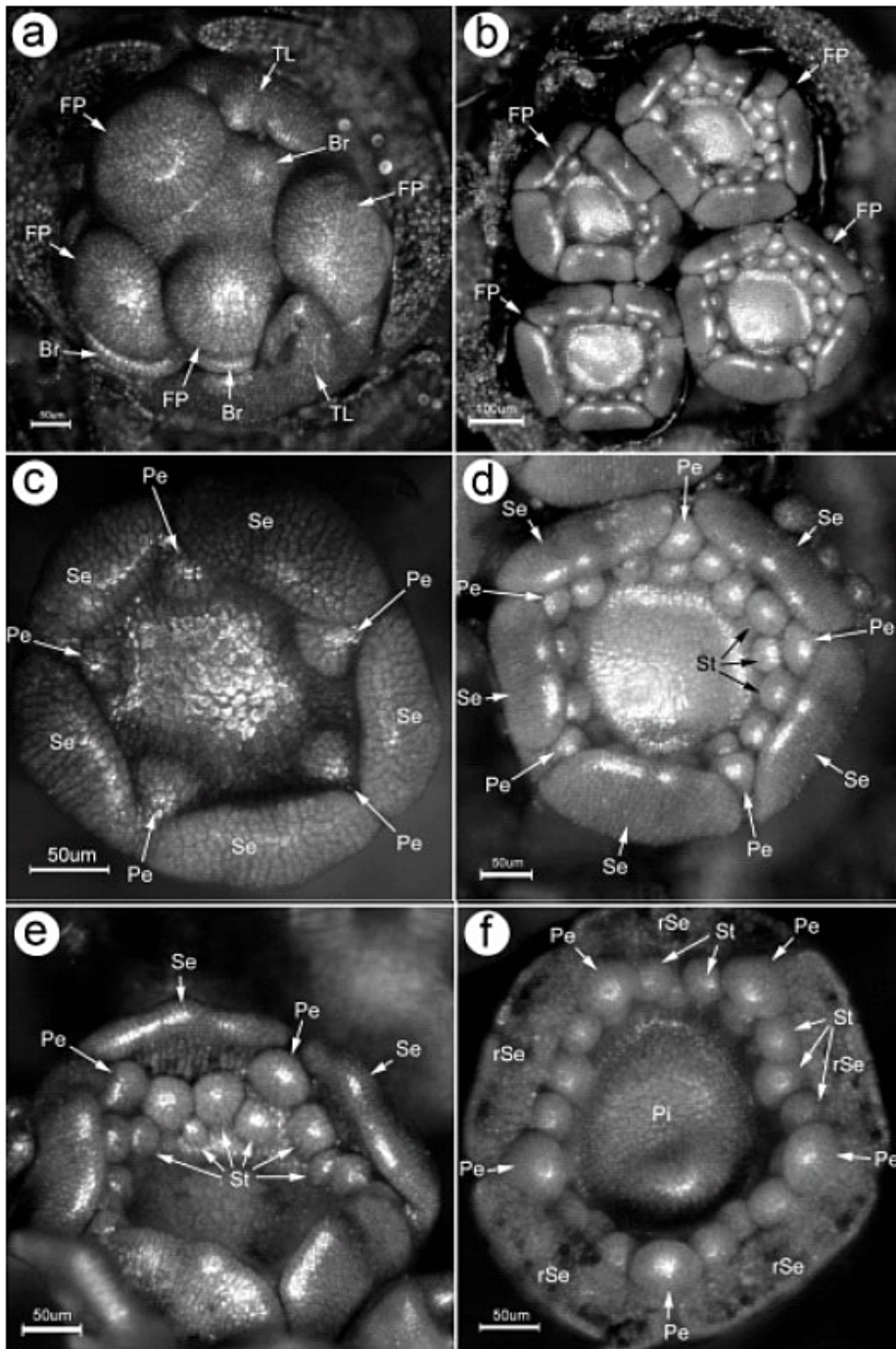


Figura III.1.2. Diferenciação floral em *Prunus cerasus* (Rosaceae). Regra de Hofmeister. **A)** Iniciação das flores na axila de brácteas. **B)** Diferenciação dos órgãos florais em 4 flores. **C)** Diferenciação de uma flor de acordo com regra de Hofmeister, com as pétalas a diferenciarem-se entre as sépala. **D)** Androceu formado por dentro do perianto. **E)** Imagem oblíqua da amostra retratada na figura anterior, que mostra os estames organizados em dois verticilos. **F)** Diferenciação do gineceu no centro do primórdio floral. Legenda: Br - bráctea, FP - primórdio floral, Pe - pétala, Pi - pistilo, r - órgão removido, Se - sépala, St - estame, TL - folha de transição. [Extraído de Dadpour et al. (2008).]

Regra de Hoffmeister

A nível ontogénico, os meristemas reprodutivos começam, frequentemente, por diferenciar a arquitetura base da inflorescência; designam-se, nessa fase, por **meristemas da inflorescência**. Em seguida, acomodam-se e diferenciam-se os verdadeiros **meristemas florais** na axila das folhas reduzidas previamente diferenciadas no eixo da inflorescência, i.e., na axila das brácteas (as quais, por perda evolutiva, nem sempre estão presentes na estrutura final madura).

A diferenciação sequencial das **peças florais** concêntricas (sépalas, pétalas, estames e carpelos) começa sempre do exterior para o interior (desenvolvimento centrípeto), iniciando-se no cálice e terminando no gineceu. Esta ontogenia segue, de forma quase universal, a **regra de Hofmeister** (Ronse De Craene, 2010): os novos primórdios celulares, de qualquer uma das peças dos verticilos da flor (cálice, corola, androceu e gineceu), formam-se fisicamente nos espaços vazios mais amplos disponíveis entre os primórdios mais próximos que já se encontram diferenciados no meristema (Figura 268; Figura III.1.2.). Por conseguinte, do ponto de vista mecânico e topográfico, a primeira sépala costuma emergir no espaço mais distante da bráctea que axila a flor e, nas flores de simetria cíclica, os primórdios das pétalas surgem a alternar espacialmente com as sépalas, enquanto os primórdios dos estames surgem a alternar com as pétalas, maximizando o espaço disponível.

Estímulos exógenos da floração

Tipos de regulação exógena

Algumas espécies, como o tomateiro, o feijoeiro-comum, muitas gramíneas anuais (e.g., a *Poa annua*), o cacauero e a videira atingem um determinado grau de desenvolvimento — mensurável pela contagem do número de nós ou folhas produzidas — e diferenciam flores. O tomateiro é uma planta perene e, partindo do princípio de que sobrevive ao frio invernal e à pressão das doenças, frutifica vigorosamente durante vários anos. De modo análogo, algumas cultivares de cacauero produzem flores de forma virtualmente contínua ao longo do ano no clima equatorial (Niemenak et al., 2010), sofrendo apenas uma redução na intensidade da floração quando uma grande massa de frutos em desenvolvimento entra em forte competição pelos fotoassimilados com os novos meristemas (Valle et al., 1990).

Embora a videira-europeia (*Vitis vinifera*) não necessite de um fotoperíodo específico ou de vernalização para diferenciar flores (dependendo, sobretudo, da forte exposição à luz e de temperaturas adequadas no ciclo anterior), nas regiões extratropicais a dormência invernal imposta pelo frio e pela redução dos dias acerta e sincroniza as datas de floração com a primavera (Vasconcelos et al., 2009). Se cultivada nos trópicos (onde não é forçada pela meteorologia a entrar em endodormência nem perde a folha), a floração e a frutificação são induzidas e concentradas artificialmente em duas ou três épocas específicas do ano. Isto consegue-se com recurso a reguladores de crescimento, podas severas e regas criteriosas, permitindo ajustar a colheita em função da procura de mercado e dos riscos fitossanitários, como a elevada pressão de doenças fúngicas durante a época das chuvas (Camargo et al., 2011; Vasconcelos et al., 2009).

Apesar destas exceções, admite-se que, na esmagadora maioria das plantas, qualquer que seja a sua filogenia ou fisionomia, cumprida a transição para a fase adulta, a iniciação e diferenciação de flores têm uma forte **regulação exógena**, i.e., dependem da interpretação e integração metabólica de estímulos ambientais. Esta regulação ecológica tem por função primária garantir que a floração ocorre apenas num período favorável à reprodução sexual, i.e., com máxima disponibilidade de polinizadores, e em condições meteorológicas adequadas para o desenvolvimento célere e a sobrevivência da flor, da semente e do fruto em maturação (e.g., garantindo a ausência de geadas tardias e assegurando a disponibilidade de água no solo).

O comprimento da noite/dia (fotoperíodo) é o estímulo exógeno indutor da floração mais frequente e fiável para as plantas anuais e bienais extratropicais (Bergonzi & Albani, 2011). O frio (de diferente intensidade e duração), coadjuvado ou não pelo fotoperíodo, tem exatamente o mesmo efeito em muitas plantas perenes. Além do comprimento do dia e do estímulo térmico causado pelas baixas temperaturas, assumem também grande relevância na sinalização e diferenciação de flores em certas plantas perenes e lenhosas a disponibilidade de água no solo (défice hídrico estival), a exposição direta à radiação solar ao nível do ramo ou planta no seu todo, o stress mecânico provocado pela perda de partes vegetativas (e.g., herbivoria ou poda mecânica) e o estatuto nutricional do solo. Na biologia da floração das plantas lenhosas adultas (sobretudo árvores florestais e fruteiras) estão, frequentemente, envolvidas tantas variáveis fisiológicas e ambientais em simultâneo que, em condições de campo, nem sempre se consegue segregar os fatores indutivos exógenos dominantes. Portanto, nem sempre é fácil deslindar com rigor a causa da escassa floração num pomar (e.g., num amendoal no Alentejo).

A complexidade agrava-se no estudo das espécies lenhosas tropicais, em que é excecionalmente difícil determinar se a competência para florir é ou não independente dos fatores climáticos que regulam o abrolhamento vegetativo das gemas e a emissão de novos caules; por este motivo, a bibliografia científica é frequentemente omissa a esse respeito.

Fotoperiodismo

A reação fisiológica das plantas ao comprimento relativo das horas de luz (dia) e de escuridão ininterrupta (noite) designa-se por **fotoperiodismo**. Espécies como o tabaco, a quinoa, o arroz e o algodoeiro só florescem com **dias curtos** (e noites longas). Por oposição, as plantas anuais e bienais extratropicais que se estabelecem vegetativamente no outono, atravessam o inverno na forma de roseta e florescem apenas na primavera são, frequentemente, **plantas de dias longos** (noites curtas); destacam-se aqui o trigo-mole, a cebola, a beterraba, a ervilheira, o espinafre, a alface, bem como a *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), a planta-modelo da biologia molecular de plantas.

Tanto as plantas de dias curtos como as de dias longos podem ser **obrigatórias** (= qualitativas; requerem impreterivelmente um determinado fotoperíodo crítico para iniciar a floração) ou **facultativas** (= quantitativas; florescem de qualquer forma com a idade, embora a entrada em floração seja fortemente acelerada sob um fotoperíodo adequado). Nas espécies de fotoperiodismo facultativo, a sensibilidade ao estímulo do comprimento do dia aumenta progressivamente com o envelhecimento da planta. Espécies como o tomateiro, o pimento, a beringela, o feijoeiro-comum e o pepino são plantas indiferentes ao comprimento do dia (**plantas neutrais**), o que permite

cultivá-las durante todo o ano, quer em estufa, quer ao ar livre, independentemente da latitude geográfica.

O fotoperíodo, muito mais do que a mera autoecologia térmica da planta, controlou e limitou de perto a expansão geográfica histórica de muitas plantas cultivadas. As cultivares sul-americanas de quinoa (com exceção das originárias das altas latitudes do Chile) não produzem sementes ou são pouco produtivas se semeadas nas regiões extratropicais do hemisfério Norte (Bazile et al., 2016). Nestes territórios, o estímulo de dias curtos (com menos de 12 horas de luz) chega demasiado tarde no calendário, o que faz com que a floração ocorra tardiamente e as sementes não consigam amadurecer antes dos primeiros frios outonais (Figura 269; Figura III.1.3). O mesmo fenómeno biológico limitante ocorre nas cultivares tradicionais de origem tropical de soja e de feijão-congo. Para ultrapassar esta intransponível limitação geográfica, os programas de melhoramento tiveram de isolar e seleccionar ativamente mutantes ou cultivares neutrais, indiferentes ao fotoperíodo natural.



Figura III.1.3. Fotoperíodo. Quinoa (*Chenopodium quinoa*, Chenopodiaceae), uma planta de dias curtos, por essa razão, a florir tardiamente, no início do outono, em Trás-os-Montes (Portugal) - não chegará a produzir semente. [Fotografia do autor.]

A **vernalização** pode ser definida como a aquisição ou a aceleração fisiológica da capacidade de florir através da exposição prévia e continuada ao frio (tipicamente temperaturas de 0 - 10 °C). À semelhança do fotoperiodismo, a vernalização pode ser **obrigatória** (e.g., beterraba, cebola, cerejeira e oliveira) ou **facultativa** (e.g., muitas cultivares de cereais de outono-inverno e certas variedades de macieira). As necessidades de vernalização funcionam como um "seguro de vida" ecológico: evitam que as plantas floresçam extemporaneamente num outono excepcionalmente quente, porque, na perspetiva biológica da sobrevivência da planta, a meteorologia outonal e do início de primavera é perigosamente instável e envolve enormes riscos de geadas tardias destrutivas para as flores.

Muitas árvores de fruto temperadas precisam de ser vernalizadas (acumular horas de frio) não apenas para quebrarem a dormência, mas também para induzir a diferenciação de flores perfeitas. A cerejeira tradicional europeia não floresce nos trópicos devido à total ausência deste frio indutor. Da mesma forma, as plantas estritamente bienais têm, obrigatoriamente, de atravessar um período frio — o seu primeiro inverno num estágio puramente vegetativo, dedicado à acumulação de reservas em órgãos perenantes (e.g., bolbos ou raízes tuberosas) — para adquirirem a competência para florir no segundo ano, um processo clássico de vernalização (e.g., cebola e beterraba) (Amasino, 2004). No caso das gramíneas, a sinalização é igualmente ditada pela origem geográfica: enquanto as gramíneas tropicais florescem, regra geral, em resposta a fotoperíodos de dias curtos, muitas gramíneas extratropicais (e.g., cereais de inverno) necessitam de acumular frio invernal, de experienciar a transição para dias longos primaveris, ou exigem mesmo uma complexa articulação sequencial de ambos os fatores ambientais para iniciarem a floração (Trevaskis et al., 2007).

Os centeios tradicionais, por exemplo, necessitam de acumular cerca de 6 semanas de frio contínuo (Friend, 1965). As cultivares de trigo-mole são classificadas em dois grandes tipos fenológicos: **trigos de outono-inverno** e **trigos de primavera**. As cultivares de inverno precisam, obrigatoriamente, da acumulação de horas de frio para florescerem ou para florescerem de forma adequada e produtiva — exigindo desde menos de 2 semanas até mais de 1 mês expostas a 0-5 °C (temperatura medida à superfície do solo), ou a temperaturas um tanto superiores nas cultivares selecionadas para climas mais amenos (Crofts, 1989). Consoante a exigência térmica específica da cultivar, as plantas de trigo-mole de outono-inverno que não sejam devidamente vernalizadas (semeadas tardiamente ou sujeitas a invernos quentes) sofrem um atraso severo na data de floração, florescem de forma irregular (comprometendo a colheita), ou falham mesmo o espigamento no primeiro ano, precisando de mais um ano para concluir o ciclo de vida. Pelo contrário, os chamados trigos de primavera (semeados no fim do inverno em climas muito rigorosos onde as plântulas de outono morreriam sob a neve) produzem sem vernalização prévia. Em ambos os grupos funcionais de trigo-mole, contudo, o prolongamento das horas de luz primaveril (dias longos) tem um efeito favorável e acelerador na iniciação das flores. No clima mediterrânico (com invernos relativamente amenos e curtos), a transição irreversível do meristema vegetativo para o estado de meristema de inflorescência nos cereais semeados no outono ocorre no final do inverno/início da primavera. É por esta causa fenológica que as adubações azotadas de cobertura devem ser aplicadas no final de fevereiro ou início de março para estimular a diferenciação de espiguetas e flores.

Surpreendentemente, a biologia molecular mostrou que os sistemas de quantificação endógena da acumulação de frio na regulação da vernalização e na quebra da dormência invernal das gemas (v. «Quiescência e dormência das gemas»), embora tenham evoluído de forma independente mais de uma vez na história das plantas, partilham similaridades assinaláveis tanto na genética subjacente como na mecânica fisiológica (Amasino, 2004).

Outros estímulos exógenos da floração

Vejamos agora outros exemplos marcantes de estímulos exógenos, frequentemente complexos, que desencadeiam a floração em arbustos e árvores dicotiledóneas.

Na mangueira (cultura tipicamente tropical), a iniciação floral é impulsionada por um frio moderado noturno complementado com uma severa escassez de água no solo, duas características climáticas-chave da estação seca das regiões tropicais monçónicas asiáticas onde a espécie originalmente evoluiu. O cafeeiro (*Coffea arabica*) diferencia flores em resposta a dias curtos; contudo, nos trópicos perto do Equador, o fotoperíodo é permanentemente indutivo devido aos dias constantes, em torno das 12 horas. Para o cafeeiro, a diferenciação floral intensifica-se e sincroniza-se com a chegada da estação seca, momento em que a temperatura ambiente desce e se verifica um *stress* moderado de falta de água no solo (Majerowicz & Söndahl, 2005). Podas violentas em verde e a desfoliação artificial promovem a rápida iniciação de novas flores e viabilizam produções fora de época na goiabeira e na anona-cherimola (Soler & Cuevas, 2008).

Ao nível da arquitetura da canópia, a exposição física e direta à luz solar incidente dos ramos (e das respetivas gemas dormentes) favorece a diferenciação de flores na videira-europeia e na generalidade das árvores de fruto de folha caduca temperadas. Esta é uma adaptação que evita a custosa produção de flores e frutos em regiões muito profundas e sombrias da canópia, distantes dos centros de produção ativa de fotoassimilados (folhas ativas da periferia da copa), onde não chega o sol, é maior a susceptibilidade a doenças, e mais difícil o acesso aos animais polinizadores ou dispersores dos frutos. A poda de inverno e em verde (despampa), ao permitir o arejamento e a penetração de luz no interior da canópia, tem inevitavelmente um efeito favorável na diferenciação de flores. Adicionalmente, o aumento moderado da disponibilidade de azoto reduzido ao nível das raízes, sobretudo da fração amoniacal, tem também, em algumas espécies comerciais, um efeito fisiológico positivo na iniciação floral.

No domínio da ecologia do fogo, alguns **pirófitos** (plantas morfológica- e fisiologicamente adaptadas à perturbação pelo fogo) evidenciam uma **floração estimulada pelo fogo** (*fire-stimulated flowering*). A justificação evolutiva deste rápido e vigoroso incremento do investimento reprodutivo após a passagem das chamas reside no efeito efémero, mas no interesse dos pirófitos, que o fogo exerce no ecossistema. O fogo resulta numa libertação massiva de nutrientes antes sequestrados na biomassa lenhosa (sob a forma de cinzas), elimina a concorrência arbustiva e arbórea, aumenta a disponibilidade de luz direta, facilita a dispersão pelo vento de sementes pequenas e maximiza o recrutamento das plântulas e dos insetos polinizadores sobreviventes nos espaços abertos pelo fogo (Agbeshie et al., 2022; Lamont et al., 2019). Várias espécies nativas da flora ibérica e portuguesa reagem positivamente ao fogo com a rápida emissão de mais flores do que nos anos sem fogo, como é o caso das plantas bulbosas *Urginea maritima* (cebola-albarrã, Asparagaceae) e de muitos narcisos silvestres (*Narcissus* spp., Amaryllidaceae).

Cronologia da diferenciação de flores

A cronologia fenológica da sexualidade vegetal varia imenso. Na esmagadora maioria das árvores de fruto extratropicais, a diferenciação histológica das flores no interior das gemas tem início nos meses de maio-junho do hemisfério Norte (quase um ano antes da floração), prolongando-se de forma lenta e microscópica durante toda a época de repouso vegetativo outono-invernal; a indução é anterior à iniciação floral um a dois meses. A esporogénese e a maturação dos gâmetas (no pólen e no saco embrionário maduros) sucedem-se num curto espaço de semanas ou dias que decorrem desde um pouco antes do abrolhamento até à ântese.

A diferenciação sequencial das inflorescências e das flores individuais nas árvores não é um fenómeno simultâneo. Na viticultura, por exemplo, a indução floral dos sarmentos da videira ocorre em março ou abril, e os primórdios incipientes das inflorescências diferenciam-se no interior da gema dormente ainda durante o mês de maio; a maior parte das flores do cacho forma-se somente no início da primavera do ano seguinte, sensivelmente na altura em que ocorrem o "choro" e o abrolhamento foliar, pelo mês de março (Magalhães, 2008).

À escala do indivíduo-planta, a diferenciação de flores não é simultânea em todas as gemas florais ou mistas espalhadas pela canópia. Por exemplo, na macieira, as vigorosas gemas mistas localizadas em posição apical diferenciam as suas partes florais cerca de 4 a 6 semanas antes das gemas mistas axilares dos ramos mais longos (Nyeki & Soltés, 1996). De notar que todas estas datas de referência fenológica se aplicam unicamente às latitudes do hemisfério Norte; nas regiões frutícolas idênticas do hemisfério Sul (como no Chile ou na África do Sul), aplica-se um desfasamento de 6 meses.

Nas vastas regiões caracterizadas por variações sazonais bem delineadas da temperatura ambiente e/ou da pluviosidade (zonas temperadas e secas), as plantas tendem a apresentar épocas fenológicas de floração previsíveis e, implicitamente, de iniciação e diferenciação de flores que, necessariamente, variam de espécie para espécie. Em contraste, a crónica ausência (ou a diluição e escassez) de sinais ambientais térmicos e hídricos ao longo do ano ajuda a explicar a notória descoordenação e irregularidade interanual dos períodos de crescimento vegetativo, de queda das folhas, ou mesmo dos episódios de floração nas densas e sombrias **florestas pluviais equatoriais**.

Este desencontro temporal pode ocorrer de forma aleatória entre dezenas de árvores adultas vizinhas coespecíficas, ou até mesmo entre grandes pernadas e diferentes ramos de um único indivíduo (assincronia de partes da copa). A periodicidade da floração nas grandes árvores dos trópicos húmidos pode, inclusivamente e de forma contraintuitiva, processar-se em ciclos de período muito superior ou muito inferior a um ano civil. Mas é necessário sublinhar, não obstante a aparente imprevisibilidade da floração e da frutificação nas regiões equatoriais hiper-húmidas, que coexistem numerosas espécies herbáceas e lenhosas com ciclos anuais precisos. Como foi extensamente referido e discutido no ponto «Repouso e crescimento vegetativos nos trópicos», em múltiplas espécies lenhosas de ótimo equatorial, a subtil, mas mensurável, variação da intensidade da radiação luminosa (ou um breve dessecamento sazonal) controla o crescimento vegetativo e, eventualmente, regula e concentra as datas de floração e os fenómenos que a precedem.

3. Esporogénese e gametogénese

Microsporogénese e microgametogénese

Estames com 4 **sacos polínicos (tetrasporangiaados)**, 2 sacos por **teca**, é uma condição ancestral nas angiospérmicas. Secundariamente, algumas famílias têm apenas uma teca com dois sacos polínicos (e.g., Cannaceae, e Malvoideae e Bombacoideae, Malvaceae).

Os sacos polínicos são interpretados como **esporângios ♂ (microsporângios)** porque é no seu interior que se desenrola a **microsporogénese**, i.e., a formação dos **esporos ♂ (micrósporos)**. Cada **microsporócito** (ou célula-mãe dos micrósporos ou do pólen; *microsporocyte*) sofre uma meiose e dá origem a quatro micrósporos (*microspores*), todos eles funcionalmente férteis. O microsporócito é diploide (2n) e os micrósporos haploides (n). Após a divisão meiótica, os micrósporos permanecem temporariamente aglomerados em tétradas (grupos de quatro). Tanto os microsporócitos como os grãos de pólen imaturos são, durante esta fase de desenvolvimento, ativamente nutridos por um tecido glandular e especializado — o **tapetum** —, que reveste a parede interna do lóculo do saco polínico (v. «Estrutura e função dos estames»).

Do ponto de vista ontogénico, um grão de pólen uninucleado corresponde exatamente a um micrósporo maduro. Embora os grãos de pólen se dispersem maioritariamente individualizados (mónadas), na família Ericaceae são libertados nas tétradas originais; nalgumas famílias, em grupos de dois (díadas); e, nas orquídeas e nas asclepiadáceas, aglutinados em massas compactas (**polínias**).

As plantas produzem uma quantidade de pólen muito superior ao número de primórdios seminiais disponíveis, por razões evolutivos análogos aos que levam os animais a produzir mais espermatozoides do que óvulos: (i) sendo o pólen a estrutura móvel e os estigmas alvos físicos minúsculos, a probabilidade do encontro dos sexos está positivamente correlacionada com a abundância de grãos libertados; (ii) a seleção rigorosa de gâmetas ♂ geneticamente superiores processa-se através de uma intensa competição entre os tubos polínicos no seu trajeto em direção aos primórdios seminiais (v. «Competição do pólen. Seleção de gâmetas»).

A **microgametogénese** (diferenciação do microgametófito) nas angiospérmicas sofreu uma redução evolutiva extrema, resumindo-se a apenas duas divisões celulares. Consequentemente, o microgametófito maduro (gametófito ♂) é constituído por apenas três células (Figura 270; Figura

III.1.4). Num primeiro passo, o micrósporo haploide, já protegido no interior de um invólucro resistente de esporopolenina em formação, sofre uma mitose assimétrica, originando duas células (também haploides): a **célula generativa** (*generative cell*) e a **célula vegetativa** (ou célula do tubo; *vegetative cell*), sendo esta última de dimensões consideravelmente superiores.

Em cerca de 70% das angiospérmicas, o pólen é libertado da antera ainda sexualmente imaturo, contendo apenas estas duas células (pólen bicelular). Nos restantes 30% das espécies, o pólen é libertado já com três células (pólen triclular), dado que a célula generativa se divide mitoticamente ainda no interior da antera, dando origem a duas **células espermáticas (gâmetas ♂)** (Williams et al., 2014). Nos grãos de pólen libertados no estado bicelular, a divisão final da célula generativa ocorrerá mais tarde, durante o alongamento e a progressão do tubo polínico no interior do estilete da planta recetora. Independentemente do momento anatómico em que esta divisão ocorre, as células espermáticas acabam sempre por ser englobadas e transportadas no interior do citoplasma da célula vegetativa.

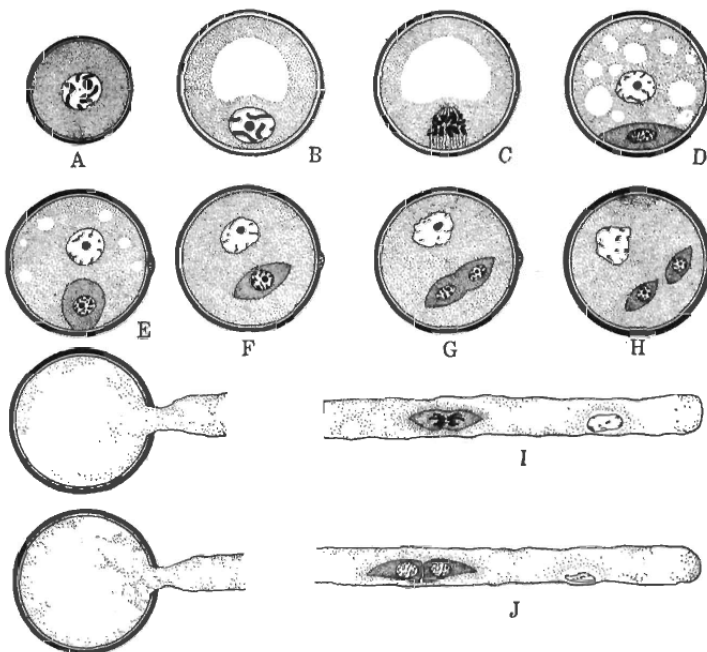


Figura III.1.4 Microgametogênese. a) micrósporo maduro (grão de pólen uninucleado); b-c) estádios preparatórios da mitose do micrósporo; d) estádio de 2 células: célula vegetativa (em cima) e generativa (em baixo); e-f) célula generativa destaca-se da parede e integra-se no citoplasma da célula vegetativa; g-h) divisão da célula generativa e diferenciação dos gâmetas numa espécie de pólen triclular; i- j) divisão da célula generativa no interior do tubo polínico numa espécie de pólen bicelular. [Maheshwari (1950).]

Megasporogénese e megagametogénese

Nas angiospérmicas, uma célula do nucelo, por regra, localizada na camada imediatamente inferior à epiderme do primórdio seminal imaturo, diferencia-se numa célula esporogénica primária, conhecida como **célula arquesporial** (*archesporial cell*). Esta célula distingue-se facilmente das restantes pelo seu tamanho, pelo citoplasma mais denso e pelo núcleo marcadamente proeminente.

Nas espécies com primórdios seminais tenuinucelados, a célula arquesporial alonga-se e polariza-se longitudinalmente, dando origem a um **megasporócito** (ou **célula-mãe dos megásporos**, *megasporocyte*) (Simpson, 2019). Nas angiospérmicas crassinuceladas, a célula arquesporial sofre primeiro uma mitose: a célula-filha situada no polo calazal (mais interno, oposto ao micrópilo) converte-se num megasporócito, enquanto a célula-filha mais externa se diferencia na chamada **célula parietal**. A proliferação da célula parietal adiciona camadas de células ao nucelo, formando-se, assim, um primórdio crassinucelado (Simpson, 2019). Esta proliferação não ocorre nos primórdios tenuinucelados.

Durante a **megasporogénese**, o megasporócito gera, por meiose, quatro **megásporos** haploides. O destino destes quatro megásporos é variável; geralmente, apenas o **megásporo calazal** sobrevive, degenerando os restantes três (Figura 271-C; Figura III.1.5-C). Apenas três mitoses separam o **megásporo funcional** do megagametófito maduro. Estão descritas mais de dez sequências de desenvolvimento do **saco embrionário** (gametófito ♀ ou megagametófito), i.e., de tipos de **megagametogénese** nas angiospérmicas (Figura 271; Figura III.1.5-C).

Como se referiu na secção «Primórdio seminal», mais de 70% das angiospérmicas apresentam um saco embrionário do tipo *Polygonum*, constituído por oito núcleos haploides e sete células (Figura 190, Figura 271-j; Figura III.1.5-j):

- Uma oosfera (gâmeta ♀, propriamente dito);
- Duas sinérgidas;
- Uma célula central cenocítica com dois núcleos polares);
- Três antípodas.

Nas angiospérmicas basais, o megagametófito possui apenas quatro células e quatro núcleos, uma condição interpretada evolutivamente como ancestral (Friedman & Williams, 2004). As outras variantes morfológicas descritas na bibliografia constituem elaborações evolutivas posteriores do saco embrionário tipo *Polygonum*, cujo detalhe ontogénico não cabe aqui desenvolver.

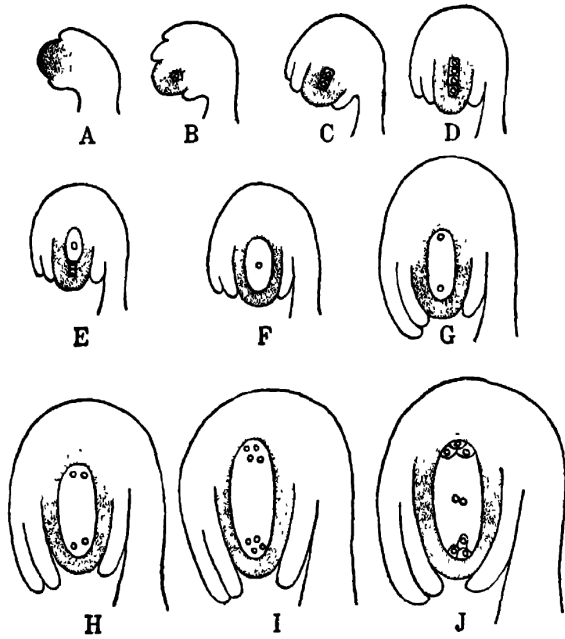


Figura III.1.5. Megasporogénese e megametogénese. Representação muito simplificada da diferenciação do saco embrionário tipo *Polygonum* no interior de um ovário. a-b) diferenciação do megasporócito; c-d) meiose do megasporócito; e-f) degeneração de 3 megásporos e sobrevivência do megásporo calazal; g-i) diferenciação do saco embrionário; j) saco embrionário tipo *Polygonum* maduro. [Holman & Robbins (1939).]

4. Sistemas de reprodução

Definição de sistema de reprodução

Sob a designação lata de **sistema de reprodução**, discutem-se em seguida os aspetos biológicos da expressão sexual (sistemas sexuais) e os sistemas de cruzamento, tendo por referência as plantas com flor. Na bibliografia especializada, os sistemas de reprodução são abordados com vários níveis de detalhe e explicitados através de uma nomenclatura especializada que, infelizmente, nem sempre é aplicada de forma consistente.

Sistemas sexuais

O **sistema sexual** (*sexual system*) expressa a distribuição morfológica dos órgãos sexuais ao nível do indivíduo (planta), da população ou da cultivar (nas espécies domesticadas). No Quadro 43 estão resumidos os sistemas sexuais considerados por Cruden e Lloyd (1995) para o grande clado das plantas terrestres.

Grosso modo, cerca de 70% das espécies de angiospérmicas são homoicas (flores hermafroditas), 20% são monoicas e apenas 10% são estritamente dioicas (Geber et al., 1999). A monoicia e a dioicia evoluíram de forma independente em muitos e diversos grupos de plantas ancestralmente homoicas (Figuras 272 e 273; Figuras III.1.6 e III.1.7). Admite-se, com forte suporte filogenético, que uma etapa evolutiva intermédia de flores unissexuais na mesma planta (monoicia) precedeu, na grande maioria dos casos, a evolução final para a separação total dos sexos em plantas distintas (dioicia) (Cronk, 2022).

QUADRO 43. Sistemas sexuais das plantas terrestres (adaptado de Cruden & Lloyd, 1995).

| Prefixo | Homoicia | Monoicia | Dioicia |
|-------------|---------------------------|---------------------------------------|---|
| Sem prefixo | Homoicia: [f. hermaf.] | Monoicia: [f. ♂ + f. ♀] | Dioicia: [f. ♂] + [f. ♀] |
| Andro- | — | Andromonoicia: [f. ♂ + f. hermaf.] | Androdioicia: [f. ♂] + [f. hermaf.] ou [f. ♂] + [f. ♂ + f. ♀] |
| Gino- | — | Ginomonocia: [f. ♀ + f. hermaf.] | Ginodioicia*: [f. ♀] + [f. hermaf.] ou [f. ♀] + [f. ♂ + f. ♀] |

| Prefixo | Homoiccia | Monoiccia | Dioiccia |
|---------|-----------|---|---|
| Tri- | — | Trimonoiccia: [f. ♂ + f. ♀ + f. hermaf.] | Tridioiccia*: [f. ♂] + [f. ♀] + [f. hermaf.] ou . ♂] + [f. ♀] + [f. ♂ + f. ♀] |



comum designar

Figura III.1.6.

Sistemas sexuais. Dioiccia em *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). **A)** e **B)** flor ♂, n.b.: antóforo (indicado por uma seta). **C)** e **D)** flor ♀ com cinco estiletos livres. [Bragança; fotografias do autor.]



Figura III.1.7. Sistemas sexuais.

Monoicia em banana-da-terra (*Musa × paradisiaca*, Musaceae). N.b.: frutos em formação e flores ♂ na axila de grandes brácteas na extremidade distal (em baixo) da inflorescência. [Gabú, Guiné-Bissau; fotografia do autor.]

Existe uma forte associação ecológica entre a polinização abiótica (pelo vento e pela água) e a dioicia e monoicia. Uma vez que muitas destas espécies produzem imensas massas de pólen (em particular as anemófilas), a separação espacial (monoicia) e a separação temporal (dicogamia) dos sexos reduzem drasticamente os riscos de geitonogamia (Friedman & Barrett, 2009; Renner & Ricklefs, 1995). A argumentação evolutiva para esta correlação pode ser enriquecida com uma componente puramente biomecânica: a dispersão eficiente do pólen pelo vento requer estames

compridos e flexíveis, enquanto a captura desse pólen exige estigmas igualmente longos e expostos; numa flor hermafrodita, estas duas estruturas tão proeminentes correm o sério risco de interferir fisicamente entre si. A razão de ser evolutiva detalhada da anemofilia está discutida no ponto «Polinização abiótica».

A monoícia e a dioícia têm uma expressão manifestamente superior em ambientes extremos — locais demasiado secos (desertos e semidesertos), frios (flora alpina e de tundra), salinos (estuários e sistemas lagunares), pobres em nutrientes (flora ultrabásica), húmidos (flora aquática dulçaquícola e marinha) ou isolados (ilhas) —, onde estas estratégias parecem conferir mais vantagens adaptativas do que em condições ambientais benignas para a vida vegetal (Renner & Ricklefs, 1995). Esta associação a ambientes extremos é particularmente evidente nas plantas aquáticas, sendo muito mais frequente nas espécies permanentemente submersas (de polinização hidrófila) do que nas espécies com flores emergentes (Philbrick & Les, 1996).

A promoção forçada da diversidade genética — crítica na adaptação e na persistência em condições extremas e instáveis — é apontada como a causa maior da evolução para a monoícia e a dioícia. Apesar disso, a monoícia e a dioícia são globalmente menos frequentes do que a homoícia (hermafroditismo) porque envolvem custos reprodutivos e energéticos elevadíssimos para a população, pela simples razão de que uma parte significativa dos indivíduos (na dioícia) ou das flores de uma planta (na monoícia) são estritamente σ e, portanto, nunca produzirá semente.

Para contornar este desperdício de recursos, outras formas de expressão sexual evoluíram para reduzir os custos da monoícia e da dioícia estritas, mantendo níveis aceitáveis e intermédios de alogamia, são um exemplo das diversas variantes da **poligamia** (a coexistência de flores hermafroditas e flores unissexuais no mesmo indivíduo ou população; Quadro 43), uma condição surpreendentemente frequente na natureza. Veremos, mais adiante, que as angiospérmicas desenvolveram muitos outros mecanismos morfológicos e genéticos alternativos para promover a alogamia sem terem de incorrer nos custos severos da monoícia e da dioícia estruturais.

Os sistemas sexuais são particularmente diversos e plásticos na família das cucurbitáceas (Zhang et al., 2006). A expressão dos sete sistemas sexuais distintos identificados nesta família resulta de uma complexa interação entre a genética da planta e os fatores ambientais (luz e temperatura). As cucurbitáceas cultivadas demonstram perfeitamente a complexidade da sexualidade desta família de trepadeiras herbáceas. A melancia e muitas abóboras cultivadas (*Cucurbita* spp.) são tipicamente monoicas. Contudo, os pepinos podem ser monoicos ou apresentar linhagens exclusivamente ♀ (plantas **ginoicas**). Agronomicamente, as cultivares ginoicas são substancialmente mais produtivas porque têm o potencial de vingar um pepino por cada flor; em contrapartida, por suportarem uma carga de frutos tão grande, exigem solos muito férteis, rega abundante e a plantação consociada de cultivares polinizadoras (com flores σ).

A maioria das cultivares comerciais de meloeiro, por seu turno, é andromonoica ou trimonoica. Fenologicamente, as primeiras flores emitidas no eixo principal do meloeiro são sempre σ ; as flores ♀ e/ou hermafroditas diferenciam-se mais tarde, nos ramos laterais secundários ou terciários. Por esta razão, o ramo primário é geralmente podado precocemente ("capado", na gíria agronómica) logo acima da segunda folha verdadeira; esta operação cultural visa forçar e acelerar a ramificação lateral para induzir o aparecimento antecipado de flores ♀ ou hermafroditas,

aumentando a produção precoce de frutos.

No ponto «Coevolução polinizador animal-planta polinizada» mostra-se que a figueira cultivada (*Ficus carica*) é uma espécie funcionalmente ginodioica, possuindo cultivares constituídas por indivíduos que atuam exclusivamente como ♀ (cultivares edíveis ou figueiras mansas) e indivíduos com síconos portadores de flores ♀ e ♂ (caprifigos). São também ginodioicos alguns tomilhos ibéricos (*Thymus* spp., Lamiaceae). A **androdioicia** (coexistência de plantas hermafroditas com plantas estritamente masculinas) é muito mais rara na natureza do que a ginodioicia, estando documentada em alguns espargos silvestres (*Asparagus*, Asparagaceae) e em certas solanáceas (Pannell, 2002).

Sistemas de cruzamento

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de **sistemas de cruzamento** (*mating systems*):

- **Autopolinização** (ou autofecundação; *self-pollination*): transferência de pólen no interior da mesma flor, entre flores de um mesmo indivíduo ou entre flores de indivíduos pertencentes ao mesmo clone;
- **Polinização cruzada** (ou alogamia, xenogamia; *cross-pollination*): transferência de pólen entre dois indivíduos geneticamente distintos da mesma espécie.

A autopolinização divide-se em dois subtipos:

- **Geitonogamia** (*geitonogamy*): polinização de uma flor com o pólen oriundo de outras flores localizadas no mesmo indivíduo;
- **Autogamia** (ou polinização direta; *autogamy*): primórdios seminiais e pólen envolvidos na fecundação procedentes da mesma flor hermafrodita.

É importante sublinhar que, no contexto das plantas cultivadas propagadas vegetativamente (e.g., pomares de árvores de fruto por enxertia), a polinização cruzada refere-se à transferência de pólen entre plantas de diferentes cultivares (i.e., de diferentes génotipos compatíveis), uma vez que a polinização entre árvores da mesma cultivar equivale, em termos genéticos, a uma autopolinização.

A proporção de sementes resultantes de polinização cruzada num determinado ecossistema varia imenso de espécie para espécie, e entre populações geograficamente isoladas da mesma espécie. *Grosso modo*, estima-se que 80% a 90% das angiospérmicas sejam exclusiva ou predominantemente alogâmicas e apenas 10% a 20% sejam predominantemente autogâmicas. No estudo dos sistemas de cruzamento em biologia populacional, considera-se que uma população ou espécie possui um **sistema de cruzamento misto** (de **polinização mista** eficaz) quando a sua **taxa de polinização cruzada** (*outcrossing rate*), isto é, a proporção de sementes comprovadamente alogâmicas, se situa entre 0,2 e 0,8 (Goodwillie et al., 2005).

Os mesmos autores (Goodwillie et al., 2005) avaliaram, a partir da literatura disponível, o sistema de cruzamento de 345 espécies de plantas com semente e concluíram que 44% das espécies

estudadas eram funcionalmente alogâmicas, 42% tinham um sistema de cruzamento marcadamente misto e apenas 14% optavam estritamente pela autopolinização. Embora haja um pico óbvio de frequência na alogamia pura, os sistemas mistos têm uma enorme expressão ecológica, sobretudo nas plantas entomófilas, porque constituem uma solução evolutiva de compromisso (seletivamente vantajosa) que evita simultaneamente a depressão endogâmica da autopolinização e os riscos de falha reprodutiva associados a uma polinização cruzada estrita em anos de escassez de polinizadores animais (descritos na secção seguinte).

As famílias com taxas de **polinização cruzada perfeita** (ou quase perfeita) possuem, muito frequentemente, mecanismos especializados de polinização, ostentando flores zigomórficas e/ou corola simpétala; e.g., Balsaminaceae, Orchidaceae, Lamiaceae, Bignoniaceae e a grande maioria das Fabaceae. Estas famílias correspondem a linhagens evolutivamente avançadas e muito diversas. Em contraste, as plantas com elevados níveis de autogamia têm geralmente flores menos vistosas, com corola actinomórfica e dialipétala (Lloyd & Schoen, 1992). Esta morfologia floral simples é muito comum em plantas ruderais de famílias como as Brassicaceae, Caryophyllaceae (e.g., morugem, *Stellaria media*) e Polygonaceae. Em termos autoecológicos, a autogamia está intimamente associada a ciclos de vida curtos (plantas anuais ou bienais) e a plantas colonizadoras com áreas de distribuição geográfica muito vastas (Razanajatovo et al., 2016) — como acontece com muitas gramíneas anuais (Poaceae) que dominam os ecossistemas perturbados. Estas importantes correlações morfológicas e ecológicas serão retomadas mais à frente.

Vantagens e desvantagens da polinização cruzada

Os descendentes de eventos de autopolinização, ou de cruzamentos entre indivíduos geneticamente muito próximos, são, geralmente, mais débeis e produzem menos semente do que os descendentes resultantes de cruzamentos entre indivíduos não aparentados. No jargão da biologia evolutiva, diz-se que os primeiros têm uma *fitness* darwiniana (aptidão) inferior relativamente às descendências de polinização cruzada (Quadro 9). Esta redução do sucesso reprodutivo e da sobrevivência de indivíduos e populações é designada por **depressão endogâmica** (*inbreeding depression*).

Admite-se que a manifestação fenotípica de genes deletérios recessivos — que deixam de estar "mascarados" em consequência da diminuição da heterozigotia — será o mecanismo genético mais importante por detrás da depressão endogâmica. A este problema soma-se outro efeito nocivo, do ponto de vista da *fitness* da planta: o **desconto de pólen** (*pollen discount*). O pólen que é fisiologicamente gasto na autopolinização de uma flor deixa de poder ser investido na conceção de indivíduos geneticamente superiores através da polinização cruzada noutras plantas; tem, utilizando o vocabulário da ciência económica, um custo de oportunidade reprodutiva elevado (o tal desconto) (Harder & Wilson, 1998).

A polinização cruzada (alogamia) resolve estas contrariedades por três vias fundamentais: (i) atenua ou elimina os efeitos deletérios da depressão endogâmica; (ii) incrementa a variação

genética tanto à escala do indivíduo (maximizando a heterozigotia) como da população (garantindo maior diversidade alélica e variação nas frequências alélicas); e (iii) aumenta a probabilidade estatística de fixação rápida de mutações adaptativas (Wright & Barrett, 2010). Por conseguinte, a produção constante de progénies superiores é, de imediato, uma das maiores e mais evidentes **vantagens da polinização cruzada** (e de todos os complexos mecanismos morfológicos e genéticos que a promovem). A longo prazo, o incremento da variação genética e a fixação de mutações vantajosas aceleram as taxas evolutivas por adaptação, aumentam o potencial evolutivo de populações e espécies face a alterações ambientais e a patógenos, e reduzem drasticamente a probabilidade da sua extinção. Em suma, a polinização cruzada leva ainda mais longe as vantagens intrínsecas da sexualidade.

Os efeitos detrimenais da autopolinização e, implicitamente, as vantagens da polinização cruzada constituem uma poderosa força evolutiva a moldar a estrutura da flor. Os custos biológicos da autopolinização contínua são de tal ordem que gerações sucessivas de cruzamentos estritamente autogâmicos podem conduzir uma linhagem inteira à extinção (Barrett, 2014). Consequentemente, a polinização cruzada, como se referiu anteriormente, é muito mais comum nas plantas com semente do que a autopolinização, e os mecanismos estruturais e genéticos que a promovem (e.g., dioícia, dicogamia, auto-incompatibilidade) são diversos e ecologicamente abundantes. Como refere Charles Darwin "*A natureza detesta a perpetuação da autofecundação.*" (Darwin, 1876).

O simples facto de, apesar de tudo, muitos indivíduos recorrerem regularmente à autopolinização demonstra que a polinização cruzada nem sempre é a melhor ou a única estratégia evolutiva vantajosa para as plantas. As vantagens da autopolinização sobrepõem-se às da alogamia quando os vetores polínicos (e.g., insetos e aves) e/ou outros indivíduos da mesma espécie (parceiros sexuais) são escassos. Por exemplo, as *Yucca* (Asparagaceae) neotropicais são autoincompatíveis no centro (*core*) da sua área de distribuição, mas autocompatíveis na periferia, onde os polinizadores naturais — microlepidópteros do género *Tegeticula* (Prodoxidae) — escasseiam devido a fatores climáticos (Dodd & Linhart, 1994).

O mesmo princípio aplica-se a populações de muito baixa densidade ou a populações fundadoras de reduzida dimensão (uma vez que a probabilidade de encontro entre os sexos é diretamente proporcional à densidade populacional), ou a espécies de floração muito precoce, cuja ântese pode ocorrer antes da emergência térmica dos insetos polinizadores. Pelos mesmos motivos, a autopolinização é mais comum em plantas herbáceas anuais, sobretudo em populações de baixa densidade, do que em plantas lenhosas e longevas (Barrett, 2014). Todos estes exemplos se enquadram na chamada **hipótese da segurança reprodutiva** (*reproductive assurance hypothesis*), originalmente formulada por Charles Darwin.

A **Lei de Baker** é uma formulação ecológica empírica que postula que as espécies primariamente autogâmicas são, potencialmente, colonizadoras a longa distância muito mais eficientes do que as espécies estritamente alogâmicas (Baker, 1955). Este acréscimo de eficiência colonizadora (e invasora) deve-se à baixíssima probabilidade dos polinizadores animais se dispersarem a longa distância (e.g., através de um oceano ou de uma montanha) em simultâneo com a semente da planta polinizada, ou de esta complexa relação mutualista conseguir restabelecer-se e ser igualmente eficiente no novo território de destino. Em contrapartida, uma só semente de uma planta autogâmica consegue fundar uma nova população. A Lei de Baker tem sido amplamente

confirmada em estudos dos sistemas sexuais de plantas escapadas de cultura e naturalizadas noutros continentes, sejam elas de carácter invasor ou não (Pannell et al., 2015).

A alogamia ameaça a segurança reprodutiva das **populações finícolas** (localizadas nas franjas da área de distribuição da espécie) ou das populações isoladas adaptadas a ambientes extremos (e.g., flora de solos tóxicos derivados de rochas ultrabásicas/serpentinicas). Em nichos ecológicos muito estreitos como estes, o constante fluxo de pólen vindo do centro da área de distribuição pode diluir adaptações locais ou quebrar combinações génicas raras, porém altamente vantajosas para aquelas condições ecológicas (Levin, 2010).

Pela mesma ordem de razões, quando um habitat é muito estável e previsível, não é evolutivamente vantajoso investir cegamente na polinização cruzada, porque a contínua aquisição de nova variação genética é escassamente adaptativa; é o que acontece em muitas espécies de plantas aquáticas e submersas (Philbrick & Les, 1996). A autopolinização também é incrivelmente vantajosa em espécies pioneiras que colonizam *habitats* muito instáveis, uma vez que estas só têm a ganhar em produzir rapidamente o maior número possível de descendentes viáveis, sem desperdiçar tempo e recursos metabólicos na construção de flores complexas ou estruturas de promoção da alogamia.

A transição da polinização cruzada para a autogamia ocorreu milhares de vezes, mas a sua reversão é menos frequente, um indício de que a autogamia frequentemente representa um **beco sem saída evolutivo** (*evolutionary dead end*) (Barrett, 2014). A rigidez da estrutura genética expõe muitas espécies autogâmicas a ciclos repetidos de colonização-extinção. Consequentemente, as espécies autogâmicas apresentam uma variação genética muito limitada à escala da população, mas um grau de diferenciação genotípica elevado quando se comparam populações distintas. Nas espécies alogâmicas sucede exatamente o inverso (Barrett, 2014).

Ainda assim, os riscos severos de extinção associados à autopolinização prolongada são mitigados por três mecanismos biológicos e genéticos fundamentais. Por um lado, a autopolinização expurga os genes deletérios, *i.e.*, o principal fator que se opõe à evolução da autopolinização pode ser eliminado pela própria autopolinização (Goodwillie et al., 2005). A poliploidia, característica de muitas plantas, diminui a expressão dos genes deletérios e incrementa a taxa de acumulação de variação genética decorrente da mutação das cópias, a tal «matéria-prima» da evolução (Briggs & Walters, 2016). A maior parte das plantas classificadas como autogâmicas, na realidade, não opta por uma autogamia perfeita e os eventos periódicos de polinização cruzada podem ser suficientes para injetar e repor variação (Linhart, 2015; Razanajatovo et al., 2016).

A maioria das plantas domesticadas é autogâmica, embora os seus ancestrais fossem frequentemente alogâmicos (Zohary, 2001). Neste contexto, a autogamia apresenta várias vantagens. Em primeiro lugar, a autogamia isolou rapidamente as linhagens em domesticação dos seus progenitores selvagens (menos produtivos), permitindo o seu cultivo em proximidade sem risco de hibridação. Em segundo lugar, diferentes genótipos (cultivares) de espécies autogâmicas podem ser cultivados lado a lado ou mesmo na mesma sementeira, em mistura, sem comprometer a identidade varietal e fenotípica da semente colhida para o ano seguinte. São excelentes exemplos de plantas cultivadas autogâmicas de importância mundial o trigo-mole, a aveia, a cevada, o arroz, a ervilheira, o feijoeiro-comum, o linho e o trevo-subterrâneo. O algodoeiro, o

tomateiro e as pimenteiras são também considerados majoritariamente autogâmicos, embora produzam uma percentagem variável e documentada de sementes por alogamia espontânea se os polinizadores abundarem.

Pelo contrário, o centeio, o milho e o milheto são espécies cerealíferas abertamente alogâmicas. O mesmo perfil reprodutivo se verifica na grande maioria das plantas lenhosas cultivadas (e.g., todas as árvores de fruto da família Rosaceae), cujos indivíduos, por esse motivo, são altamente heterozigóticos - e, conseqüentemente, têm de ser obrigatoriamente propagadas de forma assexuada (por enxertia ou estacaria) para não perderem as suas características comerciais na descendência cruzada (v. «Reprodução assexuada»; Hartmann et al., 2014). A preservação das cultivares de espécies alogâmicas que são obrigatoriamente propagadas por semente (como as variedades tradicionais de centeio, o milho e o milheto) é uma tarefa complexa porque é necessário evitar a contaminação genética por pólen transportado pelo vento a partir de genótipos vizinhos indesejáveis. Isto só é conseguido na prática de produção de semente certificada através de rigorosos métodos de isolamento, como o isolamento geográfico de campos (quilómetros de distância) ou a trabalhosa polinização controlada e manual das flores femininas (emasculação e ensacamento).

5. Polinização (I parte): autopolinização e polinização cruzada

Conceitos de biologia floral e de polinização

A hipótese de que as flores promovem ativamente a dispersão do pólen por intermédio de vetores externos – e.g. animais ou vento – e que só assim podem ser compreendidas foi originalmente formulada pelo botânico de língua alemã Christian Konrad Sprengel (1750-1816), em 1793. Até então, as flores eram maioritariamente vistas como uma criação divina destinada ao deleite estético da humanidade (Vogel, 1996). Sprengel é o fundador de uma nova disciplina botânica, a **biologia floral** (*floral biology*). Os trabalhos de Darwin (1862, 1876) integraram esta disciplina no quadro mais vasto da biologia evolutiva das plantas. A biologia floral engloba duas grandes áreas de estudo: (i) os sistemas de reprodução e (ii) a **biologia da polinização**. Tendo a secção anterior abordado os sistemas de reprodução, seguem-se alguns tópicos-chave de biologia da polinização.

A **polinização** consiste na transferência de grãos de pólen da antera para o **estigma recetivo** (onde a germinação do pólen é, eventualmente, possível) nas angiospérmicas, ou do saco polínico para a abertura micropilar (micrópilo), nas gimnospérmicas. Nos espermatófitos, não há reprodução sexual sem polinização. Refira-se, a título de exceção, que a formação de embriões estritamente assexuados — **embriões gametofíticos** ou **adventícios** — pode, por vezes, necessitar do estímulo da germinação do pólen no estigma, um fenómeno conhecido por **pseudogamia** (v. «Reprodução assexuada»).

A polinização deficiente ou falhada é uma das principais causas de insucesso reprodutivo nas plantas com flor. O papel determinante deste processo na evolução da estrutura da flor e na biologia reprodutiva dos espermatófitos dita que, em última instância, a flor seja interpretada como uma complexa adaptação à polinização.

Autopolinização

Recorde-se que se reconhecem dois tipos genéticos fundamentais de sistemas de cruzamento: a autopolinização e a polinização cruzada. Em condições naturais ocorrem quatro **modos de autopolinização** distintos (Lloyd & Schoen, 1992): (i) cleistogamia; (ii) autogamia facilitada; (iii) autogamia autónoma; e (iv) geitonogamia.

Cleistogamia

Nas angiospérmicas com flores hermafroditas, a deiscência do pólen pelas anteras pode ocorrer *antes* (nas **flores cleistogâmicas**) ou *depois* da abertura das flores ao exterior (nas **flores casmogâmicas**). Em termos macroevolutivos, a cleistogamia evoluiu de forma independente pelo menos 93 vezes ao longo da história das angiospérmicas (Joly & Schoen, 2021). Foram identificadas pelo menos 693 espécies com flores cleistogâmicas, distribuídas por 50 famílias botânicas (Culley & Klooster, 2007).

As flores cleistogâmicas têm uma morfologia especializada e autogamia obrigatória (ou quase). Geralmente, são pequenas e pouco coloridas, desprovidas de odor e de néctar, com anteras coniventes aos estigmas, que permanecem fechadas ao exterior durante a polinização. A cleistogamia é frequente nas gramíneas: nas espécies casmogâmicas, as lodículas intumescem e separam as glumelas na ântese, facilitando a **extrusão das anteras** (exposição ao exterior) e a polinização cruzada; nas espécies cleistogâmicas, a morfologia reduzida das lodículas inviabiliza essa função motora.

Na **cleistogamia obrigatória**, todas as flores produzidas pelo indivíduo são cleistogâmicas; na **cleistogamia facultativa (ou dimórfica)**, os indivíduos produzem e combinam flores casmogâmicas e cleistogâmicas (Culley & Klooster, 2007). Culturas como o trigo-mole, o trevo-subterrâneo e o amendoim são plantas cleistogâmicas obrigatórias. A cleistogamia obrigatória característica do trevo-subterrâneo implica que as suas populações naturais são constituídas por misturas de linhagens puras e, no caso das pastagens semeadas, garante que as características genéticas das cultivares comerciais se mantêm, incólumes, ano após ano (Katznelson, 1974). Exatamente pela mesma razão, a probabilidade de ocorrerem trocas genéticas indesejáveis (por hibridação) entre as populações indígenas e as cultivares melhoradas é, nesta espécie, diminuta.

Do ponto de vista ecológico, a cleistogamia aumenta drasticamente a probabilidade de sucesso reprodutivo em condições ambientais adversas (e.g., frio e baixa luminosidade) ou diante da escassez de vetores polínicos. Complementarmente, a produção contínua de flores cleistogâmicas consome muito menos fotoassimilados do que a de flores casmogâmicas porque evita o pesado custo metabólico associado à sobreprodução de pólen e à construção de grandes estruturas de atração de polinizadores (e.g., corolas, nectários). Embora na maioria das plantas o pólen represente uma pequena fração da biomassa do sistema reprodutivo, é mais rico em nutrientes (e.g., N e P) do que o perianto ou as sementes (Ashman, 1994).

Nas regiões geográficas marcadas por uma estação fria, as plantas herbáceas de floração muito precoce estão expostas a condições meteorológicas tremendamente imprevisíveis no final do inverno (e.g. frio ou eventos de chuva intensa e prolongada) que limitam o voo e a disponibilidade de polinizadores animais, ameaçando o sucesso reprodutivo.

As violetas silvestres (*Viola* spp., Violaceae) são das primeiras plantas a florir na região Holártica. Várias espécies deste género resolveram a imprevisibilidade primaveril da polinização por meio de cleistogamia dimórfica, produzindo flores casmogâmicas e cleistogâmicas em fases distintas do ciclo fenológico (Culley & Klooster, 2007). As primeiras flores a surgirem são vistosas, grandes e disponíveis para polinização por insetos; um pouco mais tarde, escondidas junto à base da planta, surgem numerosas flores anãs e cleistogâmicas (Figura 274-B; Figura III.1.8-B) (Beattie, 1972). Para as violetas, as flores cleistogâmicas representam um investimento reprodutivo de menor qualidade genética (via endogamia), mas de garantida segurança. A vulgaríssima beldroega (*Portulaca oleracea*, Portulacaceae) constitui um caso excepcional, com linhagens focadas na produção de flores cleistogâmicas e outras de flores casmogâmicas (Figura 274-A; Figura III.1.8-A). Em condições de campo, a frequência de indivíduos cleistogâmicos aumenta acentuadamente nas populações expostas a baixas temperaturas — uma observação empírica coerente com a **hipótese da segurança reprodutiva** (v. «*Vantagens e desvantagens da polinização cruzada*») (Furukawa et al., 2019).

Curiosamente, a nível macroevolutivo, existe uma correlação positiva documentada entre a cleistogamia e a zigomorfia floral. A transição evolutiva da simetria radial (actinomorfa) para a simetria bilateral (zigomorfa) reduz drasticamente o universo de insetos polinizadores capazes de operar na flor e, frequentemente, bloqueia os sistemas de autogamia facilitada e autónoma, o que agrava ainda mais os riscos de falha catastrófica da polinização num ano mau. A evolução paralela da cleistogamia contorna precisamente este estrangulamento biológico, oferecendo uma «apólice de seguro» reprodutiva (Joly & Schoen, 2021).

Autogamia facilitada

Em muitas plantas na ântese, o movimento frenético e atabalhado dos polinizadores no interior da corola acaba por facilitar ou provocar a transferência acidental do pólen da antera para o estigma no interior da flor. A extensão e o impacto desta **autogamia facilitada** dependem da ausência de mecanismos genéticos de autoincompatibilidade, da sobreposição temporal e espacial de estigmas recetivos e anteras maduras, e da proximidade física entre as anteras e os estigmas. Constatou-se ainda que a incidência da autogamia facilitada é significativamente superior nas flores visitadas por comunidades muito diversificadas (e pouco eficientes) de polinizadores generalistas do que nas que mantêm relações mutualistas com polinizadores especializados (Fenster et al., 2004).

Autogamia autónoma

Entende-se por **autogamia autónoma** a autopolinização espontânea mediada unicamente pela gravidade, vento fraco ou contacto físico direto decorrente da proximidade espacial entre as anteras deiscentes e os estigmas recetivos da flor. Difere da autogamia facilitada por não envolver vetores bióticos. Quando este fenómeno ocorre precocemente, pouco antes da ântese — por exemplo, se persistem condições climáticas desfavoráveis à abertura mecânica da flor (e.g., dias sucessivos de tempo frio e nublado) —, a autogamia autónoma mimetiza a cleistogamia. Contudo, as verdadeiras flores cleistogâmicas distinguem-se ontogenicamente por possuírem adaptações

morfológicas profundas e irreversíveis.

A autogamia no final do ciclo floral (**autogamia autónoma retardada**; *delayed autonomous autogamy*) atua como um mecanismo de salvaguarda que incrementa o sucesso reprodutivo quando, por qualquer razão ecológica, a esperada polinização cruzada falha. Em algumas plantas, ocorrem mesmo movimentos ativos de partes da flor no final da ântese para forçar, *in extremis*, esta autopolinização (Figura 293). A queda natural das corolas simpétalas com estames epipétalos proporciona um contacto físico final entre as anteras e os estigmas em algumas espécies (Hagerup, citado em Lloyd & Schoen, 1992). A explicação evolutiva para a abundância de estames inseridos nas pétalas (epipetalia) na natureza poderá residir, em grande parte, na facilitação deste «último recurso». Morfologicamente, a autogamia autónoma é consideravelmente menos frequente em flores zigomórficas do que em flores simples e actinomórficas (Joly & Schoen, 2021).

Geitonogamia

A **geitonogamia** é, muito provavelmente, o modo de autopolinização com maior frequência absoluta na natureza (Lloyd & Schoen, 1992). Trata-se de um fenómeno paradoxal porque reúne, em simultâneo, todas as propriedades ecológicas da polinização cruzada (e.g., requer a intervenção de polinizadores animais vetores e está exposta aos mesmos condicionalismos meteorológicos da alogamia) e todas as consequências genéticas perversas da autogamia estrita (Lloyd & Schoen, 1992). A ântese simultânea, total ou parcial, de dezenas ou centenas de flores no mesmo indivíduo, ou mesmo de milhões de flores numa grande árvore, é o grande pressuposto causal da geitonogamia. É importante notar que a separação espacial de estigmas e estames em cada flor individual (hercogamia; v.i.) é impotente para impedir que um polinizador transporte o pólen da flor A para o estigma da flor B da mesma planta.

A geitonogamia é um risco grave nas plantas entomófilas (i) isoladas de outras congéneres em flor na paisagem, (ii) que investem em inflorescências ou flores grandes, atrativas e ricas em néctar, ou (iii) de grande dimensão e de canópia ampla (e.g., árvores).

A primeira constatação explica-se com base na «economia energética» animal: quando a distância física entre as plantas da mesma espécie é muito grande, os custos energéticos da deslocação disparam; em resposta, os insetos polinizadores tendem a permanecer mais tempo a forragear as flores à sua disposição no mesmo indivíduo florido (Waser, 1986).

Por outro lado, as inflorescências/flores excecionalmente grandes e vistosas focam a atenção dos polinizadores porque as características visuais destas são frequentemente interpretadas como indicadores fiáveis da dimensão e da qualidade das recompensas (Delph, 1996). De facto está corroborado na literatura etológica que (i) o tempo total de permanência de um polinizador a explorar uma única flor (ou, eventualmente, uma planta) é diretamente proporcional à quantidade de recompensa oferecida em néctar, e (ii) que, quanto maior a recompensa, menor será a distância de voo percorrida em seguida e, por conseguinte, menor a probabilidade de o inseto mudar rapidamente de indivíduo e promover a polinização cruzada (Kadmon & Shmida, 1992; Ohashi & Yahara, 1999). A preferência por flores grandes (diferenciando-se na paisagem como «alvos») poderá também estar relacionada com a fraca resolução ótica dos olhos compostos dos insetos à

distância (Chittka & Raine, 2006).

Para as plantas, é vantajoso atrair polinizadores, mas quanto maior for a atratividade das flores ou das inflorescências, maior a probabilidade de geitonogamia (nas espécies autocompatíveis) – e, simultaneamente, de **oclusão (física) do estigma** (*stigma clogging*) por grandes massas de pólen inútil (nas espécies autoincompatíveis) (de Jong et al., 1993; Robertson & MacNair, 1995). Este *trade-off* evolutivo é uma das principais forças seletivas por trás da rápida evolução dos sofisticados sistemas genéticos de autoincompatibilidade e dos múltiplos mecanismos morfológicos de promoção da alogamia, adiante descritos. A geitonogamia observada no **sistema de cruzamento misto** (autopolinização + polinização cruzada) será, em muitos casos, não uma adaptação, mas sim um custo inevitável, não adaptativo, que as plantas «tacitamente» suportam, uma espécie de «taxa» para conseguirem atrair os animais polinizadores de que dependem (Barrett, 2014). Em suma, a geitonogamia induzida pelo comportamento animal teve um enorme e transversal impacto na evolução da morfologia e da fisiologia da flor.

Por razões óbvias (v. argumentos dos parágrafos anteriores), os riscos genéticos da geitonogamia são maiores nas plantas entomófilas de grande porte (e.g., nas árvores). Vejamos um exemplo agronómico. Foi cabalmente demonstrado, em amendoal, que as trocas de pólen mediadas pelas abelhas ocorrem, na sua esmagadora maioria, entre flores da mesma árvore individual ou, no máximo, entre árvores imediatamente adjacentes na mesma linha, implicitamente, pertencentes à mesma cultivar (Jackson, 1996). Por conseguinte, na instalação de pomares comerciais de fruteiras autoincompatíveis, é decisivo o planeamento da proporção entre as **cultivares base** (cultivares funcionalmente femininas dirigidas à produção comercial de fruto ou semente) e as **cultivares polinizadoras** (dadoras de pólen compatível), bem como a sua disposição espacial no terreno (esquema de plantação). A proporção de árvores polinizadoras e a sua proximidade à cultivar base têm de ser significativamente maiores nos pomares de fruteiras entomófilas do que nas plantações de espécies arbóreas autoincompatíveis polinizadas pelo vento, como é o caso da noqueira-europeia.

O elevado risco de geitonogamia nas árvores também ajuda a explicar a alta frequência e o sucesso das espécies dióicas e monoicas com fisionomia arbórea (em relação às plantas de menor porte) em muitas regiões do globo e justificam a importância da anemofilia neste tipo funcional de plantas (Friedman & Barrett, 2009; Renner & Ricklefs, 1995).

Em condições naturais, a geitonogamia nas plantas autocompatíveis é mitigada por quatro mecanismos biológicos intrínsecos ao vetor, com importante expressão nos himenópteros polinizadores: (i) o arrastamento do pólen no corpo (e.g., suspenso nos pelos), (ii) alguns aspetos do comportamento forrageador dos polinizadores (e.g., constância floral, visitação de uma pequena fração das flores na antese por inflorescência e indivíduo (nas espécies de pequena dimensão), e os rígidos padrões de movimento direcional ao longo das inflorescências) e (iii) as enormes necessidades diárias em volume de néctar e pólen dos polinizadores (Kadmon & Shmida, 1992; Pyke, 1978; Travis & Kohn, 2023). Estes mecanismos, em particular o arrastamento do pólen e o comportamento forrageador dos polinizadores (sobretudo das abelhas s.l.), ajudam a explicar por que tantas espécies que não possuem mecanismos estruturais de promoção da alogamia investem, ainda assim, em flores hiperatrativas, reúnem muitas flores em inflorescências densas e/ou produzem enormes quantidades de néctar (Robertson, 1992). Adia-se para o ponto «

Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores» uma explicação detalhada desta extraordinária mecânica evolutiva.

Quando os mecanismos de defesa falham e a geitonogamia acontece — traduzida na deposição de uma mistura de pólen próprio e alogâmico no estigma (**polinização mista**) —, muitas plantas recorrem a uma última linha de defesa genética pós-polinização: a **autoincompatibilidade críptica** (ou CSI; *cryptic self-incompatibility*). Ao contrário da autoincompatibilidade absoluta, na qual o **pólen autogâmico** (*autogamic pollen*) é geralmente bloqueado por completo (v. «Sistemas de autoincompatibilidade»), nas espécies com CSI o pólen autogâmico é viável e capaz de germinar e fecundar os primórdios seminiais se chegar sozinho ao estigma (viabilizando a reprodução na ausência de parceiros sexuais). Contudo, em situações de polinização mista, os tubos polínicos provenientes do **pólen alogâmico** (ou **pólen cruzado**; *crossed pollen*) apresentam uma taxa de crescimento significativamente superior à dos tubos polínicos autogâmicos (o mesmo ocorre com a taxa de germinação estigmática do pólen). Por meio desta competição gametofítica, o pólen alogâmico tem maior probabilidade de vencer a «corrida» até aos primórdios seminiais, permitindo à planta tolerar elevadas taxas de deposição de **pólen geitonogâmico**, evitando os custos reprodutivos impostos pela depressão endogâmica (Cruzan & Barrett, 1993).

Mecanismos de promoção da autopolinização

De acordo com o exposto nesta e na próxima secção sobre polinização cruzada, a autopolinização é facilitada pela hermafroditia, pela cleistogamia, por flores actinomórficas sem constrangimentos morfológicos para os polinizadores, pela ausência de estruturas que isolem fisicamente os estigmas das anteras, pela proximidade entre as anteras e o pistilo, pela deiscência introrsa das anteras, pela maturação simultânea dos órgãos sexuais ♀ e ♂, pela ausência de mecanismos genéticos de autoincompatibilidade e pela atratividade das flores e das inflorescências. Os indivíduos dispersos (isolados) com maturação simultânea das flores estão expostos a riscos adicionais de autopolinização.

Como se referiu, apesar de tudo, a fecundação com o próprio pólen é vantajosa em determinadas condições eco-evolutivas (v. «Vantagens e desvantagens da polinização cruzada»).

Polinização cruzada

Em ambientes naturais, os estigmas das flores não especializadas são polvilhados com uma mistura heterogénea de grãos de pólen de diferentes proveniências (polinização mista), na qual geralmente prepondera o pólen coespecífico. E já sabemos que cativar os polinizadores com uma profusão de flores e gordas recompensas garante o abastecimento de pólen, mas incrementa a probabilidade de autopolinização. Consequentemente, a seleção natural trabalhou, em muitos grupos de plantas, mecanismos morfológicos e genéticos para promover a polinização cruzada.

A promoção da alogamia nas angiospérmicas envolve, em diferentes combinações, diversos mecanismos que atuam em sentido oposto aos que favorecem a autopolinização. São classificáveis do seguinte modo: (i) expressão sexual; (ii) mecanismos espaciais (hercogamia); (iii) mecanismos temporais; (iv) sistemas de autoincompatibilidade; (v) sistemas de polinização; e (vi) estruturas e mecanismos de seleção de polinizadores. A expressão sexual foi estudada anteriormente; os sistemas de polinização e os mecanismos de seleção de polinizadores são abordados um pouco mais à frente (v. «*Vetores e sistemas de polinização*» e «*Seleção de polinizadores ao nível da flor*»). Segue-se uma breve análise dos três mecanismos restantes.

Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia

A **hercogamia** consiste na separação espacial entre estigmas e estames na mesma flor. Vários mecanismos promovem esta separação, por exemplo: (i) a presença de estruturas anatómicas especiais (e.g., o hipanto nas rosáceas e o rostelo na flor das orquídeas [Orchidaceae]); (ii) estames e pistilos de diferentes tamanhos; ou (iii) anteras deiscuentes voltadas para o exterior (anteras extrorsas) (e.g., nos lírios, *Lilium*, Liliaceae) (Figura 275-A; Figura III.1.9-A).

Os **mecanismos temporais** de promoção da alogamia atuam ao separar, no tempo, a deiscência das anteras dos estigmas recetivos. Na bibliografia botânica, reconhecem-se dois tipos principais: (i) a alteração ontogénica de sexo, (ii) a dicogamia e (iii) a assincronia da ântese. A **alteração ontogénica de sexo** consiste na produção de flores unissexuais de sexo distinto ao longo do ciclo fenológico do indivíduo; e.g., a iniciação do ciclo fenológico com flores ♂, mais tarde substituídas por flores ♀ ou hermafroditas, como acontece em muitas cucurbitáceas. O termo **dicogamia** refere-se ao desfazamento temporal da maturação dos órgãos sexuais ♀ e ♂ na mesma flor hermafrodita.

Na natureza ocorrem dois tipos fundamentais de dicogamia:

- **Protandria:** a deiscência do pólen antes da maturação dos estigmas; e.g., Asteraceae, *Digitalis* e a maioria das Lamiaceae.
- **Protoginia:** estigmas recetivos antes da libertação do pólen; e.g., abacateiro e *Plantago* (Plantaginaceae) (Figura 275-B; Figura III.1.9-B).

A protandria é muito mais frequente do que a protoginia porque é ecologicamente mais eficiente a promover a polinização cruzada (v. «Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores»; Harder et al., 2000). As espécies protândricas tendem a ser polinizadas por abelhas e moscas, enquanto as protogínicas são predominantemente polinizadas pelo vento ou por coleópteros (Sargent & Otto, 2004).

Nas labiadas evoluíram vários sistemas elaborados de dicogamia com uma componente mecânica (Figura 276; Figura III.1.10). Nas *Salvia* (Lamiaceae) — um género melitófilo dicogâmico —, os estames formam um mecanismo de alavanca apoiado num fulcro. A pressão exercida pelas abelhas polinizadoras na base dos estames das flores jovens movimenta a alavanca e força as anteras a descerem, roçando e depositando pólen no dorso do visitante. Nas flores mais velhas, os

estames vazios deixam de reagir à pressão e o estilete encurva-se, naturalmente, para baixo; os insetos que aterram no lábio inferior em busca de néctar impelem o movimento do estilete, cujo estigma roçará o dorso, recolhendo pólen (Classen-Bockhoff et al., 2004). As flores das *Salvia* são protândricas: as flores mais jovens são funcionalmente ♂ e as mais velhas funcionalmente ♀.

O abacateiro (*Persea americana*) possui um sistema de dicogamia particularmente engenhoso (Figura 279). Cada flor abre duas vezes ao longo de dois dias: na primeira abertura, é funcionalmente ♀; no dia seguinte, reabre na fase ♂. Existem dois tipos de cultivares: nas cultivares do Tipo A, as flores abrem de manhã na fase ♀, fecham de tarde e voltam a abrir na tarde do dia seguinte, na fase ♂; as cultivares do Tipo B abrem de tarde na fase ♀, fecham ao anoitecer e reabrem na manhã do dia seguinte na fase ♂ (Davenport, 1986). O abacateiro é autocompatível, mas o desfaseamento temporal entre os estádios ♀ e ♂ dificulta a autopolinização. Ainda assim, as condições ambientais do Sul da Península Ibérica propiciam uma breve sobreposição das fases ♂ e ♀ num reduzido número de flores, possibilitando a produção de fruto sem a intervenção de pólen cruzado (Martínez et al., 1999). De qualquer modo, nos pomares comerciais, é de todo conveniente consociar cultivares do Tipo A e do Tipo B (Davenport, 1986).

A dispersão da floração ao longo do tempo (**assincronia da ântese**), quer ao nível do indivíduo quer ao da população, constitui um terceiro importante mecanismo temporal de promoção da alogamia. Ao exibir um número menor de flores abertas simultaneamente, a planta reduz significativamente o risco de geitonogamia, uma vez que os insetos esgotam rapidamente as recompensas florais disponíveis e são forçados a voar para outros indivíduos (Willmer, 2011). Este escalonamento temporal promove, assim, com ganhos de *fitness*, a polinização a longa distância e os cruzamentos entre parceiros geneticamente distantes (Kitamoto et al., 2006). Simultaneamente, a assincronia da ântese reduz o risco de saturação da comunidade local de polinizadores, garantindo que as flores não ficam por visitar e evitando um desperdício de recursos metabólicos da planta (Willmer, 2011).

Sistemas de autoincompatibilidade

A hercogamia e a dicogamia são estruturalmente eficientes a prevenir a autogamia autónoma dentro da mesma flor, mas são ineficazes a evitar a transferência de pólen entre flores da mesma planta (geitonogamia). A polinização cruzada absoluta e garantida só é conseguida através da dioícia ou com a presença de sistemas de autoincompatibilidade genética estritos.

As plantas hermafroditas autoincompatíveis são também frequentemente designadas na agronomia por **autoestéreis**. Em contraponto, as plantas que praticam regularmente a autogamia ou a geitonogamia são, forçosamente, **autocompatíveis** (ou autoférteis).

Os pistilos das plantas dotadas de **sistemas de autoincompatibilidade** (SI; *plant self-incompatibility systems*) têm a capacidade de selecionar o pólen capturado pelo estigma. Concretamente, as plantas autoincompatíveis não produzem sementes, quer a partir do próprio pólen (autogamia), quer a partir do pólen de indivíduos portadores de alelos de incompatibilidade geneticamente idênticos. Os mecanismos de autoincompatibilidade atuam através do reconhecimento bioquímico e da subsequente neutralização do pólen incompatível pela planta

recetora (que, nesta interação, assume a função ♀) — e compreendem o bloqueio da germinação do pólen na superfície do estigma, a inibição do crescimento do tubo polínico ao longo do estilete, a prevenção física da fertilização dos óvulos ou a interrupção prematura do desenvolvimento do embrião.

Os SI promovem ativamente a polinização cruzada com genótipos distantes, uma vez que a partilha de alelos de incompatibilidade idênticos é estatisticamente mais provável entre indivíduos intimamente aparentados do que entre indivíduos não aparentados na população (Cartwright, 2009).

Os sistemas de autoincompatibilidade repartem-se por dois grandes tipos evolutivamente independentes e distintos (Kao & Tsukamoto, 2004):

- **Sistemas de autoincompatibilidade heteromórfica:** aliam um mecanismo genético e fisiológico a um evidente mecanismo morfológico estrutural de prevenção da autopolinização.
- **Sistemas de autoincompatibilidade homomórfica:** o mecanismo fisiológico e genético de autoincompatibilidade é críptico, não tendo qualquer expressão morfológica visível na flor.

A **heterostilia** é, de longe, o mecanismo morfológico com mais frequência associado à autoincompatibilidade heteromórfica — quase todas as plantas heterostílicas são estritamente autoincompatíveis. Nas populações das espécies heterostílicas, coabitam naturalmente dois (distilia) ou três (tristilia) tipos morfológicos distintos de flor (**morfos**). A tristilia é substancialmente mais rara e não será aqui discutida em detalhe. A distilia ocorre, por exemplo, nas primaveras (*Primula*, Primulaceae), em muitas boragináceas (e.g., *Lithodora* e *Pulmonaria*), no linho e no trigo-sarraceno. A tristilia observa-se na salgueirinha (*Lythrum salicaria*, Lythraceae) e em várias espécies de *Oxalis* (Oxalidaceae) (Figura 278) (Charlesworth, 1979).

Nas plantas distílicas, coexistem indivíduos com flores de estames longos e pistilo curto, e indivíduos com flores de estames curtos e pistilo longo (Figura 277). Esta mecânica assegura que o pólen é colocado em diferentes partes do corpo do inseto polinizador, reduzindo as trocas de pólen entre plantas do mesmo morfo. De qualquer modo, as polinizações compatíveis verificam-se apenas entre indivíduos com anteras e estigmas com o mesmo comprimento.

Ao contrário dos sistemas homomórficos — de controlo gametofítico ou esporofítico (v.i.) —, as plantas heterostílicas operam exclusivamente sob um sistema de incompatibilidade esporofítico. Embora a autoincompatibilidade heteromórfica e a autoincompatibilidade homomórfica esporofítica partilhem semelhanças fisiológicas, a genómica moderna mostrou que as suas bases genéticas e arquiteturas moleculares são distintas e evoluíram de forma independente.

Nas angiospérmicas, são muito frequentes dois sistemas de autoincompatibilidade homomórfica, ambos regulados por um único *locus* (o *locus S*) altamente polimórfico (alelos *S1*, *S2*, *S3*, etc.) (Quadro 44, Figura 280).

Na **autoincompatibilidade gametofítica (GSI)**, a rejeição do pólen é tardia, ocorrendo predominantemente ao nível do estilete (após a germinação do pólen no estigma). O destino do

grão de pólen depende apenas da sua genética. Para haver produção de sementes viáveis, é estritamente necessário que o alelo *S* expresso pelo tubo polínico em crescimento não coincida com nenhum dos alelos *S* presentes nos tecidos diploides do pistilo recetor. Este tipo de incompatibilidade é o mais comum entre as angiospérmicas, sendo muito frequente nas famílias Fabaceae, Fagaceae, Papaveraceae, Poaceae, Rosaceae e Solanaceae (Zhuang et al., 2024).

Na **autoincompatibilidade esporofítica (SSI)**, a produção de sementes é precocemente barrada no estigma. Ao contrário da GSI, o comportamento do pólen neste sistema é ditado pelo genótipo diploide da planta que lhe deu origem (o esporófito dador). Embora o gametófito ♂ (pólen) seja haploide, neste intrincado sistema, os produtos proteicos de *ambos* os alelos (caso a planta dadora seja heterozigótica) do dador de pólen estão depositados na esporoderme. Consequentemente, a polinização é bloqueada se qualquer um dos dois alelos do esporófito dador de pólen for geneticamente idêntico a um dos alelos presentes no pistilo recetor. A autoincompatibilidade esporofítica é evolutivamente mais recente e particularmente frequente nas Asteraceae, Betulaceae, Brassicaceae e Convolvulaceae (Murase et al., 2024).

QUADRO III.1.2. Sistemas de autoincompatibilidade homomórfica

| Tipo | Dinâmica dos Cruzamentos |
|---|---|
| Autoincompatibilidade gametofítica | <ul style="list-style-type: none"> • Planta dadora de pólen <i>S1S2</i> × planta recetora de pólen <i>S1S2</i> → pólen <i>S1</i> ou <i>S2</i> → todos os tubos polínicos bloqueados → sem semente. • Planta dadora <i>S1S2</i> × planta recetora <i>S1S3</i> → pólen <i>S1</i> ou <i>S2</i> → pólen <i>S1</i> bloqueado, pólen <i>S2</i> com formação de tubo polínico → descendência <i>S2S1</i> e <i>S2S3</i>. • Planta dadora <i>S1S2</i> × planta recetora <i>S3S4</i> → pólen <i>S1</i> ou <i>S2</i> → todos os tubos polínicos potencialmente viáveis → descendência <i>S1S3</i>, <i>S1S4</i>, <i>S2S3</i> e <i>S2S4</i>. |
| Autoincompatibilidade esporofítica | <ul style="list-style-type: none"> • Planta dadora de pólen <i>S1S2</i> × planta recetora de pólen <i>S1S2</i> → pólen <i>S1</i> ou <i>S2</i>, mas com expressão simultânea dos dois alelos → tubos polínicos bloqueados → sem semente. • Planta dadora <i>S1S2</i> × planta recetora <i>S1S3</i> → pólen <i>S1</i> ou <i>S2</i>, mas com expressão simultânea dos dois alelos → tubos polínicos bloqueados → sem semente. • Planta dadora <i>S1S2</i> × planta recetora <i>S3S4</i> → pólen <i>S1</i> ou <i>S2</i>, mas com expressão simultânea dos dois alelos <i>S</i> → todos os tubos polínicos potencialmente viáveis → descendência <i>S1S3</i>, <i>S1S4</i>, <i>S2S3</i> e <i>S2S4</i>. |

Muitas espécies possuem uma autoincompatibilidade estrita (total), conforme foi até agora explicitado. Contudo, nas plantas com **autoincompatibilidade parcial** (*partial self-incompatibility*), a quantidade e a qualidade da semente produzida são apenas deprimidas (e não totalmente bloqueadas) quando polinizadas com pólen geneticamente próximo; i.e., estas espécies

demonstram uma notável variação quantitativa na eficácia do sistema de autoincompatibilidade. Nestas plantas, a expressão variável dos genes de autoincompatibilidade deve-se à natureza fraca de certos alelos *S*, à presença de genes modificadores secundários ou a uma sensibilidade fisiológica intrínseca a determinadas condições exteriores (e.g., picos de temperatura) ou internas (e.g., idade avançada das flores ou presença concorrencial de frutos em desenvolvimento) (Levin, 1996). Por exemplo, estima-se que cerca de 10% das espécies de compostas (Asteraceae) sejam apenas parcialmente autoincompatíveis (Ferrer & Good-Avila, 2007).

O processo celular de seleção e bloqueio dos tubos polínicos incompatíveis é realizado ativamente por um tecido esporofítico ($2n$) da planta maternal, constituído pelas células especializadas do estigma e do estilete — tecidos que estão totalmente ausentes nas gimnospermas. Por conseguinte, os sistemas de autoincompatibilidade são exclusivos das angiospermas. Foi sugerido que, para além da óbvia proteção física dos delicados primórdios seminiais contra a herbivoria ou dessecação, a evolução de carpelos fechados é uma consequência das vantagens seletivas atribuídas pelos sistemas de autoincompatibilidade, enquanto mecanismo de promoção da polinização cruzada (Zavada & Taylor 1986). Foi também sugerido que a dicogamia e os sistemas de autoincompatibilidade foram um pré-requisito funcional indispensável para a evolução inicial de estróbilos bissexuais, dos quais a flor hermafrodita é o melhor exemplo (Bateman et al., 2011), e que, por sua vez, estes sistemas de autoincompatibilidade podem ter contribuído decisivamente para a radiação adaptativa e a dominância das angiospermas no início do período Cretácico (Zavada & Taylor, 1986).

Sabe-se que mais de metade das espécies conhecidas de angiospermas possuem algum tipo funcional de autoincompatibilidade (Hiscock & Kües, 1999). Os sistemas de autoincompatibilidade são particularmente frequentes em populações com distribuições contínuas no espaço (muitos parceiros sexuais disponíveis) e com dispersão local de sementes; o inverso ocorre nas espécies colonizadoras, caracterizadas pela capacidade de dispersão a longa distância e por populações naturalmente esparsas. A dispersão local de pólen e de sementes facilita a endogamia porque o universo de potenciais dadores de pólen contém, provavelmente, uma alta densidade de indivíduos estreitamente aparentados (Cartwright, 2009).

O processo de domesticação das plantas cultivadas pelo Homem envolveu, por vezes, a seleção deliberada ou acidental de mutações que desativaram a autoincompatibilidade natural dos progenitores selvagens (Meyer et al., 2012). Apesar desse relaxamento em muitas culturas anuais, os sistemas de autoincompatibilidade mantêm, ainda assim, uma importância prática e económica enorme na agricultura moderna, sobretudo na arboricultura. Os pomares comerciais concentram o mesmo clone (e, implicitamente, o mesmo genótipo *S*) em vastíssimas áreas por imperativos de rentabilidade económica (e.g., redução dos custos de colheita, de processamento industrial e de aplicação calendarizada de fitofármacos). Para garantir a produtividade e a qualidade dos frutos é necessário consociar **cultivares polinizadoras**, compatíveis. Este é o motivo pelo qual as nespereiras e as amendoeiras cultivadas isoladamente não frutificam, ou dão pouco fruto, porque não têm plantas geneticamente compatíveis à distância de voo útil dos insetos polinizadores.

A compreensão dos intrincados mecanismos moleculares que regem a autoincompatibilidade tem registado avanços notáveis, abrindo caminho a uma verdadeira revolução biotecnológica na

agronomia. Embora o longo processo de domesticação natural tenha selecionado positivamente mutações que suprimiram a autoincompatibilidade em muitas culturas anuais, a moderna engenharia genética permite agora replicar esse processo evolutivo de forma cirúrgica e acelerada. Através da tecnologia de edição genómica CRISPR-Cas9 é agora possível inativar seletivamente os genes da autoincompatibilidade em espécies cultivadas tradicionalmente autoestéreis (Peer et al., 2025). Por exemplo, já existem linhas experimentais autocompatíveis de batateira (*Solanum tuberosum*) e de fruteiras da família Rosaceae que poderão, num futuro próximo, prescindir de cultivares polinizadoras nos pomares comerciais (Encina et al., 2023).

Xenia e metaxenia

Foi demonstrado que a polinização cruzada pode aumentar a produção e a qualidade de frutos e sementes em plantas autocompatíveis, sejam elas cultivadas ou não domesticadas. O efeito da origem (genótipo) do pólen nas características físicas e químicas dos frutos e das sementes divide-se, classicamente, em dois tipos: xenia e metaxenia (Denney & Martin, 1990).

A **xenia** refere-se ao efeito direto e visível do pólen nas propriedades do embrião e do endosperma, i.e., nas partes anatómicas do diásporo que são resultantes da singamia (fecundação). A xenia está, portanto, intimamente relacionada com o fenómeno da depressão endogâmica e do vigor híbrido (*heterose*). O exemplo pedagógico mais clássico de xenia observa-se no milho (*Zea mays*, Poaceae): quando os estigmas (as "barbas" da espiga) recebem uma mistura de pólen proveniente de variedades distintas, a espiga resultante exhibe grãos (cariopses) com endospermas de cores, formas ou composição totalmente diferentes, lado a lado.

A **metaxenia** compreende os efeitos do genótipo do pólen no fruto propriamente dito ou nas partes da semente de origem estritamente maternal (tegumento e perisperma). Fisiologicamente, admite-se que a metaxenia seja mediada pela síntese de fito-hormonas (e.g., auxinas e giberelinas) pelo embrião/endosperma híbrido em desenvolvimento; estas hormonas difundem-se para os tecidos maternos circundantes do ovário, alterando a sua força de atração de nutrientes (*sink strength*) e a sua via de desenvolvimento (Guo et al, 2022).

O fenómeno da metaxenia foi descrito originalmente na tamareira (*Phoenix dactylifera*, Arecaceae), onde se verificou que o pólen utilizado dita o tamanho final da tâmara e o seu tempo exato de maturação anatómica. Desde então, foi provado que a qualidade e a origem do pólen afetam a cor dos citrinos, das castanhas, das uvas, maçãs, dióspiros e peras; o teor em açúcares e o diâmetro de maçãs e pêssegos; bem como as datas da maturação do algodoeiro e do pistácio (Denney, 1992).

6. Polinização (II parte): polinização biótica e abiótica

Vetores e sistemas de polinização

Depois de maduros, os grãos de pólen disseminam-se em tétradas, aglomerados em grande número (e.g., as polínias das orquídeas) ou isoladamente (a condição mais frequente). Nas flores autogâmicas, o pólen acede ao estigma por ação da gravidade (condição mais frequente), por contacto físico direto das anteras com os estigmas, ou é transportado no interior da flor pelo vento ou por vetores animais (autogamia facilitada).

A polinização cruzada depende da ação de **vetores polínicos** (ou **agentes polínicos**). O conceito de **sistema de polinização** (ou mecanismo/modo de polinização; *pollination system*) expressa a estratégia de polinização evolutivamente adquirida pela planta. Os sistemas de polinização são tradicionalmente classificados em função do vetor polínico envolvido (Quadro 45; Figuras 281 e 282).

QUADRO 45. Sistemas de polinização

| Tipo | Descrição |
|---|---------------------------------|
| TIPOS MAIORES | |
| Polinização anemófila | Polinização pelo vento. |
| Polinização hidrófila | Água como vetor de polinização. |
| Polinização biótica | Polinização por seres vivos. |
| TIPOS DE POLINIZAÇÃO BIÓTICA (= ZOÓFILA) | |
| Polinização entomófila | Polinização por insetos. |
| Polinização ornitófila | Polinização por aves. |
| Polinização quiropterófila | Polinização por morcegos. |
| Polinização malacófila | Polinização por caracóis. |

Polinização abiótica

A **polinização abiótica** desenrola-se de forma passiva pela ação da água (hidrofilia) ou do vento (anemofilia).

Das muitas angiospérmicas aquáticas (suspensas na superfície ou no interior da massa de água, enraizadas ou não; **hidrófitos**) e semiterrestres (de ambientes húmidos, não suspensas na água; **helófitos**), só uma pequena fração tem a água como vetor de polinização. A hidrofilia é mais frequente entre as monocotiledóneas aquáticas do que nas suas equivalentes eudicotiledóneas (Figura 282).

Na **epi-hidrofilia**, o pólen (e.g., *Callitriche* e *Potamogeton*) ou as próprias flores ♂ destacadas da planta-mãe (*Vallisneria*) flutuam na superfície da água até, eventualmente, contactarem os estigmas das flores ♀. A **hipo-hidrofilia** é o tipo mais raro de hidrofilia (e.g., *Zannichellia* e *Zostera*) — o pólen, tão denso ou mais denso do que a água, é disperso no interior da massa de água ao encontro das flores ♀ e dos respetivos estigmas que permanecem submersos (Cox, 2003).

A **polinização anemófila** é de longe mais comum do que a hidrofilia (Figura 281-J,K,L). A anemofilia é secundária nas angiospérmicas, *i.e.*, desenvolveu-se em linhagens primitivamente entomófilas, pelo menos 42 vezes (Stephens et al., 2023). Pelo contrário, trata-se de um caráter ancestral (plesiomorfia) nas gimnospérmicas. Famílias ecológica e economicamente tão significativas como as poáceas, as ciperáceas, as juncáceas, as salicáceas ou as fagáceas são total ou maioritariamente anemófilas. Embora a zoofilia seja mais frequente em número absoluto de espécies, a anemofilia ganha uma relevância colossal se se considerar que as comunidades pratenses dominadas por gramíneas cobrem cerca de 40% da superfície terrestre emersa e as culturas agrícolas da mesma família (Poaceae) ocupam cerca de 69% da área cultivada global (Bardgett et al., 2021).

A maioria das plantas polinizadas pelo vento evoluiu de ancestrais entomófilos em resposta à escassez crónica de polinizadores ou a alterações profundas do habitat (Culley et al., 2002). A falta de polinizadores, quando não é compensada evolutivamente pela transição para a anemofilia, pode redundar na obrigatoriedade da autopolinização e, conseqüentemente, num beco sem saída evolutivo (Goodwillie et al., 2005). A migração evolutiva para a polinização anemófila é óbvia em alguns grupos de plantas de famílias predominantemente entomófilas; e.g., os freixos (*Fraxinus*) nas Oleaceae ou *Sanguisorba* nas Rosaceae. Curiosamente, alguns raros clados anemófilos retornaram, total ou parcialmente, à entomofilia; e.g., os ancestrais de *Buxus* (Buxaceae) e *Castanea* (Fagaceae) — dois géneros atualmente ambofílicos (polinizados quer pelo vento, quer por insetos) — eram estritamente anemófilos.

A polinização anemófila, sobretudo quando combinada de forma sinérgica com a monoiccia, a dioiccia ou com sistemas de autoincompatibilidade, tem um poderoso efeito na contenção da geitonogamia (Friedman & Barrett, 2009; Lloyd & Schoen, 1992; Renner & Ricklefs, 1995). No entanto, o sistema apresenta limitações: a seleção de gâmetas (competição de tubos polínicos) é frequentemente menos eficaz nas plantas anemófilas do que na zoofilia, dada a chegada mais intermitente e menos concentrada do pólen ao estigma (v. «Competição do pólen. Seleção de gâmetas»; Mulcahy & Mulcahy, 1987). Adicionalmente, as plantas anemófilas continuam sujeitas a sérias contingências climáticas, como a chuva intensa (que «lava» o pólen do ar), a total ausência de vento durante a ântese ou ventos excessivamente tempestuosos.

A polinização anemófila é mais eficiente e abundante em comunidades com elevada densidade de plantas da mesma espécie, situadas em territórios ventosos e pouco chuvosos durante a ântese —

como as pastagens, as estepes e as florestas temperadas e boreais. *Habitats* estruturalmente complexos, com plantas dispersas (baixa densidade populacional) e ambientes muito húmidos, como as florestas tropicais, são desfavoráveis à anemofilia porque envolvem perdas maciças de pólen interceptado pela folhagem (Culley et al., 2002). Em contraste, a anemofilia está sobrerrepresentada nas árvores porque deprime drasticamente a geitonogamia natural que fatalmente ocorreria nas árvores entomófilas de grande dimensão (onde os insetos forrageiam demoradamente a mesma copa) sem sistemas de autocompatibilidade (Friedman & Barrett, 2009).

Morfológicamente, o perianto (pétalas e sépalas) das flores anemófilas é nulo ou muito simplificado — o que reduz o investimento em recursos metabólicos. Adicionalmente, verifica-se que as plantas polinizadas pelo vento reduziram evolutivamente a dimensão de ramos, folhas e outras estruturas vegetativas na vizinhança imediata das superfícies recetivas. Estas estruturas poderiam atuar como obstáculos aerodinâmicos, interceptando inutilmente o pólen e reduzindo o número final de grãos que atingem os estigmas. É por este motivo que a ântese ocorre frequentemente antes do abrolhamento das folhas (nas espécies caducifólias) e as inflorescências se concentram na extremidade de ramos pendentes e flexíveis (amentilhos).

A polinização a longa distância, entre indivíduos não aparentados, é estatisticamente mais provável na anemofilia do que na zoofilia, e a «viagem» do pólen é totalmente independente das contingências da presença e da ecologia comportamental de um polinizador animal (e.g., a sensibilidade dos insetos ao frio ou à velocidade do vento). Na polinização biótica, o pólen é colocado com precisão diretamente no estigma pelo vetor animal; na polinização anemófila, não há forma ativa de dirigir o movimento do pólen a médias e longas distâncias. Contudo, a polinização anemófila não é tão estocástica (aleatória) quanto parece ser. A curta distância, experiências em túneis de vento indicam que muitas estruturas reprodutivas femininas têm um comportamento aerodinâmico altamente canalizado e, em alguns casos, parecem desviar preferencialmente as correntes de ar em direção aos micrópilos ou aos estigmas (Niklas, 1985; Friedman & Barrett, 2009).

Ainda assim, a aerodinâmica dos órgãos reprodutivos e adaptações morfológicas como os estigmas longos e plumosos não evitam um desperdício imenso de pólen, uma vez que os estigmas exploram apenas uma parte ínfima do volume tridimensional de ar atravessado pela nuvem polínica. Devido ao pólen em suspensão na própria copa, os riscos de autopolinização por gravidade ou vento fraco são reais, razão pela qual a incidência da dioécia e da dicogamia perfeitas é tão elevada nas plantas anemófilas (Lloyd & Schoen, 1992).

Consequentemente, estas plantas não têm outra alternativa biológica senão redirecionar os seus recursos e produzir massas imensas de pólen, um investimento massivo que, por vezes, compromete a alocação de energia para o desenvolvimento de primórdios seminais e sementes. Como muito bem sintetizou Darwin (1876): «*Com a ajuda dos sentidos e dos instintos dos insetos, o pólen seria transportado com incomparável maior segurança do que através do vento*».

Vimos anteriormente que a ântese escalonada no tempo (assincronia da ântese) — i.e., as flores abrirem de forma desfasada ao longo de um período de tempo relativamente longo — pode favorecer a polinização cruzada (v. «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»). Porém, esta assincronia pode dificultar o encontro dos gametas em populações

dispersas, sobretudo em plantas anemófilas. Do ponto de vista teórico, a **floração em massa** (*mass flowering*), i.e., a floração sincronizada num curto período de tempo, é selecionada positivamente se as espécies obtiverem ganhos de eficiência polínica (uma maior proporção de primórdios fecundados com um menor investimento relativo na produção de pólen). Estes ganhos de eficiência são particularmente prováveis nas plantas anemófilas, e sobretudo nas linhagens alogâmicas (Kelly & Sork, 2002). Pelo contrário, nas plantas zoófilas, a floração em massa arrisca-se a saturar a capacidade de resposta da comunidade local de polinizadores e converter-se num desperdício de recursos metabólicos (Willmer, 2011).

A floração em massa é um fenómeno comum e em enorme escala na natureza, o que explica a elevada concentração temporal dos surtos de alergias polínicas nas populações humanas. Este fenómeno é particularmente evidente na família das gramíneas (Poaceae). Nestas plantas, não é apenas a ântese, mas toda a fenologia reprodutiva que tende a desenvolver-se de forma sincronizada (ao nível da espécie) ao longo de vastas extensões territoriais (Kellogg, 2015).

Polinização biótica

Importância e razão de ser evolutiva

Entre 64% e 68% das famílias e cerca de 88% dos géneros e 90% das espécies de angiospérmicas são polinizados por animais (**polinização biótica**, polinização zoófila; *biotic pollination*) (Tong et al., 2023). Cerca de dois terços das angiospérmicas, inclusivamente, não produzem sequer semente sem a intervenção de polinizadores animais (Rodger et al., 2021). A proporção de espécies zoófilas aumenta de cerca de 78% nas regiões de clima temperado para 94% nos trópicos (Ollerton et al., 2011). A razão do declínio da polinização abiótica (sobretudo pelo vento) nas regiões tropicais poderá estar intrinsecamente relacionada com duas fortes limitações da anemofilia em ecossistemas florestais densos: a barreira física imposta pela folhagem da canópia, que reduz e bloqueia o fluxo de ar, e a altíssima diversidade biológica lenhosa, que faz com que os indivíduos da mesma espécie se encontrem, por norma, muito distanciados entre si. Neste cenário, vetores animais altamente móveis capazes de transportar o pólen de forma direcionada e a longas distâncias permite garantir o transporte de pólen entre conspécíficos isolados (Regal, 1982). É também por este motivo que nas regiões tropicais são mais frequentes as plantas com tipos altamente especializados de polinização; e.g., plantas polinizadas por um único tipo funcional de polinizador, como as aves ou os esfingídeos (borboletas da família Sphingidae) (Ollerton et al., 2011).

Além da elevada fiabilidade no encontro mútuo polinizador-planta aludida no parágrafo anterior, veremos adiante com exemplos entomológicos que a polinização biótica assegura um contacto preciso polinizador-antera e polinizador-estigma (v. «Polinização entomófila»). Este leque de vantagens permite que as espécies zoófilas produzam proporcionalmente muito menos pólen do que as espécies anemófilas. Os ganhos energéticos que advêm da eficiência na transferência de pólen por via biótica, a redução dramática do risco de oclusão do estigma por detritos ou pólen de outras espécies (pólen heteroespecífico) e as elevadas taxas de alogamia (decorrentes da evolução de mecanismos florais especializados que promovem o fluxo genético cruzado mediado por animais) explicam a hegemonia da polinização biótica na natureza. Por outro lado, a deposição

massiva e simultânea de pólen (muitas vezes aglomerado em massas viscosas) permitiu à maior parte das espécies zoófilas evoluir ovários com múltiplos primórdios seminiais, maximizando a produção de sementes por flor (ao contrário das plantas anemófilas, que frequentemente possuem apenas um) (Pacini & Hesse, 2005).

Tipos

Os sistemas de polinização biótica são, como seria expectável, classificados em função do vetor polínico (Quadro 45; Figuras 281 e 282). A identidade dos vetores polínicos animais é determinada com base em três critérios fundamentais: (i) visitação regular das flores (frequência da visitação); (ii) transporte de cargas polínicas significativas (avaliadas pelo número ou pela massa de grãos de pólen suspensos no corpo do vetor); e (iii) evidências experimentais (e.g., ensaios de exclusão de polinizadores). Os dados experimentais são os mais fiáveis e, infelizmente, os mais caros de obter e os menos frequentes na bibliografia.

A literatura é unânime: os insetos são o grupo animal com interações mais diversas e complexas com as plantas com flor. A polinização entomófila tem importantes vantagens evolutivas: os insetos estão disponíveis praticamente em todos os *habitats* de angiospérmicas e são fáceis de atrair em grande número com um reduzido investimento em estruturas de atração (e.g., pétalas) e em recompensas (e.g., néctar) (McCallum et al., 2013). Dada a sua importância, a polinização entomófila é tratada, com destaque, na próxima secção.

A polinização por morcegos e, sobretudo, por aves tem uma enorme expressão nos trópicos. A polinização por vertebrados voadores é energeticamente muito dispendiosa para as plantas, por estar associada a flores robustas, de longa duração e com abundantes recompensas (as aves e morcegos, sendo endotérmicos, com taxas metabólicas elevadíssimas e grande massa, consomem grandes quantidades de energia). Em contrapartida, estes vetores transportam grandes massas de pólen a longa distância (promovendo fortemente a polinização cruzada) e podem ser mais fiáveis em ambientes desfavoráveis ao voo de insetos polinizadores (e.g., no sub-bosque das florestas tropicais e em altas montanhas) (Fleming et al., 2009).

Nas Américas e em África, evoluíram de forma independente dois grupos de aves nectarívoras (que se alimentam de néctar) polinizadoras, respetivamente, a família Trochilidae (verdadeiros beija-flores ou colibris) e a família Nectariniidae (beija-flores-do-velho-mundo) (Figura 281-A). A similaridade morfológica das aves destas duas famílias é um conhecido exemplo de convergência evolutiva. Investigadores portugueses mostraram que, na Europa, aves passeriformes omnívoras ou insetívoras, como a comum toutinegra-de-barrete (*Sylvia atricapilla*), se alimentam de néctar e transportam pólen entre flores, mimetizando o comportamento das aves nectarívoras e preenchendo um nicho ecológico deixado vago com a sua extinção no Velho Continente durante o Oligocénico (da Silva et al., 2017). O medronheiro (*Arbutus unedo*) é uma das plantas beneficiadas por esta ornitofilia oportunista, menos especializada e eficiente.

Estão ainda descritos casos raros de polinização por moluscos, répteis e até por mamíferos não voadores. Estes tipos incomuns de vetores polínicos ganham alguma importância em ambientes insulares como alternativa evolutiva às interações entomófilas. A lagartixa-da-madeira (*Teira dugesii*) tem, por exemplo, um papel relevante na polinização de espécies endémicas icónicas da

ilha da Madeira, como a *Musschia aurea* (Campanulaceae) e o *Echium candicans* (Boraginaceae)(Câmara & Jesus, 2025; Esposito et al., 2021).

Os polinizadores apresentam características anatômicas, neurossensoriais e ecológicas díspares: as aves são pesadas, os morcegos operam de noite, as abelhas têm língua curta ou longa e veem o UV, as borboletas pousam ou pairam (mais informação nos Quadros 48 e 49). Ao longo de milhões de anos, a estrutura das flores evoluiu em função das características dos polinizadores animais, adquirindo arquiteturas, cores, odores e recompensas específicas para selecionar os vetores mais eficientes, excluir os fitófagos e garantir a fidelidade dos vetores. Esta especialização biológica explica a notável evolução de traços morfológicos convergentes em famílias de plantas muito distintas (v. «Síndromes de polinização»). Porém, a especialização tem, como veremos, riscos e limites (v. «Coevolução polinizador animal-planta polinizada»).

Recompensas

A polinização biótica envolve, geralmente, uma relação mutualista, i.e., uma interação biológica com vantagens recíprocas: o vetor animal recebe uma **recompensa alimentar** em troca do serviço de polinização (v. «Interações ecológicas com plantas»). O aumento da quantidade e/ou da qualidade das recompensas pode resultar em visitas mais prolongadas dos polinizadores e/ou numa probabilidade acrescida de visitação de outras flores da mesma espécie num futuro próximo — com óbvios ganhos de eficácia e eficiência na polinização cruzada. Em resumo, mais e melhores recompensas traduzem-se, eventualmente, num acréscimo de *fitness* da planta polinizada, o critério supremo sobre o qual trabalha a evolução por adaptação (Ohashi & Yahara, 1999).

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de recompensa alimentar:

- **Néctar:** essencialmente uma fonte de energia rápida para os polinizadores; a concentração de açúcares no néctar está intimamente correlacionada com o tipo de polinizador.
- **Pólen:** fornece lípidos e proteínas essenciais; cerca de 8–10% das angiospérmicas oferecem pólen como única recompensa (Buchmann, 1983).

Referem-se ainda três tipos menos frequentes, de recompensa. O consumo direto de peças da flor está associado a relações mutualistas ancestrais (e.g., a polinização cantarófila de muitas magnoliídeas por escaravelhos), sendo os estames os tecidos mais consumidos. Algumas espécies recompensam os seus polinizadores fornecendo *habitat* e tecidos nutritivos para o desenvolvimento das larvas (*nursery pollination*), fenómeno descrito adiante a respeito da polinização nas figueiras (*Ficus*). Cerca de 600 espécies de orquídeas neotropicais produzem substâncias voláteis irresistíveis para os machos de um grupo peculiar de himenópteros: as abelhas da tribo Euglossini (Apidae). Estas fragrâncias perfumadas são ativamente recolhidas e acumuladas num órgão especial nas patas posteriores dos machos, para depois serem utilizadas em paradas nupciais (Figura 283) (Ramírez et al., 2011). Algumas plantas tropicais (e.g., família Malpighiaceae) produzem óleos ricos em energia em glândulas específicas (elaióforos), que são recolhidos por abelhas solitárias especializadas para aprovisionar os seus ninhos e alimentar as larvas (Buchmann, 1987).

Embora seja consensual que o alimento é a principal recompensa, não é a única. A flor pode oferecer um microclima termicamente favorável para os polinizadores (e.g., temperatura ou humidade relativa mais elevadas no interior da corola), protegendo-os da congelação ou da dessecação. Por exemplo, López-Urbe et al. (2025) demonstraram que as flores de duas espécies de aboboreiras (*Cucurbita*) manipuladas artificialmente de modo a reduzir a humidade no seu interior foram significativamente menos visitadas; e que, quanto mais seco for o ar ambiente, maior é a presença de polinizadores abrigados nestas flores.

Sinalização floral

Para cativar a atenção dos polinizadores, não basta oferecer recompensas; é preciso publicitar a sua existência. As plantas zoófilas servem-se de sinais olfativos, visuais e/ou táteis. Os insetos possuem um sentido do olfato apuradíssimo, do qual dependem para localizar parceiros sexuais, descobrir alimentos, encontrar locais para oviposição e escapar a predadores (e.g., detetando sinais de alarme). Na flor, os sinais olfativos captam a atenção dos insetos a longa distância. Relativamente à visão, embora o olho composto dos artrópodes tenha menor resolução do que o dos vertebrados, os insetos distinguem perfeitamente e memorizam cores, tamanhos e formas (Chittka & Raine, 2006). No ato da polinização entomófila, a visão atua a curta distância, complementando o olfato. Os sinais táteis, por seu turno, atuam apenas quando o inseto já se encontra pousado na flor. Em resumo, as plantas recorrem a uma **sinalização floral multimodal** (*multimodal floral signaling*) que envolve odores para atrair ao longe, a visão para guiar ao perto e o tato para posicionar e orientar o inseto após o contacto.

As aves respondem sobretudo a sinais visuais, uma vez que o seu sentido do olfato é mais limitado. Consequentemente, as plantas ornitófilas são geralmente muito vistosas e sem cheiro (Figuras 288 e 281-B). Os morcegos polinizadores, por outro lado, integram o sentido do olfato com a ecolocalização (Gonzalez-Terrazas et al., 2016). O odor atrai os morcegos a longa distância, enquanto os sinais de sonar fornecem informação detalhada sobre a localização e a posição exata das flores — muitas plantas quiropterófilas desenvolveram peças florais com formas específicas que funcionam como «guias acústicas», refletindo intensamente os ultrassons emitidos pelos morcegos (Von Helversen & Von Helversen, 2003).

Os **sinais olfativos** são emitidos por osmóforos, normalmente sediados no perianto (e.g., na coroa dos narcisos, *Narcissus*). São constituídos por misturas voláteis de composição química variável consoante o polinizador-alvo; e.g., odores doces e florais para atrair abelhas, ou odores fétidos semelhantes a proteínas em decomposição (odor a carne podre) para atrair moscas. A putrescina e a cadaverina são duas moléculas comumente emanadas quer por flores polinizadas por dípteros, quer por cadáveres (Urru et al., 2011). Foi proposto que as fragrâncias florais teriam evoluído antes dos sinais visuais, derivando de compostos químicos com a função original de deter a herbivoria por insetos, possivelmente nas gimnospérmicas ancestrais (Pellmyr & Thien, 2006).

Os **sinais visuais** envolvem a cor, o tamanho e a forma geométrica de peças da flor. Expressam-se, por exemplo, no perianto (e.g., pétalas coloridas das Liliaceae, padrões e pelos em *Iris* e guias ultravioletas em *Caltha* [Ranunculaceae]; Figura 284), nos estames (e.g., estames vistosos das Myrtaceae e Mimosoideae) ou na inflorescência como um todo (e.g., inflorescências comosas da *Lavandula* [Lamiaceae] e as grandes brácteas de *Mussaenda* [Rubiaceae]; Figuras 146 e 156).

Embora o espectro visual seja diferente, a cor é também crucial para as plantas polinizadas por espécies notívagas (morcegos e borboletas noturnas), justificando o facto de estas flores serem caracteristicamente brancas ou verde-pálidas, de modo a maximizarem o contraste visual refletindo a luz lunar e estelar (Willmer, 2011).

A cor percebida pelos animais é o somatório dos comprimentos de onda refletidos pela flor. Comparando com a visão humana, muitas aves estendem o seu espectro do visível até ao ultravioleta (UV). As abelhas, por sua vez, não veem o vermelho puro, mas são muito sensíveis ao UV. As borboletas diurnas habitam um mundo de cor mais similar ao dos humanos (Barth, 1991). As flores zoófilas tendem a refletir a luz solar nos comprimentos de onda mais facilmente discrimináveis pelos seus agentes polinizadores preferenciais: por isso, as flores ornitófilas são geralmente vermelhas ou laranjas; as flores melitófilas são frequentemente violetas, azuis ou amarelas; e as flores polinizadas por borboletas apresentam cores muito variadas (Shrestha et al., 2013; Barth, 1991; Quadro 48). Isto não significa que as abelhas nunca visitem flores vermelhas. A papoila-das-searas (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae), que pontua de vermelho os campos mediterrânicos, possui uma forte refletância UV. As flores que refletem estritamente no vermelho — sem cor UV e, portanto, percebidas como pretas ou cinzentas pela abelha — podem, ainda assim, atraí-las pelo forte odor ou pelo contraste da sua forma no meio da folhagem. Além disso, evidências sugerem que o espectro visual das abelhas se estende o suficiente nos grandes comprimentos de onda para lhes conferir alguma sensibilidade residual ao vermelho (Chittka & Waser, 1997).

A cor ultravioleta é ubíqua no mundo vegetal e altamente atrativa para as abelhas (Figura 284-B; Cronin & Bok, 2016). Ter a capacidade de ver o UV confere uma importante vantagem ecológica ao inseto: por exemplo, aumenta o contraste visual das superfícies em relação à densa folhagem verde dos ambientes florestais (Tedore & Nilsson, 2019). É provável que esta tenha sido a pressão seletiva que impulsionou a evolução e a manutenção da visão UV nos insetos ancestrais (muito antes da origem das flores), uma capacidade sensorial que foi posteriormente «manipulada» e cooptada pelas angiospérmicas para atrair polinizadores.

As **guias nectaríferas** (*nectar guides*) são sinais periânticos visuais e/ou táteis muito frequentes em plantas cuja morfologia dificulta o acesso direto ao néctar. Geralmente, assumem a forma de linhas, veios ou pontos (no espectro visível humano ou apenas em UV), ou ainda linhas de pelos e papilas, formando um padrão convergente que irradia em direção à fauce (garganta) da flor. Por vezes, reduzem-se a uma densa mancha escura no centro (as chamadas *guias UV*; Figura 284-B). Estas guias funcionam como os sinais de uma pista de aterragem de aviação, neste caso, assinalando a proximidade da recompensa e encaminhando os indivíduos polinizadores e/ou a sua probóscide na direção exata do nectário (Figura 284-C) (Leonard & Papaj, 2011).

A manutenção de uma elaborada — e metabolicamente dispendiosa — sinalização floral (pétalas gigantes, pigmentos, odores) pressupõe que: (i) os polinizadores possuem um sistema nervoso capaz de ler, interpretar e memorizar; e que (ii) estes sinais estão fidedignamente correlacionados com a presença de recompensas (Knauer & Schiestl, 2015). A capacidade de os polinizadores distinguirem e aprenderem corretamente as flores pela simetria, tamanho, cor ou odor é adaptativa: os indivíduos ou as colónias (no caso de insetos eussociais) mais ágeis a quantificar e memorizar as flores mais proveitosas obtêm mais recursos vitais para a sua própria

reprodução (Raine & Chittka, 2008).

Dado que os vertebrados gastam desproporcionalmente mais energia por evento de polinização do que os insetos, as plantas ornitófilas e quiropterófilas são obrigadas a produzir volumes substanciais de néctar. Esta abundância atrai inevitavelmente insetos oportunistas que poderiam consumir a recompensa sem realizar a polinização (ladrões de néctar). Para proteger este elevado investimento metabólico, as plantas exploram as capacidades físicas e cognitivas superiores dos vertebrados (e.g., aprendizagem motora e manipulação espacial). Desenvolvem assim arquiteturas florais complexas (e.g., perianto rígido, corolas muito tubulares e néctar oculto) que funcionam como verdadeiros «filtros ecológicos»: as aves e os morcegos aprendem rapidamente a aceder à recompensa, ao passo que o acesso se revela morfológica ou cognitivamente intransponível para a maioria dos insetos, evitando o roubo do néctar (Castellanos et al., 2004; Willmer, 2011).

Qualidade e desempenho de um polinizador

Apesar de as abelhas (família Apidae e linhagens afins da superfamília Apoidea) serem, globalmente, os principais polinizadores das angiospérmicas, nem sempre são eficientes. Por exemplo, quando uma abelha solitária muito pequena (e.g., *Andrena* subgén. *Micrandrena*, Andrenidae) visita flores grandes (e.g., as estevas, *Cistus* spp., Cistaceae), raramente consegue tocar nos estigmas, comportando-se, na prática, como um mero fitófago ladrão de pólen. Do mesmo modo, admite-se que a maioria dos coleópteros que visitam as flores é mais destrutiva do que benéfica, porque mastigam grandes massas de pólen, consomem vorazmente as peças florais e, por possuírem um exosqueleto e élitros lisos, transportam pouco pólen (Barth, 1991). Na perspetiva da planta, os polinizadores não são todos iguais e nem todas as visitas são desejáveis (Quadro 46).

QUADRO 46. Qualidade e desempenho de um polinizador

A **qualidade de um polinizador** (*pollinator quality*) e conceitos afins são intensamente debatidos na bibliografia botânica. Sem entrar em grandes detalhes conceptuais e terminológicos, um bom polinizador tem de ser simultaneamente eficaz e eficiente a realizar o serviço de polinização.

- **Eficácia de um polinizador** (*effective*): se, em cada visita, deposita no estigma grãos de pólen viáveis e coespecíficos em grande número (uma métrica empiricamente quantificada na literatura como *Single Visit Deposition* ou SVD).
- **Eficiência de um polinizador** (*efficient*): se deposita nos estigmas uma proporção elevada dos grãos de pólen que recolhe das anteras.

Ao contrário do conceito de eficácia, o conceito de eficiência pondera os custos metabólicos do pólen que é desviado pelo animal para outras funções que não a polinização (e.g., provisão de alimento para larvas e insetos adultos) (Ne'eman et al., 2010). Para ser amplamente eficaz, um polinizador tem de ser competente a contactar os estames e os pistilos (de preferência de flores de indivíduos distintos), demonstrar uma elevada constância floral e, de preferência, possuir alguma especificidade nas suas preferências alimentares.

Em contraste, um polinizador de fraca qualidade (pouco eficiente), por exemplo, colhe grandes massas de pólen, mas tem hábitos de limpeza apurados e transporta o pólen empacotado em locais inacessíveis aos estigmas (e.g., nas corbículas das patas traseiras); ou tem uma superfície corporal desfavorável à aderência dos grãos de pólen (e.g., insetos glabros); ou exhibe uma fisionomia que o impede de contactar adequadamente com as anteras e os estigmas. É do interesse evolutivo das plantas maximizar as visitas por bons polinizadores (aumentando a frequência da sua visitação, i.e., o número de visitas por flor e por unidade de tempo) e, de algum modo, rejeitar estruturalmente os maus polinizadores.

Em suma, o **desempenho de um polinizador** (*pollinator performance*) é efetivamente o produto da sua qualidade pela sua frequência de visitação. Um polinizador de visitação frequente (mesmo que de qualidade mediana) fecunda um elevado número de primórdios seminiais à escala da planta ou da população. No entanto, um polinizador com um desempenho excepcional na transferência individual de pólen consegue maximizar o sucesso reprodutivo da planta mesmo com uma frequência de visitação muito baixa (Ne'eman et al., 2010).

O pólen de uma planta generalista que atraia uma vasta e indiferenciada gama de insetos corre um enorme risco de não chegar ao destino certo. Esta probabilidade de falha é tanto maior quanto maior for a diversidade e menor a qualidade dos visitantes, ficando também a flor exposta a ladrões de néctar e antófagos (fitófagos de flores). Assim, reduzir evolutivamente o universo de visitantes a um clube restrito de "bons polinizadores" (Quadro 46) confere óbvias e enormes vantagens seletivas à planta.

Os polinizadores apresentam características anatómicas, neurosensoriais e ecológicas díspares: as aves são pesadas, os morcegos operam de noite, as abelhas têm língua curta ou longa e veem o UV, as borboletas pousam ou pairam (mais informação nos Quadros 48 e 49). Ao longo de milhões de anos, a estrutura das flores evoluiu em função das características dos polinizadores animais, adquirindo arquiteturas, cores, odores e recompensas específicas para selecionar os vetores mais eficientes, excluir os fitófagos e garantir a fidelidade dos vetores. Esta especialização biológica explica a notável evolução de traços morfológicos convergentes em famílias de plantas muito distintas (v. «Síndromes de polinização»). Porém, a especialização tem, como veremos, riscos e limites (v. «Coevolução polinizador animal-planta polinizada»).

Pese embora as extraordinárias adaptações dos polinizadores para transferir pólen entre flores, é errado afirmar que uma abelha ou um beija-flor «evoluíram com o propósito de polinizar flores». Na realidade, a seleção natural otimizou a estrutura e o comportamento dos animais polinizadores para a extração, recolha e consumo máximos de energia (néctar) e proteína (pólen) em seu próprio proveito. O «serviço de polinização» que prestam é um subproduto evolutivo — uma consequência inevitável imposta pelas restrições morfológicas que as flores desenvolveram para os manipular,

também elas, em seu próprio proveito. A coevolução entre polinizadores e plantas assenta, assim, num profundo e inultrapassável conflito de interesses (Bronstein, 2001; Willmer, 2011) (v. «Conflito polinizadores-plantas polinizadas. Ladrões de pólen e néctar»).

Ainda assim, estes milhões de anos de coevolução antagonista e mutualista traduziram-se numa dependência ecológica absolutamente irreduzível: as angiospérmicas zoófilas dependem dos polinizadores animais para a sua reprodução sexual e para gerar variação genética perante um mundo em mutação; e, em contrapartida, uma fração imensa da biodiversidade animal global colapsaria rapidamente sem o combustível doce e o pólen nutritivo fornecidos pelo engenho das flores.

Polinização entomófila

Importância

A evolução dos insetos é anterior à das angiospérmicas. A informação fóssil e filogenética indica que as relações mutualistas entre as plantas com flor e os insetos polinizadores causaram uma diversificação explosiva de ambos os grupos no Cretácico Inferior. Hoje, cerca de 65% das angiospérmicas são entomófilas (Dietz, 1982). A importância da entomofilia é francamente superior se a contabilidade for feita ao nível da família e do género, ou se se excluírem as commelinídeas anemófilas (e.g., gramíneas e ciperáceas). Mais de 20% das espécies de insetos dependem das flores para se alimentarem (Dietz, 1982). A polinização por aves e morcegos é francamente menos comum: estima-se que, dos cerca de 13 000 géneros de plantas com flor, apenas 500 tenham espécies polinizadas por aves e 250 por morcegos (Sekercioglu, 2006).

A polinização das plantas aquáticas constitui uma evidência indireta das vantagens intrínsecas da entomofilia. A esmagadora maioria das plantas dulçaquícolas obrigatórias (hidrófitos) reteve a polinização entomófila ancestral: durante o período reprodutivo, elevam as flores acima da superfície da água, expondo-as aos insetos polinizadores (e.g., *Nymphaea*, *Nuphar*, *Pontederia*, *Ranunculus*, *Menyanthes*) (Philbrick & Les, 1996).

Klein et al. (2007) analisaram as características da polinização nas principais plantas alimentares cultivadas no mundo (Quadro 47). Das 115 principais culturas globais avaliadas, 87 (76%) dependiam (em diferentes graus) de polinização animal e 28 (24%) espécies não dependiam de qualquer intervenção animal. Contudo, a polinização entomófila perde relevância quando a análise é efetuada em volume de produção, e não em número de espécies. Cerca de 60% da produção global de alimentos em volume provém de culturas que não dependem da polinização animal, entre as quais se destacam os cereais (que são estritamente anemófilos). Ainda assim, cerca de 30% da área agrícola cultivada à escala planetária depende de polinizadores animais.

Os insetos são os principais polinizadores animais das plantas com flor zoófilas, cultivadas ou selvagens, e a biologia da polinização das plantas entomófilas é mais bem conhecida e mais diversa do que a de outras espécies animais. Por conseguinte, a polinização por insetos — e, em particular, a polinização melitófila (por abelhas) — dominará as páginas que se seguem.

QUADRO 47. Algumas plantas cultivadas estritamente a muito dependentes da polinização por insetos (Junqueira et al. 2001, Klein et al. 2007)

| Cultura | Sistema de reprodução | Polinizador |
|---|--|---|
| <i>Citrullus lanatus</i> (melancia) | Monoica, autocompatível. | Abelha-melífera (<i>Apis mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (<i>Bombus</i> spp.). |
| <i>Cucumis melo</i> (melão) | Monoica ou andromonoica, autocompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (<i>Bombus</i> spp.). |
| <i>Cucurbita maxima</i> , <i>C. moschata</i> , <i>C. pepo</i> (abóboras) | Monoica, autocompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>) e abelhas solitárias (vários grupos). |
| <i>Cucumis sativus</i> (pepino) | Monoica ou andromonoica, autocompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (gén. <i>Bombus</i>). |
| <i>Fagopyrum esculentum</i> (trigo-sarraceno) | Hermafrodita, autoincompatível, distílica. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>). |
| <i>Actinidia chinensis</i> (quivi) | Dioica. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias e abelhões (gén. <i>Bombus</i>). |
| <i>Annona squamosa</i> (anoneira) | Hermafrodita. | Escaravelhos (fam. Nitidulidae). |
| <i>Averrhoa carambola</i> (caramboleira) | Hermafrodita, autoincompatível, distílica. | Abelhas (gén. <i>Apis</i>). |
| <i>Eriobotrya japonica</i> (nespereira) | Hermafrodita, autoincompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>) e abelhões (<i>Bombus</i> spp.). |
| <i>Malus domestica</i> (macieira) | Hermafrodita, geralmente autoincompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias, abelhões (<i>Bombus</i> spp.) e sirfídeos (Syrphidae). |
| <i>Mangifera indica</i> (mangueira) | Andromonoica, autocompatibilidade variável consoante as cultivares. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas-sem-ferrão (gén. <i>Trigona</i>), dípteros, formigas e vespas. |
| <i>Passiflora edulis</i> (maracujazeiro) e <i>P. alata</i> (maracujazeiro-doce) | Hermafrodita, maioria das cultivares autoincompatíveis. | Os apídeos do gén. <i>Xylocopa</i> são os polinizadores mais eficientes. A abelha-melífera tem frequentemente um efeito contraproducente (roubo de pólen/néctar). |
| <i>Persea americana</i> (abacateiro) | Hermafrodita, autoincompatível, dicogâmica. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas-sem-ferrão e abelhas solitárias. |
| <i>Prunus</i> spp. (prunoideas) | Hermafrodita, autocompatibilidade variável (e.g., pessegueiro é autocompatível; amendoeira e cerejeira são autoincompatíveis). | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias, abelhões (gén. <i>Bombus</i>) e dípteros. |
| <i>Pyrus communis</i> (pereira) | Hermafrodita, autoincompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhões (<i>Bombus</i> spp.) e abelhas solitárias. |

| Cultura | Sistema de reprodução | Polinizador |
|--------------------------------------|---|--|
| <i>Rubus</i> spp.(silvas/framboesas) | Hermafrodita, autocompatível. | Abelha-melífera (<i>A. mellifera</i>), abelhas solitárias, abelhões (gén. <i>Bombus</i>) e sirfídeos (Syrphidae). |
| <i>Theobroma cacao</i> (cacaueiro) | Hermafrodita, autoincompatibilidade variável consoante as cultivares. | Dípteros das famílias Cecidomyiidae e Ceratopogonidae. |

Os principais grupos de insetos polinizadores

A grande maioria dos insetos polinizadores reparte-se pelas ordens Hymenoptera (abelhas e vespas), Lepidoptera (borboletas diurnas e noturnas), Diptera (moscas), Coleoptera (escaravelhos) e Thysanoptera (tripés ou tisanópteros). A presença de insetos de outras ordens nas flores é geralmente accidental ou de importância ecológica secundária. As principais características destes grupos de insetos encontram-se resumidas no Quadro 49.

Os insetos polinizadores podem ser organizados em grupos funcionais (e.g., himenópteros libadores, moscas com aparelho bucal longo, entre muitos outros) que se comportam de forma análoga na flor e exercem pressões seletivas semelhantes. Estas pressões, por sua vez, revelam-se em morfologias convergentes nas plantas (e.g., tubo da corola comprido ou alargado e mecanismos de apresentação do pólen) (Fenster et al., 2004) (v. «Síndromes de polinização»; Quadros 48 e 49). Trata-se de morfologias similares, mas não estritamente coincidentes, uma vez que a mesma pressão de seleção pode desencadear respostas evolutivas distintas que conferem vantagens adaptativas equivalentes às plantas (Niklas, 1988).

Coletivamente, os himenópteros constituem o mais importante grupo de insetos polinizadores. O arquétipo do polinizador, a abelha-melífera (*Apis mellifera*), chega a transportar até 30% do seu peso vivo em pólen (Figura 286). Os cerca de 3 milhões de pelos que lhe revestem o corpo, das patas à cabeça, estão otimizados para funções diferenciadas de captura, limpeza e armazenamento do pólen. O pólen agarra-se com extrema facilidade a este revestimento piloso — por exemplo, a distância de inserção dos pelos na cabeça da abelha coincide com o diâmetro médio dos grãos de pólen de muitas das suas flores preferidas (Amador et al., 2017).

Com a ajuda do aparelho bucal e de escovas localizadas nas patas anteriores, as fêmeas recolhem e aglomeram os grãos de pólen em pelotas. Estas são posteriormente armazenadas e transportadas até à colmeia em depressões circunscritas por sedas rígidas, localizadas nas tíbias das patas traseiras, designadas por corbículas. Durante o processo, o pólen é misturado com néctar e saliva (rica em enzimas) para prevenir a sua germinação e evitar que as pelotas se desfaçam durante o voo.

As abelhas — i.e., o clado Anthophila da superfamília Apoidea — são um vasto grupo de himenópteros de primordial importância evolutiva e ecológica para as angiospérmicas, com mais de 20 000 espécies descritas a nível mundial (ca. 712 em Portugal) (Danforth et al., 2019; Wood et al., 2020). Ao contrário da perceção pública, a esmagadora maioria das abelhas é solitária (não eussocial). Embora morfologicamente diversas, são frequentemente mais pequenas do que a abelha-melífera (com notáveis exceções, como os abelhões do género *Bombus*) e carecem de

corbículas (à exceção destas mesmas linhagens). Partilham, contudo, uma densa pilosidade (também com exceções notáveis) e a mesma dependência estrita dos recursos florais para a sua alimentação e aprovisionamento dos ninhos (à exceção das espécies cleptoparasitas; ca. 15% das espécies) (Danforth et al., 2019). Para compensar a ausência de corbículas, muitas espécies possuem estruturas alternativas de transporte de pólen, como as escopas abdominais ou tibiais dos megachilídeos.

A abelha-melífera diz-se **poliléctica** porque tem uma **dieta generalista** (recolhe pólen de mais de 100 famílias de plantas). Estima-se, porém, que mais de metade das abelhas mundiais (Apoidea) seja **oligoléctica**, i.e., possua uma dieta polínica especializada (Michener, cit. em Michez et al., 2019). Por exemplo, várias abelhas da família Melittidae alimentam-se preferencialmente de pólen de Asteraceae (compostas) (Michez et al., 2008).

Embora a abelha-melífera receba a maior atenção mediática e agronómica, estudos à escala global demonstram que as abelhas solitárias (e outros polinizadores selvagens) são frequentemente muito mais eficientes na função de polinizadores de plantas, cultivadas ou silvestres, do que a *A. mellifera* (Garibaldi et al., 2013). As razões variam consoante a combinação específica abelha-planta, mas incluem: (i) um voo primaveril mais precoce e tolerante a temperaturas mais baixas (e.g., abelhões do género *Bombus*, Apidae); (ii) tendência para visitar menos flores por indivíduo e empreender voos mais longos entre plantas incrementando a proporção da polinização cruzada; (iii) um comportamento forrageador centrado na recolha de pólen e de néctar (a abelha-melífera tem muitas vezes um foco quase exclusivo no néctar, o que pode prejudicar o contacto com as anteras); (iv) a especificidade alimentar de muitas espécies (incrementa a eficiência da polinização); (v) a ausência de corbículas e de hábitos de limpeza exaustivos, o que faz com que transportem mais pólen solto e disponível para contactar os estigmas (e.g., *Osmia* e *Megachile*, Megachilidae); (vi) a capacidade de algumas espécies realizarem polinização por vibração (*buzz pollination*), essencial para aceder ao pólen em anteras poricidas; (vii) uma maior resistência a pragas e doenças específicas (frente às quais a abelha-melífera se tem revelado muito frágil); e, naturalmente, (viii) a sua presença autónoma, independente do manejo humano.

Embora seja possível atingir densidades elevadas de polinizadores (indivíduos/área) com a abelha-melífera e, no caso das plantas cultivadas, otimizar artificialmente a sua presença em sincronia com a fenologia da flor (e.g., uso de colmeias transumantes), veremos adiante que o seu comportamento forrageador e o seu menu generalista podem até ter efeitos perversos na polinização. Em suma, as abelhas solitárias atuam como um seguro ecológico insubstituível perante o declínio global das populações de *A. mellifera* (Winfrey et al., 2007).

Qualquer discussão sobre a ecologia evolutiva da polinização estaria, contudo, incompleta sem uma referência às abelhas da tribo Meliponini (Apidae). As chamadas abelhas-sem-ferrão, ou meliponíneos, são abelhas corbiculadas e eussociais (com colónias permanentes) de distribuição pantropical (Américas, África e Ásia). A sua importância ecológica e agronómica é frequentemente negligenciada na literatura da especialidade, tendencialmente eurocêntrica. São os polinizadores nativos dominantes em muitos ecossistemas florestais tropicais de baixa latitude. Além do seu papel ecológico insubstituível, polinizam inúmeras culturas de elevado valor económico, como o açaí, o café, o maracujá e o guaraná, complementando ou mesmo superando a eficiência da abelha-melífera nestes territórios (Slaa et al., 2006). Produzem um mel singular, de grande valor

de mercado, em colmeias comerciais.

Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores

No ponto «Geitonogamia» referiram-se quatro aspetos fundamentais do comportamento forrageador dos polinizadores, bem marcados nas abelhas, que reduzem os riscos de autogamia: (i) arrastamento do pólen; (ii) a constância floral; (iii) o hábito de visitar apenas uma pequena fração das flores de cada inflorescência (ou da planta inteira) antes de se moverem para outro indivíduo; e (iv) as enormes necessidades energéticas e nutricionais destes insetos em néctar e pólen. Recuperam-se agora estes temas, com mais detalhe.

Ainda que os polinizadores visitem, sequencialmente, várias flores na mesma planta, o pólen proveniente de indivíduos visitados previamente não se esgota de imediato (Marshall & Ellstrand, 1985). Este fenómeno denomina-se *pollen carryover*, traduzível como arrastamento do pólen. O arrastamento é propiciado por certas características fenotípicas do animal, como a presença de um denso revestimento de pelos. Portanto, dentro de determinados limites, a permanência de um inseto nas flores de um dado indivíduo não impossibilita a polinização cruzada. Aliás, o arrastamento do pólen foi uma pré-condição ecológica para a coevolução polinizadores-plantas e para a evolução de sistemas promotores da alogamia.

Por causas que adiante se explicam (v. «Mutualismo obrigatório»), os casos extremos de dependência estrita entre planta e polinizador são raros na natureza — a maior parte das plantas é visitada por comunidades de polinizadores mais ou menos generalistas (embora não sejam todos de igual qualidade). Constatou-se, no entanto, que muitos polinizadores generalistas, e em particular a abelha-melífera, mostram uma elevada constância floral (*floral constancy*), i.e., têm a tendência para visitar flores da mesma espécie ao longo de uma jornada de colheita de néctar e pólen, rejeitando, eventualmente, flores coocorrentes mais ricas em recompensas (Figura 286; Waser, 1986). Consequentemente, o pólen coespecífico, arrastado de flor em flor e entre plantas da mesma espécie, não se dilui com o pólen proveniente de outras espécies — e os riscos de oclusão do estigma com pólen heteroespecífico são muito menores. Por esta razão, as colmeias de abelha-melífera introduzidas para polinizar campos de cebolas híbridas ou pomares de amendoeiras em plena ântese, por exemplo, não se distraem excessivamente com as plantas infestantes e ruderais.

Estão publicadas várias hipóteses para explicar a constância floral. Os autores da **hipótese do investimento em aprendizagem** (*learning investment hypothesis*) defendem que a mudança frequente de alvo floral exige um período de reaprendizagem motora e sensorial por parte do polinizador para aceder à recompensa, resultando em assinaláveis perdas de eficiência forrageadora. Os custos energéticos inerentes a esta mudança de espécie seriam, por sua vez, agravados pelas limitações cognitivas dos polinizadores (a capacidade de reter na memória as competências motoras de manipulação para múltiplas flores complexas em simultâneo é limitada nos insetos) (Chittka et al., 1999).

A constância floral e o forte efeito seletivo da estrutura da flor na comunidade de polinizadores dependem, obviamente, das capacidades cognitivas dos animais. Não obstante o seu diminuto

tamanho, as abelhas demonstram formas sofisticadas de aprendizagem: aprendem a reconhecer a cor, a forma, o odor, a textura e até a carga eletrostática das flores, relacionando essas propriedades com a oferta de recompensas acessíveis e nutritivas (Barth, 1991; Muth et al., 2016). Estas capacidades cognitivas são adaptativamente vantajosas porque diminuem o dispêndio de energia durante a colheita, focando a atenção do inseto nos alimentos mais proveitosos (Barth, 1991; Vanderplanck et al., 2014). Insetos eussociais (e.g., abelha-melífera) têm ainda a vantagem de dispor de formas de comunicação complexas de localização e de descrição da abundância de recursos alimentares às companheiras (von Frisch, 1994).

Os insetos polinizadores seguem regras inatas ou aprendidas na forma como se movem nas flores de uma inflorescência, otimizando a recolha de energia por unidade de energia despendida no movimento (Pyke, 1978b) — na natureza, os erros comportamentais têm sempre um custo reprodutivo. Por que razão, então, não visitam todas as flores abertas de uma inflorescência? Por que razão mudam frequentemente de planta? Os estudos de Pyke (1978a, 1978b, 1979) e de Zhao et al. (2016) com apídeos do género *Bombus* em inflorescências verticais (e.g., cachos de *Aconitum*, *Delphinium* e *Epilobium*) fornecem a resposta (Figura 285). Os abelhões abordam quase sempre as inflorescências a partir das flores em plena ântese mais próximas da base e libam as flores de baixo para cima, numa trajetória vertical ou oblíqua, ignorando algumas flores de permeio. Em média, somente cerca de um terço das flores disponíveis na inflorescência são visitadas. Este comportamento maximiza a relação recolha de energia/energia investida no voo porque as flores da base são, tipicamente, as mais ricas em néctar. O polinizador ataca primeiro as flores basais; ao subir na inflorescência, apercebe-se da rarefação das recompensas e retira-se para outra planta. À medida que a inflorescência envelhece, as flores funcionais mais maduras situam-se em posições cada vez mais elevadas.

Depreende-se daqui que a produção diferencial de néctar e a floração escalonada típicas das inflorescências — e.g., ântese de baixo para cima na espiga, no cacho ou no cíncino, ou de fora para dentro no capítulo e na umbela — são, muito provavelmente, adaptativas: manipulam o comportamento forrageador dos polinizadores e, por essa via, favorecem a polinização cruzada. A protandria potencia ainda mais estas causalidades. Imaginemos uma espiga de uma espécie protandra. Quando as flores da base, por serem mais velhas, se encontram numa fase funcional feminina (♀), as flores distais, mais novas, encontram-se na fase masculina (♂). Deste modo, o polinizador que aterre na base deposita o pólen alheio (arrastado de uma flor anterior) nos estigmas recetivos das flores mais baixas enquanto liba o néctar; ao atingir as flores masculinas do topo da inflorescência, o seu corpo é escovado e carregado com pólen fresco, abandonando a planta em seguida (Bertin et al., 1993). Não surpreende, portanto, que a protandria seja extremamente frequente em plantas melitófilas (Harder et al., 2006).

A duração da permanência na mesma planta varia de polinizador para polinizador. Num estudo recente em três plantas herbáceas californianas, demonstrou-se que as flores polinizadas predominantemente por abelhas-melíferas produzem sementes de qualidade inferior (menor taxa de germinação e descendências mais débeis) e em menor número do que as flores visitadas por abelhas solitárias (Travis & Kohn, 2023). A causa desta discrepância reside na tendência que a abelha-melífera tem para visitar um maior número de flores de um mesmo indivíduo — antes de empreender um voo mais longo para outra planta coespecífica — em comparação com as abelhas solitárias. Esta diferença subtil no comportamento forrageador da abelha-melífera traduz-se num

incremento da probabilidade de ocorrência de geitonogamia.

Por fim, é incontornável uma referência aos consumos de pólen e néctar que, indiretamente, ditam o comportamento forrageador. De acordo com Müller et al. (2006), assumindo um acesso exclusivo ao pólen, uma abelha solitária necessita de visitar entre 7 e 1100 flores para conseguir encher de pólen a célula de uma larva. Em condições naturais, este número tem de ser multiplicado por 2,5 porque visitantes anteriores já removeram parte do pólen ou este ficou compactado pela chuva. O número é ainda superior se considerarmos que as larvas se alimentam de uma mistura de pólen com néctar e que a própria fêmea adulta precisa de néctar para se manter. Durante a sua curta vida, uma abelha solitária aprovisiona 10 a 50 larvas. Numa perspetiva eussocial, o descobridor da dança das abelhas e Prémio Nobel austríaco Karl von Frisch (1886–1982) calculou que, para produzir um único quilograma de mel, as abelhas-melíferas têm de visitar perto de 20 milhões de flores (Barth, 1991). Estão em causa vastos números de flores que obrigam as abelhas a voar e forragear incessantemente entre múltiplas plantas, viabilizando e assegurando assim a indispensável polinização cruzada.

Na perspetiva do sucesso reprodutivo da planta, o forrageamento das abelhas-melíferas tem, contudo, um importante revés: como muitas obreiras forrageiam exclusivamente focadas na recolha de néctar, aprendem frequentemente a abordar lateralmente flores de morfologia complexa (e.g., corolas simpétalas), extraíndo a recompensa sem chegar a contactar com as anteras ou os estigmas (comportamento de acesso ilícito ou *side-working*). Em franco contraste, as abelhas solitárias necessitam de recolher ativamente uma mistura massiva e equilibrada de pólen e néctar — dado que cada fêmea é reprodutora e produzir descendência exige quantidades elevadas de proteína —, o que as obriga a um contacto físico vigoroso e inevitável com as estruturas reprodutivas da flor, maximizando a deposição de pólen no estigma (Willmer, 2011).

Seleção de insetos polinizadores ao nível da flor

Nas flores actinomórficas sem constrangimentos morfológicos, de que as magnólias são um bom exemplo, os insetos acedem à flor e às recompensas de todos os lados. A comunidade de polinizadores é pouco eficiente porque, além de as espécies serem numerosas e diversas, frequentemente têm uma dieta não especializada (espécies poliléticas). As estruturas reprodutivas destas flores estão muito expostas aos estragos causados por insetos de aparelho bucal triturador e outros fitófagos de flores. Para assegurar a polinização, não têm outra alternativa senão oferecer quantidades generosas de pólen, com enormes custos em recursos (e.g., *Cistus*, Cistaceae). A maior parte destas flores não tem néctar — o pólen é a única recompensa.

Resumidamente, a visitação frequente de uma vasta gama indiscriminada de espécies polinizadoras (i) diminui a probabilidade de transporte do pólen por bons polinizadores, (ii) aumenta os riscos de autopolinização e (iii) agrava o risco de oclusão do estigma. É do interesse evolutivo dos indivíduos vegetais a visitação reiterada por um reduzido universo de polinizadores de alta qualidade. A seleção natural favoreceu, por isso, a evolução de flores que são, simultaneamente, atrativas e seletivas para os polinizadores, com recompensas parcimoniosas. Como frequentemente acontece em biologia da evolução, as soluções evolutivas foram múltiplas.

A localização do néctar e a forma da corola têm um poderoso efeito seletivo sobre a fauna de polinizadores. A recolha do néctar é uma operação simples para os insetos, mas é necessário alcançá-lo. Muitas flores acumulam o néctar em locais de fácil acesso (e.g., no fundo da corola aberta das campanuláceas ou no hipanto das rosáceas). Nestes casos, as abelhas — independentemente de terem língua curta ou comprida, ou de serem grandes ou pequenas — pousam na corola, abeiram-se das cisternas de néctar, estendem a língua e bombeiam o líquido. Contudo, certas corolas simpétalas de garganta mais apertada são altamente seletivas: favorecem polinizadores de aparelho bucal sugador (borboletas) ou lambedor suficientemente comprido (e.g., himenópteros das famílias Apidae e Megachilidae) para aceder ao néctar resguardado no fundo do tubo, eventualmente em esporões ou em gibas. Esta arquitetura exclui, por exemplo, as abelhas de língua curta (e.g., família Andrenidae), que seriam, porventura, demasiado pequenas para sequer contactarem os estigmas (Harder, 1983; Stang et al., 2006).

O néctar das lamiáceas e das fabáceas encontra-se igualmente armazenado em locais recônditos, pelo que estas flores só costumam ser visitadas por abelhas de língua comprida (e.g., géneros *Apis*, *Bombus* e *Megachile*). As flores com néctar no fundo de corolas tubulosas profundas ou em esporões estreitos e compridos são quase exclusivas de lepidópteros, e as abelhas mostram pouco interesse por elas. Existe aqui um *trade-off* ecológico-evolutivo: as abelhas transportam mais pólen e exibem maior constância floral, mas, em contrapartida, as borboletas percorrem distâncias superiores, transportando o pólen mais longe (Herrera, 1987).

A hipótese que melhor explica a evolução recorrente da zigomorfia a partir de flores actinomórficas propõe que a bilateralidade seleciona a comunidade de polinizadores e restringe o movimento do animal no interior da flor, promovendo o seu contacto preciso com as fontes de pólen e com o estigma (Citerne et al., 2010). A ocorrência de um lábio proeminente — frequente nestas corolas — facilitou a evolução de guias de atração a média distância e de encaminhamento no interior da flor. Por exemplo, os densos pelos que revestem o lábio inferior de muitas corolas bilabiadas atuam não só como guias, mas também como obstáculos que empurram o dorso do inseto polinizador contra os estames alojados no lábio superior da flor (Westerkamp & Claßen-Bockhoff, 2007). Veremos que as flores zigomórficas tendem a colocar o pólen em locais específicos do corpo dos polinizadores (os chamados «locais seguros»), de acesso difícil aos movimentos de limpeza do inseto (Koch et al., 2017). Para potenciar esta adesão, o pólen encontra-se frequentemente aglomerado por substâncias lipídicas viscosas (e.g., *pollenkitt*) (Pacini & Hesse, 2005).

Consequentemente, quando comparadas com as flores actinomórficas, as flores zigomórficas capturam mais pólen coespecífico e enfrentam menores riscos de oclusão do estigma. Simultaneamente, o arrastamento do pólen (*carryover*) aumenta e a probabilidade de polinização cruzada dispara. A polinização das flores zigomórficas é, geralmente, mais eficaz e eficiente, resultando num fluxo de pólen de melhor qualidade, com todas as vantagens evolutivas que daí advêm. Por fim, estas plantas não necessitam de produzir tanto pólen, podendo desviar recursos para a produção de primórdios seminiais. No entanto, em determinadas condições, a extrema especialização pode agravar os riscos de falha reprodutiva (e.g., rutura de relações especializadas polinizador-planta, ou em ambientes frios, ventosos, pouco luminosos e de grande instabilidade meteorológica) (Fenster & Martén-Rodríguez, 2007; Joly & Schoen, 2021).

Como se explica no volume II, a zigomorfia acelerou as taxas de especiação e de diversificação das angiospérmicas (Sargent, 2004). Interações planta-inseto aparentemente tão simples explicam o tremendo sucesso da zigomorfia nas plantas com flor e, em grande parte, o próprio sucesso das angiospérmicas no seio das plantas com semente. A evolução recorrente da simpetalia envolveu, muito provavelmente, mecanismos seletivos similares.

A evidência acumulada revela não só que as preferências alimentares dos insetos condicionaram a evolução da química do pólen (e.g., o pólen tem significativamente mais proteína nas espécies entomófilas do que nas anemófilas), mas sugere igualmente que as plantas condicionaram a evolução da ecologia alimentar dos polinizadores. Em suma, as características morfológicas e químicas do pólen e do néctar exercem um profundo efeito seletivo e contínuo sobre a comunidade de visitantes florais (Hanley et al., 2008; Vanderplanck et al., 2014).

Condições ambientais e polinização entomófila

A eficiência dos insetos polinizadores está, em larga medida, dependente da luz, da temperatura do ar e da precipitação. A abelha-melífera, o mais importante polinizador das plantas entomófilas — quer de espécies cultivadas quer silvestres — nas regiões de clima temperado e mediterrânico, só voa com luz solar. Por exemplo, dada a precocidade da floração da amendoeira (*Prunus dulcis*), as abelhas dispõem de menos horas de luz diária para efetuar a sua polinização do que no caso de espécies frutícolas lenhosas de floração mais tardia. À latitude de Lisboa, as abelhas têm mais 1h52m de luz para polinizar uma pereira 'Rocha' no dia 1 de abril do que uma amendoeira a 15 de fevereiro (Aguiar, 2017). Por esta razão, são cada vez mais selecionadas e cultivadas amendoeiras autogâmicas e/ou de floração tardia. A floração tardia tem ainda uma importante vantagem agronómica: diminui o impacto económico das geadas primaveris.

No início da primavera, a atividade da abelha-melífera atinge o seu máximo com temperaturas entre os 18 °C e os 21 °C; a eficiência da polinização decresce acentuadamente abaixo dos 13 °C, e as abelhas deixam de voar com temperaturas do ar inferiores a 9 °C (Burrill & Dietz, 1981; Sagili & Burgett, 2011). Curiosamente, no auge do verão, só forrageiam com temperaturas acima dos 21 °C. Os abelhões (*Bombus* spp.) voam com temperaturas um pouco mais baixas do que a abelha-melífera (graças à sua capacidade de termorregulação ativa através da contração dos músculos de voo), mas formam populações menos densas. O frio deprime, em simultâneo, a ântese (sobretudo se acompanhado de humidades relativas elevadas), a atividade dos insetos e o desenvolvimento do tubo polínico (v. «Viabilidade polínica. Período efetivo de polinização»). No extremo oposto, temperaturas excessivas também inibem o voo dos insetos, secam o pólen e os estigmas, e comprometem a atividade celular.

Humidades relativas muito elevadas e o tempo encoberto prejudicam o trabalho dos polinizadores (neste último caso, por interferirem com a navegação dos insetos baseada na luz polarizada e na radiação UV), enquanto a precipitação suspende totalmente o voo. Adicionalmente, a chuva pode diluir o néctar exposto, tendo sido experimentalmente demonstrado que o néctar diluído desencoraja a visita dos polinizadores, que procuram concentrações de açúcar mais rentáveis (Cnaani et al., 2006). O vento, por sua vez, tende a diminuir a velocidade de deslocação e o número de voos por dia, dispersando também rapidamente as plumas de odores florais (o que dificulta o rastreio olfativo a longa distância). A abelha-melífera, por exemplo, suspende o

forrageamento com ventos superiores a 24 km/h (Sagili & Burgett, 2011).

Síndromes de polinização

Entende-se por **síndrome de polinização** o conjunto de características florais (e.g., forma, cor e recompensas) partilhadas por plantas que utilizam o(s) mesmo(s) vetor(es) de polinização, resultantes de um processo de evolução convergente (Ollerton et al., 2009). Nos Quadros 48 e 49, descrevem-se as síndromes associadas aos vetores de maior relevância e aos tipos mais comuns de entomofilia.

Rosas-Guerrero et al. (2014) confirmaram que a associação fenótipo floral – polinizador é real, permitindo inferir o principal vetor polínico através da observação da flor, especialmente em casos de mutualismo especializado em climas tropicais. Contudo, na polinização biótica, os sinais emitidos são frequentemente generalistas e as recompensas de fácil acesso, o que leva a que muitas plantas sejam visitadas por uma ampla gama de animais (Fenster et al., 2004). Por outro lado, a flor é um compromisso evolutivo: as suas características não resultam apenas da pressão do polinizador, mas também da necessidade de resistir a herbívoros, patógenos e a fatores abióticos, como a chuva e a radiação UV. Portanto, tais síndromes não devem ser interpretadas de forma taxativa e convém ter cuidado para não as generalizar aprioristicamente. Como em qualquer sistema biológico, trata-se de tendências: em vez de afirmar que «as flores anemófilas são nuas», deve-se usar-se «as flores anemófilas tendem a ser nuas».

QUADRO 48. Síndromes de polinização (fontes bibliográficas diversas)

| Sistema de polinização | Características frequentes da flor (Síndrome de polinização) | Exemplos |
|--|---|---|
| Anemofilia (<i>polinização pelo vento</i>) | Inflorescência e Estrutura: Flores numerosas, pequenas, nuas, frequentemente unissexuais e com poucos primórdios seminiais (uniovuladas em muitas espécies); estames com filetes longos; estigmas de grande superfície. Pólen, Odor e Néctar: Pólen produzido em grande quantidade; grãos de pólen pequenos, leves, não ornamentados e isolados. Flores sem odor nem néctar. | Todas as gramíneas (Poaceae), ciperáceas e juncáceas. <i>Quercus</i> (Fagaceae), salgueiros (<i>Salix</i> , Salicaceae), bidoeiros (<i>Betula</i> , Betulaceae). |
| Hidrofilia (<i>polinização pela água</i>) | Inflorescência e Estrutura: Flores pequenas, inconspícuas, frequentemente nuas, submersas ou flutuantes; estigmas de grande superfície, flutuantes ou não. Pólen, Odor e Néctar: Produção de muito pólen; grãos de pólen pequenos, flutuantes ou não. Flores sem odor nem néctar. | Epi-hidrofilia: <i>Callitriche</i> (Callitrichaceae), <i>Potamogeton</i> (Potamogetonaceae) e <i>Vallisneria</i> (Hydrocharitaceae). Hipo-hidrofilia: <i>Zannichellia</i> (Potamogetonaceae) e <i>Zostera</i> (Zosteraceae). |

| Sistema de polinização | Características frequentes da flor (Síndrome de polinização) | Exemplos |
|--|---|---|
| <p>Ornitofilia (polinização por aves)</p> | <p>Inflorescência e Estrutura: Flores de cores vivas, geralmente vermelhas ou laranja, actinomórficas ou zigomórficas, frequentemente tubulosas e com pétalas distalmente recurvadas; anteras e estigmas exsertos; ovário frequentemente lenhoso. Ântese diurna.</p> <p>Pólen, Odor e Néctar: Sem odor ou pouco odoríferas. Néctar produzido em maior quantidade e muito mais diluído do que nas flores entomófilas.</p> | <p>Fúchsias (<i>Fuchsia</i>, Onagraceae), aloés (<i>Aloe</i>, Asphodelaceae), estrelícias (<i>Strelitzia</i>, Strelitziaceae).</p> |
| <p>Quiropterofilia (polinização por morcegos)</p> | <p>Inflorescência e Estrutura: Flores de cores mortas (esverdeadas, acastanhadas, etc.), robustas, afastadas da canópia por grandes pedúnculos, grandes, acampanuladas, de estames e estigmas exsertos ou, em alternativa, flores pequenas agrupadas em inflorescências densas. Certas flores refletem os ecos de sonar, facilitando a ecolocalização por morcegos polinizadores (von Helversen & von Helversen, 2003). Ântese noturna.</p> <p>Pólen, Odor e Néctar: Odor desagradável (e.g., cheiro a ranço). Pólen tendencialmente de grande dimensão. Néctar abundante.</p> | <p>Bananeiras (<i>Musa</i> spp., Musaceae), embondeiro (<i>Adansonia digitata</i>, Malvaceae/Bombacoideae) e árvore-salsicha (<i>Kigelia africana</i>, Bignoniaceae).</p> |
| <p>Entomofilia (polinização por insetos)</p> | <p>Inflorescência e Estrutura: Perianto bem diferenciado e colorido, por vezes simulando visualmente insetos fêmeas (Orchidaceae). Localização das recompensas de modo a obrigar ao contacto mecânico entre o inseto e os estames e/ou estigma (e.g., nectários quase ocultos no fundo da flor ou em esporões).</p> <p>Pólen, Odor e Néctar: Produzem menos pólen do que as plantas anemófilas. Grãos de pólen maiores, frequentemente pegajosos, ornamentados e aglomerados em massas. Odor mais ou menos intenso, variável com o tipo de polinizador. O néctar é a recompensa mais importante, geralmente concentrado e produzido em quantidades precisas. (Para uma discriminação rigorosa das síndromes entomófilas, vd. Quadro 49)</p> | <p>Um elevado número de famílias e géneros botânicos à escala global.</p> |

QUADRO 49. Síndromes de polinização entomófila (fontes bibliográficas diversas)

| Tipos | Características dos insetos-vetor | Características frequentes da flor (síndrome de polinização) | Exemplos |
|--|---|---|--|
| Melitofilia (polinização por abelhas [<i>Apis mellifera</i>] e espécies afins, e.g., abelhas solitárias e abelhões do gén. <i>Bombus</i>) | As abelhas não veem o vermelho; em contrapartida, veem o ultravioleta (UV). Aparelho bucal de média dimensão, variável de espécie para espécie, capaz de lidar com alimentos sólidos e líquidos. Geralmente, visitam repetidamente a mesma espécie de planta (elevada constância floral). | Flores de cores vivas, frequentemente amarelas ou azuis; se vermelhas, então com forte refletância UV. Flores grandes; se pequenas, agrupadas em inflorescências densas. Flores mecanicamente fortes, de tubo da corola ou garganta curtos, zigomórficas ou actinomórficas, regra geral com uma plataforma de apoio (e.g., um lábio, ou inflorescência em capítulo ou umbela). Presença de guias nectaríferas UV a indicar a posição dos nectários. Odor adocicado e suave. Néctar de fácil acesso, geralmente mais concentrado. Libertação do pólen estimulada por vibração (<i>buzz pollination</i>). | Um sem-número de espécies; e.g., lamiáceas como as sálvias (<i>Salvia</i> spp.), o alecrim (<i>Salvia rosmarinus</i> , sin. <i>Rosmarinus officinalis</i>) e os tomilhos (<i>Thymus</i> spp.). |
| Psicofilia (polinização por borboletas diurnas) | Insetos diurnos; boa visão e pouco olfato; veem o vermelho. Aparelho bucal longo e tubuloso (espiritromba), adaptado à aspiração de líquidos. Transportam menos pólen do que os himenópteros; em contrapartida, percorrem distâncias superiores (Herrera, 1987). | Flores frequentemente coloridas (azuis, amarelas ou vermelhas), actinomórficas e de tubo comprido e estreito, por vezes providas de esporões. Flores frequentemente organizadas em inflorescências e/ou com plataforma de apoio; com ou sem guias nectaríferas. Odor pouco intenso, embora agradável. O néctar é a única recompensa, geralmente pouco abundante e de acesso restrito. Ântese diurna. | Rosmaninhos (<i>Lavandula</i> , Lamiaceae), <i>Lantana camara</i> (Verbenaceae), trevos (<i>Trifolium</i> , Fabaceae), violetas (<i>Viola</i> , Violaceae). |

| Tipos | Características dos insetos-vetor | Características frequentes da flor (síndrome de polinização) | Exemplos |
|---|--|---|--|
| <p>Falaenofilia (<i>polinização por borboletas noturnas</i>)</p> | <p>Insetos noturnos; excelente sentido do olfato, por vezes com capacidade de voo estacionário (fam. Sphingidae). Aparelho bucal longo e tubuloso, adaptado à aspiração de líquidos profundos.</p> | <p>Flores de cores pálidas, frequentemente tubulosas, horizontais ou pendentes, zigomórficas ou actinomórficas e de pétalas distalmente recurvadas; sem guias nectaríferas visíveis. Odor forte e adocicado, emitido sobretudo pela tardinha ou noite. Néctar abundante, mas oculto no fundo de tubos ou esporões. Ântese noturna.</p> | <p>Brugmânsias (<i>Brugmansia</i>, Solanaceae), figueiras-do-inferno (<i>Datura</i>, Solanaceae), <i>Oenothera</i> (Onagraceae).</p> |
| <p>Miofilia (<i>polinização por moscas</i>)</p> | <p>Algumas linhagens são atraídas por carne em decomposição (sapromiofilia). Aparelho bucal curto preparado para lambe/absorver líquidos ou sólidos previamente liquefeitos.</p> | <p>Flores frequentemente claras, amarelas, alaranjadas ou de cores mortas (escuras/avermelhadas), por vezes com padrões quadriculados, actinomórficas. Odor desagradável (e.g., a proteínas em decomposição). Sem néctar. N.B.: Nem todas as moscas são atraídas por carne em decomposição; e.g., as flores polinizadas por moscas da família Syrphidae apresentam síndromes semelhantes às flores polinizadas por pequenas abelhas.</p> | <p>Numerosas Araceae e Apiaceae.</p> |

| Tipos | Características dos insetos-vetor | Características frequentes da flor (síndrome de polinização) | Exemplos |
|--|--|---|---|
| <p>Cantarofilia (polinização por coleópteros)</p> | <p>Aparelho bucal pouco especializada de tipo triturador. Polinizadores tendencialmente pouco especializados e destrutivos; alimentam-se indiscriminadamente de várias partes da flor (pólen e tecidos).</p> | <p>Flores frequentemente esverdeadas, pálidas ou de cores escuras; geralmente grandes, actinomórficas, com partes numerosas e carnudas (e.g., muitas pétalas e estames expostos), não tubulosas. As pétalas e os estames atuam como recompensa e são consumidos. Odor forte, por vezes a carne podre (coprofilia) ou a fruta madura. Sem néctar. Produção de grandes quantidades de pólen. Ovários bem protegidos (frequentemente íferos) contra a fitofagia.</p> | <p>Com maior expressão nos grupos basais de angiospérmicas; e.g., magnólias (<i>Magnolia</i>, Magnoliaceae) e <i>Nymphaea</i> (Nymphaeaceae).</p> |

7. Polinização (III parte): outros aspectos

Coevolução polinizador animal-planta polinizada

(i) A polinização é um passo essencial na reprodução das angiospérmicas, e (ii) o pólen e/ou o néctar são alimentos ricos em energia e nutrientes insubstituíveis para muitas espécies animais. Então, inevitavelmente, as interações entre as plantas com flor e os animais polinizadores geram fortes pressões seletivas recíprocas — polinizador vs. planta polinizada e planta polinizada vs. polinizador. As adaptações geram contra-adaptações; em suma, o polinizador adaptou-se à planta e vice-versa, num processo coevolutivo. Em resposta à evolução de sistemas de atração, seleção e recompensa nas plantas, os animais adquiriram formas (e.g., pelos no corpo para sequestrar pólen, corbículas e aparelhos bucais singulares) e comportamentos especializados (e.g., capacidade de distinguir as flores umas das outras e de memorizar experiências a forragear recompensas).

Evolução das relações mutualistas

A interação entre plantas e polinizadores pode, eventualmente, evoluir para uma estreita dependência mútua — uma superespecialização em que a cada espécie de planta corresponde uma única espécie de polinizador. O mutualismo obrigatório tem duas importantes vantagens: (i) a constância floral do polinizador é absoluta; e (ii) a deposição precisa do pólen no estigma, geralmente proveniente de outros indivíduos (polinização cruzada), é quase certa. Nestes cenários, a planta não corre o risco de oclusão do estigma com pólen alheio e não precisa de desperdiçar recursos na produção de massas imensas de pólen, recursos estes que podem ser desviados para a produção de mais flores, mais primórdios seminais e maior crescimento vegetativo.

A escassez temporária ou a extinção dos polinizadores constituem, porém, as grandes ameaças a este sistema. O mutualismo obrigatório (ou a especialização dependente de um leque muito reduzido de polinizadores) incrementa severamente a variação interanual do sucesso reprodutivo (Waser et al., 1996). Por outro lado, a colonização de novos territórios fica dependente da migração conjunta e, muitas vezes, improvável, da planta e do seu polinizador exclusivo. A especialização extrema, da qual o mutualismo obrigatório é o expoente máximo, acarreta desvantagens suficientes para ser frequentemente selecionada negativamente na natureza (Waser et al., 1996). Estão descritos casos evolutivos em que, na ausência de polinizadores especializados, as linhagens de plantas retrocedem, adotando polinizadores generalistas ou, mais frequentemente,

convertendo-se à autopolinização (Barrett, 2014; vd. o clássico exemplo do mutualismo *Tegeticula-Yucca* em «Vantagens e desvantagens da polinização cruzada»). O mutualismo obrigatório pode, assim, desembocar em becos sem saída evolutivos e conduzir à extinção.

Em condições naturais, existe um contínuo entre a **polinização generalista** (envolvendo múltiplas espécies polinizadoras indiscriminadas) e o **mutualismo obrigatório** (polinização superespecializada com uma única espécie polinizadora por planta), passando por variados graus intermédios de polinização especializada (Willmer, 2011). Comparando com as associações generalistas, as plantas com um nível intermédio de especialização dependem de um leque mais restrito de polinizadores, mas que exibem uma constância floral muito acrescida (Johnson et al., 2016). A especialização dos sistemas de polinização é um dos temas centrais da biologia da polinização. Atualmente, e ao contrário do que Darwin supunha, admite-se que a coevolução planta-polinizador raramente converge de forma irreversível para um mutualismo estritamente obrigatório.

Os visitantes das flores zoófilas não têm o mesmo impacto no processo da polinização: uns são visitantes vantajosos (legítimos), outros são neutrais e outros ainda são manifestamente prejudiciais (ladrões e fitófagos de flores). Os animais que visitam as flores podem ser muito diversos, mas os visitantes que são efetivamente "bons polinizadores" podem ser escassos, mantendo-se a polinização funcionalmente especializada na perspetiva da planta (Willmer, 2011). A relevância e a extensão da especialização nas plantas com flor ainda não estão totalmente esclarecidas porque a quantificação da qualidade individual dos polinizadores na natureza é metodologicamente exigente. Pela mesma razão, o conceito de "síndromes de polinização" tem sido objeto de um aceso debate académico. Ainda assim, a evidência observacional e experimental indicia que as relações especializadas entre polinizadores e plantas são mais comuns e estruturadas do que as simples listas de visitantes florais deixam transparecer (Willmer, 2011).

Vejamos alguns exemplos ilustrativos de especialização e superespecialização nas relações mutualistas entre insetos e plantas com flor.

Mutualismo especializado

O género *Sesamothamnus* (Pedaliaceae) e outras espécies tropicais caracterizadas por corolas de tubo muito comprido são polinizadas exclusivamente por lepidópteros noturnos da subfamília Sphinginae. Estes esfingídeos são os únicos insetos na sua área de distribuição que possuem uma espiritromba suficientemente longa para alcançar as abundantes recompensas de néctar acumuladas no fundo do tubo floral (Figura 287). Porém, a nível ecológico, os esfingídeos de espiritromba mais comprida tendem a ser mais polípagos (generalistas na procura de néctar) do que as espécies de aparelho bucal mais curto, uma característica comportamental contrária aos interesses reprodutivos da planta. Esta aparente contradição evolutiva é resolvida pelas plantas através da oferta de recompensas excecionalmente abundantes em néctar. Os *Sesamothamnus* (e outras plantas de tubo comprido) são visitados por um número muito menor de espécies de polinizadores do que as plantas de tubo curto que também dependem de esfingídeos; contudo, com as suas recompensas massivas, controlam a polifagia (os esfingídeos aprendem rapidamente a associar os sinais destas flores específicas a grandes recompensas) e aumentam a constância

floral destes polinizadores (Kaczorowski et al., 2012; Johnson et al., 2016). Em troca, a planta garante uma probabilidade fortemente acrescida de receber pólen coespecífico a cada visita, beneficiando ainda do facto de estas espécies de esfingídeos de tromba comprida serem corpulentas e transportarem maiores volumes de pólen no seu corpo.

A estrelícia (*Strelitzia reginae*, Strelitziaceae), uma planta ornamental rizomatosa de origem sul-africana (muito apreciada nos jardins de regiões subtropicais e de invernos moderados em todo o mundo), exhibe um mecanismo mecânico singular de polinização por aves. Nesta espécie, uma ou duas flores emergem sucessivamente de uma bráctea grande, rija e aguda, com a forma da quilha de um barco (Figura 288). As três tépalas do verticilo exterior, de cor laranja intensa, formam um penacho que atrai as aves a longa distância. Uma das três tépalas interiores está reduzida a uma pequena escama azulada, que esconde e protege um nectário produtor de abundante néctar. Uma estrutura de cor azul em forma de seta, constituída pela justaposição das duas tépalas interiores restantes, encerra no seu interior cinco estames férteis e um estilete filiforme que emerge na sua extremidade. As aves nectarívoras pousam sobre esta estrutura em forma de seta para acederem à recompensa; ao fazê-lo, pressionam-na com o seu peso contra a bráctea rígida, forçando a separação das tépalas e a consequente extrusão explosiva dos estames e do estigma. Enquanto a ave liba o néctar, os estames roçam vigorosamente no seu ventre e patas, depositando o pólen. Simultaneamente, o estigma roça na ave, podendo capturar pólen proveniente de visitas anteriores a outras plantas da mesma espécie. A genialidade biomecânica deste sistema reside no facto de o único local físico onde a ave se consegue equilibrar para aceder ao néctar ser, precisamente, o local que garante a máxima eficiência na transferência de pólen (Frost & Frost, 1981). Os riscos de autopolinização (geitonogamia) são extremamente baixos porque a ave necessita de permanecer estática e equilibrada enquanto se alimenta (Johnson & Brown, 2004). Fora do seu centro de origem evolutivo (a África do Sul), a *S. reginae* tem frequentemente de ser polinizada de forma manual para produzir semente, uma vez que as aves nativas de outras regiões não possuem o peso, o comportamento ou a morfologia adequados para acionar este mecanismo.

Betts et al. (2015) descreveram um caso notável de coevolução morfológica fisiológica entre planta e polinizador na *Heliconia tortuosa* (Heliconiaceae), uma herbácea comum no sub-bosque das florestas da América Central, também muito apreciada em jardinagem tropical. As plantas desta espécie desenvolveram a capacidade de "discriminar" os beija-flores mais adequados para a função de polinização com base na sua biomecânica de extração de néctar. Verificou-se que quanto mais comprido e curvo for o bico do beija-flor visitante, maior e mais eficiente é a extração de néctar do fundo da corola. Em resposta a esta vigorosa extração (que atua como um sinal mecânico de que o polinizador tem a morfologia ideal), a planta responde fisiologicamente: os grãos de pólen deixados no estigma por estas espécies de bico longo são positivamente selecionados pela planta recetora, emitindo um número significativamente maior de tubos polínicos viáveis em direção aos óvulos. Os investigadores demonstraram que, do ponto de vista ecológico, os beija-flores de bico comprido (e curvo) exploram territórios florestais muito mais vastos do que as espécies generalistas de bico curto. Ao favorecer seletivamente o pólen depositado por estas aves, a *Heliconia* garante que está a aceitar pólen de alta qualidade genética, proveniente de parceiros distantes, promovendo a máxima diversidade e alogamia.

Mutualismo obrigatório

Os verdadeiros casos de mutualismo obrigatório (ou superespecialização), em que a dependência é estrita e exclusiva de parte a parte, são escassos na natureza (e na bibliografia). A biologia reprodutiva das plantas do género *Ficus* (Moraceae), indissociável da polinização por pequenas vespas da família Agaonidae (ordem Hymenoptera), é um dos exemplos mais clássicos e estudados na biologia da polinização. Estão atualmente descritas cerca de 750 espécies de *Ficus* — e (quase) todas elas estão associadas a uma (ou a um complexo restrito de) espécie de vespa polinizadora específica. Explora-se em seguida, a título de exemplo, a intrincada biologia da polinização da *Ficus carica* (figueira-comum), com base na revisão de Flaishman et al. (2008).

A *Ficus carica* tem origem na Bacia do Mediterrâneo e na Ásia Ocidental, tendo sido uma das primeiras árvores de frutua ser domesticada pela humanidade (Kislev, 2006). Reconhecem-se vários tipos agronómicos e reprodutivos de *F. carica*. As figueiras do tipo **caprifigo** (ou figueiras-selvagens) são funcionalmente monoicas e dependem obrigatoriamente da polinização pela vespa *Blastophaga psenes*. O interior do sícono dos caprifigos está revestido por centenas de flores ♀ de estilete curto; as flores ♂ concentram-se, em menor número, na vizinhança do ostíolo (um pequeno poro protegido por brácteas situado na extremidade distal do sícono) (Figura 289-A). Atraídas por fragrâncias voláteis exaladas especificamente pelos síconos imaturos dos caprifigos, as fêmeas de *B. psenes* penetram pelo ostíolo, muitas vezes perdendo as asas e as antenas devido à estreiteza da passagem. Uma vez no interior, utilizam o seu ovipositor para perfurar os estigmas das flores femininas de estilete curto, depositando um único ovo no interior da cavidade ovarial de cada flor. Cada vespa coloniza várias flores do mesmo sícono. Após a eclosão, as larvas da vespa alimentam-se de tecidos nutritivos do ovário e dos primórdios seminais abortados, desenvolvendo-se galhas.

Findas as fases larvar e de pupa, as vespas adultas rompem as paredes das galhas e abandonam as flores (Figura 289-E,F). Os ♂ de *B. psenes* são cegos, ápteros (sem asas) e emergem ligeiramente antes das ♀. Imediatamente após a emergência, vasculham freneticamente o interior do sícono à procura das galhas que contêm as ♀. Assim que detetam uma ♀ virgem através da parede da galha, escavam um pequeno orifício e copulam com ela ainda no interior. Após cumprirem este único propósito biológico — a reprodução —, os ♂ morrem no interior do figo, sem verem a luz do sol nem se alimentarem (no estado adulto). Pouco tempo depois da cópula, as ♀ fecundadas alargam o orifício escavado pelos ♂ e emergem ativamente das suas galhas. Encaminham-se em grande número para a única saída (o ostíolo), não sem antes roçarem vigorosamente nas flores masculinas maduras, ficando com os seus corpos cobertos de pólen (Figura 289-A, D). Cada vespa ♀, agora carregada de ovos e de pólen, levanta voo à procura de novos síconos recetivos, polinizando inadvertidamente as flores femininas dos novos caprifigos onde entrar para fazer a postura. Em climas favoráveis, os caprifigos produzem até três gerações sucessivas de síconos por ano, perfeitamente sincronizadas com as gerações da vespa *B. psenes*. É importante notar que nos caprifigos as flores colonizadas produzem apenas um inseto; as poucas flores polinizadas produzem sementes. Como a maioria das flores ♀ de estilete curto é parasitada, os síconos dos caprifigos não são edíveis nem comercializáveis — do ponto de vista ecológico, o seu papel é atuar como "fábricas" de polinizadores.

Em franco contraste, as figueiras de frutos edíveis (as variedades cultivadas para consumo) são funcionalmente unissexuais ♀— possuem exclusivamente flores ♀ no interior do sícono, e todas elas têm um estilete invariavelmente longo. Dependendo da cultivar, podem produzir uma ou duas colheitas anuais: os **figos lampos** (colhidos entre maio e julho, desenvolvidos a partir de gomos florais hibernantes) e os **figos vindimos** (colhidos entre agosto e setembro, originados na vegetação do próprio ano) nas cultivares bíferas; ou apenas figos vindimos nas cultivares uníferas (Figura 289-B; v. «Posição das inflorescências nas plantas lenhosas»). Quando os síconos recetivos das figueiras edíveis são visitados pelas ♀ fecundadas de *B. psenes* (que trazem o pólen dos caprifigos), a vespa entra pelo ostíolo e tenta realizar a postura. Contudo, o seu ovipositor é morfológicamente demasiado curto para alcançar o ovário através do estilete longo destas flores ♀ (Figura 289-A). Frustrada na sua tentativa de postura, a vespa move-se intensamente no interior do sícono, depositando o pólen que transportava nos estigmas, mas sem conseguir parasitar os óvulos. Como resultado, não se formam galhas, a vespa acaba por morrer exausta no interior, e as flores polinizadas desenvolvem sementes viáveis que conferem o característico "crocante" aos figos edíveis maduros.

Grande parte das cultivares comerciais da figueira-comum são partenocárpicas (produzem frutos carnudos sem necessidade de polinização nem de sementes) e não dependem da intervenção da *B. psenes*. No entanto, mesmo nestas cultivares, a polinização (se ocorrer) resulta frequentemente em frutos maiores e mais doces. Em contrapartida, as flores de um grupo de cultivares — classicamente conhecido como **figueiras-de-esmirna** (grupo Smyrna) — não dispensam a vespa polinizadora: a maturação dos seus figos é estritamente dependente da polinização cruzada. Para garantir a produção nestes pomares, os agricultores plantam caprifigos na periferia ou suspendem ramos de caprifigos maduros (repletos de vespas prestes a emergir) diretamente nos ramos das figueiras-de-esmirna (Figura 289-C). Esta antiga prática agrícola, designada por **caprificação**, é realizada há milénios em toda a Bacia do Mediterrâneo e em algumas regiões produtoras emergentes (e.g., no Nordeste do Brasil). Em Portugal, a caprificação é uma prática tradicional e corrente nas regiões do Algarve e no Centro-Oeste (região saloia).

Enquanto as figueiras-de-esmirna exigem a caprificação obrigatória para todas as suas colheitas, as cultivares do grupo **São Pedro** (bem representadas no figueiral tradicional algarvio) exibem uma biologia reprodutiva intermédia: são cultivares bíferas em que os figos lampos se desenvolvem de forma estritamente partenocárpica, mas os figos vindimos necessitam imperativamente de ser caprificados e polinizados para não abortarem antes da maturação (Condit, 1955).

A formidável coevolução entre as plantas do género *Ficus* e as vespas Agaonidae é uma narrativa milenar com cerca de 60 milhões de anos (Ma) (Rønsted et al., 2005). Trata-se de uma história de excepcional sucesso evolutivo e diversificação, traduzida evolução de mais de 750 espécies (Chaudhary et al., 2012). Muitas destas espécies funcionam como "espécies-chave" (*keystone species*) na manutenção de cadeias tróficas inteiras, disponibilizando frutos nutritivos ao longo de todo o ano em ecossistemas como as matas ciliares tropicais e as florestas equatoriais do Sudeste Asiático. A especialização deste mutualismo é tal que certas espécies de vespas Agaonidae do Novo Mundo desenvolveram de forma convergente verdadeiras corbículas nas pernas (estruturas tipicamente associadas às abelhas) para transportarem ativamente o pólen entre os síconos (Ramírez, 1970).

Para que o mutualismo obrigatório das figueiras não colapse devido à sobre-exploração por parte da vespa, a evolução estabilizou o sistema através de restrições severas. Nas populações naturais das várias espécies de *Ficus*, se os insetos conseguissem colonizar a totalidade das flores femininas num dado sícono (para maximizar a sua própria descendência), a inflorescência não formaria um número mínimo de sementes viáveis. Como resposta adaptativa, a planta promove o aborto imediato e a abscisão (queda) desse sícono antes que os frutos, e consequentemente as larvas das vespas, tenham tempo de amadurecer. Por outro lado, a evolução de flores com defesas impenetráveis à postura (como os estiletos longos exclusivos) em todas as plantas da população ditaria a extinção rápida do mutualista polinizador e, num ciclo vicioso, resultaria numa drástica quebra na produção de sementes da própria planta. Consequentemente, a seleção natural operou durante milhões de anos para estabelecer um delicado equilíbrio genético e fenológico, que otimiza simultaneamente os interesses reprodutivos antagônicos das plantas hospedeiras e dos seus minúsculos polinizadores alados.

Polinização por engano

A polinização cruzada oferece grandes vantagens, mas acarreta riscos assinaláveis, tanto para as plantas polinizadas como para os polinizadores. O roubo de pólen e néctar, o consumo de partes vitais da flor e o engano são três riscos inerentes a este processo. Ao longo deste texto, deram-se vários exemplos de caracteres florais com a função de diminuir a probabilidade do pólen e do néctar serem roubados sem proveito reprodutivo (e.g., simpetalia) ou de os insetos visitantes se excederem e consumirem os primórdios seminais (e.g., hipanto, ovário ínfero e capítulo).

O inverso é também real. Em todos os grandes grupos de angiospérmicas, evoluíram plantas que exibem sinais visuais, táteis ou odoríferos irresistíveis para os polinizadores, sem oferecerem rigorosamente nada em troca (Renner, 2006). Os insetos têm um ciclo de vida curto e procuram alimentar-se, copular ou depositar os seus ovos da forma mais eficiente possível — o engano tem custos para o polinizador em energia despendida (no voo e movimento) e representa um tremendo desperdício de tempo necessário para funções vitais (e.g., reprodução). Existem casos em que a planta chega mesmo a causar a morte de visitantes bem-intencionados (Renner, 2006). Enquanto o polinizador não adquire, por adaptação evolutiva, novos sistemas de deteção de "mentiras", o engano é uma aposta vantajosa para as plantas. A evolução tanto facilita a cooperação mutualista como a ingratidão e o embuste mais descarado.

Muitas das plantas com polinização por engano têm uma distribuição espacial esparsa e localizam-se na proximidade de locais apropriados para a oviposição ou alimentação, sem interferir fatalmente no ciclo de vida global dos seus polinizadores. Para que um sistema de polinização por engano seja evolutivamente estável, os custos *fitness* dos polinizadores têm de ser contrabalançados por recompensas alimentares obtidas legitimamente noutras fontes coocorrentes (Renner, 2006).

Reconhecem-se quatro grandes tipos de polinização por engano (Figura 292):

- **Polinização por engano do local de oviposição** (*brood-site deceptive pollination*): as flores libertam odores similares a fezes, a carne em putrefação ou a plantas em decomposição, simulando o substrato ideal para a oviposição dos insetos fêmeas.
- **Polinização por engano alimentar** (*food deceptive pollination*): as flores assinalam a presença de recompensas alimentares inexistentes; as espécies que seguem esta estratégia mimetizam a forma, as cores e os odores de espécies vizinhas que oferecem recompensas reais.
- **Polinização por engano sexual** (*sexual deceptive pollination*): as flores mimetizam as feromonas sexuais e/ou os sinais visuais e táteis das fêmeas de certos insetos; os machos são usados como veículos de transporte de pólen quando visitam e tentam copular, por engano, com a flor (pseudocópula).
- **Polinização por engano do local de repouso** (*shelter imitation pollination*): as flores simulam abrigos ou locais adequados para o repouso dos insetos.

Flores com um sistema de polinização por engano do local de oviposição são conhecidas em, pelo menos, 10 famílias de angiospérmicas (Urru et al., 2011). Estas flores emitem um odor fétido irresistível para as fêmeas fecundadas em busca de um local para pôr ovos. A emissão destes odores termina mal a polinização esteja concluída. Os coleópteros e, em particular, os dípteros (moscas) são os principais alvos do engano. Motivados pelo odor e pela cor frequentemente escura e mosqueada do perianto, são encaminhados para o interior da flor. As flores do género *Aristolochia* (Aristolochiaceae), de *Hoodia* (Apocynaceae) e de muitas outras espécies com este tipo de biologia possuem uma garganta apertada que se alarga numa câmara basal onde estão alojados o androceu e o gineceu (Figura 292-C, F). Mecanismos morfológicos elaborados, geralmente envolvendo pelos direcionados para a base da flor (que funcionam como uma armadilha), aprisionam temporariamente os polinizadores e prolongam o seu contacto com os órgãos sexuais. Muitas destas espécies são protogínicas para prevenir a autogamia (i.e., primeiro amadurecem as estruturas ♀ e só depois as ♂): os insetos polinizam os estigmas à chegada e, quando a flor finalmente liberta o pólen e os pelos que os aprisionavam murcham, abandonam a câmara polvilhados de pólen fresco (Lloyd & Webb, cit. em Urru et al., 2011).

No género *Arum* (Araceae), não é a corola, mas sim uma grande bráctea (a espata) a envolver uma espiga carnuda de flores unissexuais (o espádice) que desenha uma câmara interna protetora que aloja as flores ♂ e ♀ (Figura 292-D, F). O processo de polinização começa com uma notável subida de temperatura (termogénese) do apêndice localizado na parte distal do espádice e com a subsequente libertação de substâncias voláteis — que em *A. italicum* mimetizam o odor de fezes de porco —, irresistíveis para as fêmeas de dípteros saprófagos da família Psychodidae. Atraídas pelos sinais odoríferos, as pequenas moscas escorregam, atravessam um anel de flores ♂ estéreis transformadas em sedas na parte mais estreita da espata, e ficam retidas durante cerca de 24 horas na câmara basal que contém as flores férteis ♂ e ♀. Os *Arum* são estritamente protogínicos, obrigando as moscas a participar nas duas fases sexuais do espádice: primeiro, roçam e polinizam as flores ♀ recetivas no fundo da câmara; no dia seguinte, as flores ♂ amadurecem e uma chuva de pólen tomba sobre os insetos. Por fim, o anel de flores estéreis que bloqueava a saída desidrata-se e murcha, permitindo a fuga dos insetos carregados de pólen (Albre et al., 2003).

Uma das árvores ornamentais mais cultivadas nos trópicos, a *Plumeria rubra* (uma Apocynaceae de origem centro-americana), não oferece qualquer recompensa às borboletas noturnas polinizadoras:

engana-as mimetizando o odor e a forma de outras espécies falenófilas da região que possuem recompensas alimentares reais (Figura 292-A; Haber, 1984). Pelo menos 38 géneros de orquídeas servem-se deste subterfúgio de engano alimentar (Jersáková et al., 2006).

Cerca de 18 géneros de orquídeas, concentrados sobretudo na Austrália, Europa, América do Sul e Central, e África do Sul, seguem a refinada estratégia de polinização por engano sexual (Figura 292-B; Jersáková et al., 2006; Gaskett, 2011). Nestas orquídeas, as flores libertam compostos voláteis quimicamente análogos às feromonas sexuais femininas de determinadas espécies de abelhas ou vespas (Hymenoptera) e exibem labelos semelhantes ao abdómen das fêmeas na forma, cor e pilosidade. As orquídeas do género *Ophrys* são um exemplo clássico imitam às fêmeas dos seus polinizadores com um mimetismo químico, visual e tátil (Francisco & Ascensão, 2013; Francisco, 2015). A polinização é realizada exclusivamente pelos machos quando tentam copular com a flor (pseudocópula). Cada espécie de orquídea depende dos serviços de uma a poucas espécies de insetos. Os machos, atraídos de longe pelas "feromonas", pousam no labelo e, durante a vigorosa fricção da pseudocópula, contactam inadvertidamente com os bursículos (bolsas protetoras onde se alojam os retináculos, pequenos discos viscosos). Estes retináculos estão ligados por um pequeno pé (caudículo) a massas densas e coesas de pólen, as **polínias**. As polínias aderem firmemente à cabeça ou ao abdómen do macho através do retináculo. A frustração por não conseguir realizar a cópula obriga o inseto a abandonar a flor e a procurar novamente uma parceira. Ao ser enganado novamente e pseudocopular com outra orquídea, a configuração flor garante uma enorme probabilidade de as polínias que o inseto transporta colidirem e aderirem à superfície estigmática.

Esta estratégia estabelece uma dependência ecológica absoluta, e de elevadíssimo risco, da planta em relação a um escasso cortejo de polinizadores. Embora os insetos acabem por aprender com a experiência a distinguir as fêmeas reais dos labelos das orquídeas (evitando voltar a ser enganados na mesma área), cada pseudocópula tem custos reais em tempo e energia que se refletem na redução do sucesso reprodutivo (*fitness*) dos machos. A polinização e a persistência de uma espécie de orquídea ficam seriamente em perigo se o seu inseto alvo se extinguir, ou se na população de insetos evoluir rapidamente uma capacidade inata de evitar orquídeas "mentirosas". As espécies vegetais que apostam no engano alimentar correm o mesmo risco. De facto, já foi demonstrado que certas vespas polinizadoras evitam forragear ativamente em habitats com elevada densidade de orquídeas enganadoras (Peakall, cit. em Schiestl & Schlüter, 2009).

Para contornar a baixa taxa de visitas, e ao contrário de tantas outras plantas, as flores das orquídeas mantêm-se viçosas e com as superfícies estigmáticas recetivas durante um período invulgarmente longo — facto que explica parte do seu enorme sucesso na floricultura ornamental. Sendo o pólen disperso em pacotes massivos (polínias), um único evento bem-sucedido de polinização é suficiente para fertilizar centenas ou milhares de primórdios seminiais no ovário. Mesmo assim, a produção de frutos e sementes em muitas espécies de orquídeas é fortemente limitada pela disponibilidade de pólen, resultante da baixa frequência de visitação (Tremblay et al., 2005). Como salvaguarda evolutiva, algumas orquídeas desenvolveram um sistema de autopolinização de recurso (autogamia autónoma retardada), ativado quando a polinização cruzada falha ao fim de muitos dias: as polínias soltam-se dos bursículos, os caudículos encurvam-se devido à desidratação, e as massas de pólen acabam por tombar e tocar na própria superfície estigmática da flor (Figura 293).

Cerca de um terço de todas as orquídeas conhecidas no mundo segue uma estratégia de engano alimentar ou sexual. Onde estão os ganhos evolutivos que compensam um risco tão extremo? As plantas que optam pelo engano poupam quantidades imensas de recursos energeticamente muito caros (como a produção contínua de néctar). Além disso, os desperdícios de pólen em visitantes ineficientes são mínimos, a oclusão do estigma com pólen de outras espécies é quase nula (graças à extrema especificidade do sinal), e a polinização cruzada (quando ocorre) é altamente eficiente na dispersão a longa distância (pois o inseto enganado foge daquela mancha de plantas para procurar parceiras/alimento noutra local). Num cômputo final, do ponto de vista teórico, a planta aloca todos os recursos poupados em néctar e pólen diretamente na produção de um primórdios.

As orquídeas do género *Serapias* são uma presença marcante e frequente nas pastagens oligotróficas da Bacia do Mediterrâneo. As *Serapias* fazem parte do grupo restrito de orquídeas que enganam os insetos polinizadores (frequentemente pequenas abelhas solitárias) fazendo-os crer que dispõem de um local termicamente protegido e adequado para passar a noite ou repousar durante intempéries, mimetizando os buracos no solo ou nos caules que estes insetos procuram (Lanzino et al., 2023). Quando as abelhas entram no abrigo tubular escuro desenhado pelas tépalas fechadas da flor, o seu corpo esbarra na coluna e são carregadas com as polínias. Na manhã seguinte, ou durante a procura de um novo refúgio noutra flor de *Serapias*, a abelha acaba por inserir as polínias que transportava no estigma recetivo, garantindo a polinização cruzada sem receber qualquer recompensa alimentar em troca.

Conflito polinizadores-plantas polinizadas. Ladrões de pólen e néctar

A teoria prediz que os intervenientes de uma relação mutualista tentam maximizar os benefícios que recebem do parceiro e minimizar os custos inerentes a essa mesma relação (Leigh Jr., 2010). Nas relações mutualistas no âmbito da polinização biótica, os polinizadores procuram maximizar o consumo de pólen e néctar, minimizando o tempo e a energia despendidos a procurar e a ingerir os alimentos — na realidade, a polinização das plantas é um serviço accidental e irrelevante para os parceiros animais da relação (Willmer, 2011). Por vezes, a recolha de pólen por parte do inseto pode ser de tal modo exaustiva que pouco sobra para a polinização cruzada. Por exemplo, estima-se que apenas cerca de 4% do pólen produzido pela comum *Campanula rapunculus* (Campanulaceae) cumpra efetivamente a sua função reprodutiva (atingir um estigma conspecífico); os restantes ~96% são consumidos ou perdidos pelos seus próprios polinizadores prediletos (Schlindwein et al., 2005). As plantas zoófilas, por seu turno, procuram reduzir a remoção excessiva de pólen e de néctar sem pôr em perigo o serviço da polinização. Ou seja, a seleção natural atua no sentido de otimizar o *trade-off* entre os custos energéticos de produção de recompensas e as vantagens genéticas da alogamia. Em suma, plantas e animais polinizadores não comungam dos mesmos interesses genéticos — coexistem num permanente conflito evolutivo.

Adicionalmente, o pólen e o néctar são alimentos muito cobiçados por inúmeras espécies animais que não adquiriram (nem coevoluíram) as características morfológicas e comportamentais adequadas à polinização. Nestes casos, a relação mutualista rompe-se, dando lugar ao

comensalismo ou ao parasitismo (v. «Interações ecológicas com plantas»). Por conseguinte, as flores, além de correrem o risco de serem visitadas por "maus polinizadores", estão permanentemente expostas a **ladrões de néctar e de pólen**. As formigas são o paradigma dos ladrões de néctar: as mais pequenas esgueiram-se entre os órgãos sexuais para beber o néctar no fundo da corola e, como não possuem um revestimento piloso adequado, raramente retêm ou transferem grãos de pólen (Barth, 1991). Tanto Sprengel como Darwin observaram de forma pioneira que certos insetos (como os abelhões de língua curta) são capazes de perfurar as corolas tubulares pelo exterior, acedendo ilicitamente ao nectário sem sequer contactarem os estigmas ou as anteras (Figura 290). Insetos de aparelho bucal triturador, como a maioria dos coleópteros, aportam poucas ou nenhuma vantagem à grande maioria das flores, consumindo massas inteiras de pólen (Barth, 1991). O roubo de néctar e de pólen prejudica a planta a dois níveis: deixa as flores fisicamente danificadas (efeito direto) e esgota as recompensas, tornando-as menos atraentes para as futuras visitas dos verdadeiros polinizadores (efeito indireto), o que deprime severamente o sucesso reprodutivo dos indivíduos vegetais (Irwin, 2003).

As adaptações das plantas contra os ladrões de néctar envolvem respostas complexas, tais como: (i) a produção de substâncias químicas dissuasoras (e.g., néctar tóxico ou amargo para formigas, mas tolerado por abelhas); (ii) o deslocamento temporal da secreção de néctar, de modo a não coincidir com o pico de atividade diária dos ladrões; (iii) a construção de barreiras físicas (e.g., cálices densamente glandulosos/pegajosos, peças do perianto coriáceas e resistentes à perfuração, ou o encerramento noturno das corolas); e (iv) o recurso a mecanismos de defesa indiretos (e.g., nectários extraflorais que atraem formigas agressivas que, por sua vez, patrulham e expulsam os ladrões de néctar florais) (Irwin et al., 2004).

Os próprios mecanismos mecânicos de seleção de polinizadores (já abordados) atuam como filtros contra os ladrões. O palato característico das corolas personadas (presente em muitas Plantaginaceae, Gesneriaceae e Orobanchaceae) é considerado uma forte adaptação à melitofilia, uma vez que a fauce da flor se encontra hermeticamente fechada e só pode ser forçada a abrir por insetos corpulentos e com peso suficiente para pressionar o lábio inferior, como as grandes abelhas das famílias Megachilidae e Apidae (Figura 167). O palato, além de tremendamente seletivo para a fauna de polinizadores, frustra as visitas de ladrões de néctar e pólen de pequeno porte, como as formigas e os pequenos coleópteros (Vargas et al., 2017).

O contínuo desencontro de interesses evolutivos entre plantas e polinizadores explica a evolução de requintados mecanismos de redução do desperdício e do roubo de pólen. Destacam-se: (i) a ocultação das anteras em locais arquitetónicos da flor que passam facilmente despercebidos aos ladrões; (ii) a heteranteria; (iii) a apresentação gradual de pólen (deiscência escalonada); (iv) a restrição da ântese apenas aos períodos de visita dos melhores polinizadores; e (v) a evolução de sistemas ultraprecisos de colocação do pólen no corpo do polinizador e de captura estigmática. Muitos destes mecanismos incrementam simultaneamente a eficiência da transferência polínica e participam ativamente na seleção da fauna visitante.

O controlo dos movimentos dos insetos através da zigomorfia desempenha um papel fulcral em muitas destas soluções morfológicas (v. «Seleção de polinizadores ao nível da flor»). Numerosas labiadas (Lamiaceae) ocultam as suas anteras debaixo do teto formado pelo lábio superior; no género *Salvia*, a proteção das anteras envolve até um sofisticado sistema de alavanca com um

fulcro (v. «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»). Nas plantas heterantéricas, ocorre uma divisão de trabalho estaminal: um conjunto de anteras coloridas e vistosas (anteras de alimentação) produz pólen estéril ou barato para saciar os polinizadores, enquanto outro conjunto de anteras crípticas (anteras de polinização) deposita sorrateiramente o pólen fértil no dorso do animal (Papaj et al., 2017).

Como detalhado anteriormente, o mecanismo de **polinização por vibração** (*buzz-pollination*) — presente no tomateiro, beringela, mirtilo e em cerca de 8% de todas as angiospérmicas — é outra estratégia de poupança e proteção. Ao reterem o pólen no interior de anteras poricidas, estas plantas garantem que o valioso recurso não é levado pelo vento em dias de calmaria nem consumido por ladrões. Apenas os grandes polinizadores capazes de sonicar as flores (como os abelhões e certas abelhas solitárias) conseguem extrair a "moeda de troca", assegurando que o pólen libertado adere efetivamente a um corpo capaz de realizar a polinização cruzada (Buchmann, 1983).

A ação mecânica vigorosa dos insetos vetores é igualmente determinante na polinização das flores papilionáceas das giestas (géneros *Cytisus* e *Genista*) ou da luzerna (*Medicago sativa*), entre outras leguminosas (Figura 192). Nestas espécies, os estames e o estilete encontram-se sob forte tensão mecânica (como a mola de um relógio), hermeticamente contidos no interior das duas pétalas fundidas que formam a quilha. Quando uma abelha com peso suficiente aterra e insere o aparelho bucal na flor, as pétalas da quilha são pressionadas para baixo e separam-se abruptamente. Neste instante, o abdómen ou a cabeça do inseto são repentinamente e violentamente fustigados pelas anteras e pelo estilete (mecanismo de disparo ou *tripping*). Durante o embate, o estigma captura imediatamente o pólen estrangeiro trazido pelo inseto, e logo a seguir as anteras depositam a nova carga de pólen fresco para a próxima viagem.

Os milhares de pelos que cobrem o corpo das abelhas são essenciais para o processo de recolha de pólen e potencialmente muito vantajosos para a dispersão vegetal. Contudo, muitas abelhas fêmeas que forrageiam ativamente têm o hábito de se limparem em pleno voo, escovando cuidadosamente o pólen solto da pilosidade com as patas, a fim de o aglomerarem e empacotarem nas corbículas ou escopas (tornando-o indisponível para a polinização). Este hábito exaustivo de limpeza choca com os interesses de reprodução das plantas. Produzir mais pólen para compensar estas perdas é a solução evolutiva imediata e mais dispendiosa. Em alternativa, a planta pode aumentar exponencialmente a eficiência do processo e conseguir concentrar a deposição do pólen numa área pequena, precisa e morfológicamente inacessível do corpo do inseto — um "local seguro" — que não possa ser limpo antes de interagir com o estigma da próxima flor.

Koch et al. (2017) demonstraram, morfológicamente, que a abelha-melífera e os abelhões são ineficientes (ou simplesmente incapazes) de escovar com as pernas o pólen depositado ao longo das linhas média dorsal e média ventral do seu tórax (Figuras 286 e 276). Não é coincidência que as flores zigomórficas das Lamiaceae e Scrophulariaceae tenham evoluído para esfregar as suas anteras precisamente na região da linha média dorsal do dorso dos insetos (Figuras 276 e 291-B). De igual modo, plantas da família Capparaceae, o género *Echium* (Boraginaceae) e inúmeras leguminosas arbustivas desenvolveram arquiteturas que pincelam o pólen na parte inferior (ventral) do tórax ou do abdómen (Figura 291-A). A precisão na colocação do pólen nestes "sítios

seguros" resulta num incremento tremendo da eficiência da polinização, o que, por sua vez, permite à planta um enorme desinvestimento energético na produção massiva de pólen (e.g., as flores de *Salvia* produzem pólen suficiente usando apenas duas tecas férteis). Em suma, a capacidade de manobrar a postura e o movimento do inseto no espaço interior da corola — a grande inovação das flores zigomórficas — maximiza a precisão da transferência de pólen e inclina a balança deste conflito evolutivo a favor da planta (Koch et al., 2017).

O homem como vetor de polinização

A **síndrome de domesticação** — o conjunto de características adquiridas pelas plantas durante o processo de seleção artificial — envolveu, em algumas espécies, uma dependência total ou parcial da polinização mediada pelo ser humano. A baunilha (*Vanilla planifolia*), uma orquídea lianóide de origem mexicana, é o exemplo clássico: em plantações comerciais fora do seu habitat, as flores têm de ser polinizadas manualmente num curto intervalo de até 12 horas após a ântese (Figura 294).

Cenário semelhante ocorre nos pomares de maracujazeiros (*Passiflora* spp.) quando faltam os grandes polinizadores naturais (abelhas carpinteiras do género *Xylocopa*). No quivi (*Actinidia deliciosa*), o desafio é ainda maior: a espécie é dioica e as flores são pouco atrativas, pois as flores femininas (♀) não produzem néctar, oferecendo apenas pólen estéril como "engodo" para os insetos. Como o tamanho do fruto depende de uma polinização massiva (1000 a 1400 sementes por fruto), recorre-se frequentemente à polinização complementar com pólen comercial projetado por polvilhadores (Pyke & Alspach, 1986).

No melhoramento de plantas, o controlo da polinização é vital para garantir que as progénies descendam de parentais escolhidos. Em cereais autogâmicos como o trigo e a cevada, procede-se à **emasculação** (extração manual dos estames) antes da ântese, seguida de polinização artificial. Para evitar contaminações por pólen alheio, as inflorescências são isoladas com sacos de papel ou redes de malha fina.

Viabilidade polínica. Período efetivo de polinização

Entende-se por **viabilidade polínica** a capacidade do pólen cumprir sua função reprodutiva, enquanto a **longevidade** se refere ao período de tempo durante o qual essa viabilidade se mantém (Dafni & Firmage, 2000). A longevidade varia de linhagem para linhagem: vai de poucas horas nas Poaceae até várias semanas em algumas espécies entomófilas. Temperaturas elevadas e baixa humidade relativa aceleram a perda de viabilidade. Por seu turno, o contacto direto com a água da chuva pode causar a disrupção osmótica (plasmoptise) do grão de pólen, tornando-o inviável (Lawson & Rands, 2019).

O **período efetivo de polinização** (PEP) é o número de dias durante os quais a polinização resulta na formação de sementes (Williams, 1965). Este valor é determinado pela longevidade dos primórdios seminiais, subtraída do tempo necessário para a germinação estigmática e para o crescimento do tubo polínico até à fecundação. O frio é um fator crítico, pois reduz a velocidade de crescimento do tubo polínico, podendo fazer com que este não atinja o primórdio seminal antes de entrar em senescência. Na macieira, por exemplo, o tubo polínico pode demorar mais de 48 h a atingir os primórdios seminiais; se a primavera for fria, o PEP encurta, comprometendo a produção (Sanzol & Herrero, 2001).

Associado à janela temporal da floração e à longevidade do pólen, emerge um interessante *trade-off* ecológico-evolutivo que será discutido na secção «Competição do pólen. Seleção de gâmetas».

A crise dos polinizadores

Enfrentemos, atualmente, uma crise global de polinizadores, uma séria ameaça à biodiversidade e à segurança alimentar à escala planetária (Biesmeijer et al., 2006; Potts et al., 2010). Este declínio sem precedentes, particularmente severo entre os himenópteros selvagens e domesticados, resulta da convergência sinérgica de pressões antropogénicas: a destruição e fragmentação de habitats, a monocultura intensiva, a proliferação de patógenos exóticos e o uso crónico de pesticidas. Destacam-se, neste último grupo, os inseticidas neonicotinóides (inspirados na estrutura química da nicotina), com efeitos crónicos subletais comprovados no sistema imunitário, na memória e na navegação espacial das abelhas *s.l.* (Goulson et al., 2015).

Adicionalmente, as alterações climáticas introduziram outro risco de índole ecológica: o desfazamento fenológico (*phenological mismatch*), já referido na secção «Repouso e crescimento vegetativos nas regiões extratropicais». Além de desregularem processos fisiológicos (como a iniciação e a diferenciação floral) e a fenologia intrínseca das plantas, expondo-as a riscos meteorológicos extemporâneos (e.g., geadas após o abrolhamento dos gomos nas árvores de fruto), estas alterações traduzem-se num desencontro temporal no mutualismo planta-polinizador, com evidentes consequências reprodutivas (Kudo & Ida, 2013; Zohner et al., 2018). A nível agronómico, estas perturbações resultam diretamente no abortamento de flores, na deformação dos frutos, em severas quebras de produtividade e, por fim, em perdas económicas.

A flor depois de polinizada

Após a fecundação, muitas flores zoófilas perdem rapidamente a corola para não atrair fitófagos. Contudo, nalgumas espécies, a corola persiste mas muda de cor. Esta retenção serve para manter a atratividade da inflorescência a longa distância (atraindo mais polinizadores para o conjunto), enquanto a mudança de cor sinaliza honestamente, a curta distância, que aquela flor específica já não tem néctar. Este sistema beneficia tanto a planta (que recebe mais visitas nas flores ainda virgens) como o inseto (que não perde tempo em flores vazias) (Brito et al., 2015).

O destino da flor após a polinização é o tema da secção que segue: «Fase progâmica».

8. A fase progâmica

Definição

A **fase progâmica** decorre entre a captura do pólen e o momento imediatamente anterior à fecundação. Contempla duas etapas morfo-fisiológicas fundamentais: (i) a aderência e germinação do pólen no estigma e (ii) o crescimento do tubo polínico ao longo do estilete.

Da aderência do pólen ao tubo polínico

Para que a polinização seja bem-sucedida, é estritamente necessário que o pólen adira de forma adequada à superfície estigmática. Experiências com simulação de chuva após polinização artificial demonstram que o pólen adere com firmeza aos estigmas de forma muito rápida (frequentemente em menos de 1 a 2 horas) (Yang et al., 2015). Contudo, a ocorrência de precipitação imediatamente após a captura do pólen, o tempo excessivamente quente ou uma humidade relativa muito baixa (< 50%) podem comprometer esta aderência inicial.

O estigma funciona como um órgão altamente especializado na captura e triagem genética preliminar do pólen. Logo após a ântese, os estigmas ficam sujeitos a uma intensa e permanente "chuva" de pólen de diversas origens. As plantas com flor desenvolveram mecanismos bioquímicos eficazes — embora ainda não completamente compreendidos — que autorizam primariamente a germinação de grãos de pólen coespecíficos, não obstante a ocorrência ocasional de eventos de hibridação interspecífica. Nas plantas com sistemas de autoincompatibilidade, apenas uma fração desse pólen coespecífico (o pólen alogâmico compatível) consegue germinar e progredir. Desde que os estigmas estejam recetivos, o pólen seja viável e o dador e o recetor sejam compatíveis, o grão de pólen hidrata-se e germina em menos de uma hora após a sua captura. Em muitas espécies, basta colocar o pólen numa solução açucarada com a concentração adequada para estimular a germinação *in vitro* e observar a rápida emissão de tubos polínicos.

Os gametas σ dos espermatófitos são transportados através dos tecidos do esporófito feminino por intermédio de um tubo polínico. Este tubo irrompe através de uma abertura na esporoderme (poro) do grão de pólen e invade os tecidos do estigma (Figura 295). Para atingir os gametas f encapsulados no primórdio seminal, o tubo polínico tem de percorrer distâncias que variam desde poucos milímetros, numa pequena planta anual, até mais de 30 cm, como acontece nos estiletos (barbas) do milho-graúdo (Figura 187). Durante este percurso descendente, o tubo polínico é nutrido inicialmente pelos tecidos do estigma e, subsequentemente, pelos tecidos do estilete.

A via de progressão depende da anatomia floral: nos estiletos sólidos, o tubo polínico cresce através dos espaços intercelulares do tecido de transmissão; nos estiletos fistulosos (ocos),

progride mergulhado numa matriz mucilaginosa. O metabolismo e o alongamento apical do tubo polínico são controlados pelo núcleo da célula vegetativa (v. «Microsporogénese e microgametogénese»). Esta célula vegetativa desce pelo estilete confinada na extremidade do tubo polínico, arrastando consigo as duas células espermáticas (gâmetas ♂) incorporadas no seu citoplasma. Durante o crescimento, formam-se ciclicamente tampões de calose (um polissacarídeo estrutural) que isolam as porções mais velhas do tubo, mantendo o volume citoplasmático e as células espermáticas sequestrados na extremidade apical em crescimento ativo. Esta característica fisiológica exclusiva das angiospérmicas reduz o risco de rutura celular, mantém a pressão de turgescência na ponta e permite que os tubos polínicos atinjam comprimentos assinaláveis (Lord, 2000). Como referido anteriormente, nos grãos de pólen bicelulares, a divisão da célula generativa em duas células espermáticas ocorre durante o próprio crescimento do tubo polínico; nos grãos tricelulares, esta mitose já ocorreu previamente na antera.

Na maioria das angiospérmicas, a fase progâmica tem uma duração que oscila entre as 2 e as 48 horas, com um pico de frequência em torno das 24 horas, embora possa atingir, em casos extremos, até 12 meses (Williams, 2008). Recorde-se que a temperatura ambiente exerce um efeito determinante quer na taxa de germinação do pólen no estigma, quer na velocidade de alongamento do tubo polínico ao longo do pistilo (v. «Viabilidade polínica e Período Efetivo de Polinização»).

Competição do pólen. Seleção de gâmetas

Em muitas espécies de aves, a coloração vibrante e o brilho da plumagem dos machos estão positivamente correlacionados com um sistema imunitário mais robusto, uma dieta de elevada qualidade (e a capacidade de a obter) ou uma maior resistência ao *stress* oxidativo (Hill, 2014). Nos mamíferos, características como o tamanho, a massa muscular, as vocalizações ou a complexidade e dimensão das hastes e cornos funcionam como indicadores diretos da qualidade genética dos machos. As fêmeas tendem a preferir, como parceiros reprodutivos, machos que exibem fenótipos associados a uma melhor qualidade genética, de modo a aumentar a *fitness* darwiniana da sua descendência. Estes atributos evoluem através de seleção sexual — um processo evolutivo que ocorre quando um dos sexos demonstra preferência por determinadas características morfológicas ou comportamentais, geneticamente herdadas, no sexo oposto.

Se a **seleção sexual** (e a conseqüente seleção de gâmetas) é essencial no processo evolutivo dos animais mais complexos, então é expectável que também o seja nas plantas. As flores recebem, frequentemente, um excesso de pólen coespecífico (proveniente de múltiplos doadores com diferentes características genéticas) face ao número de primórdios seminais disponíveis para fecundação. Um indivíduo que adquira a capacidade de escolher os gâmetas ♂ de melhor qualidade (e, implicitamente, os melhores genes) terá descendentes mais vigorosos que, por sua vez, produzirão mais descendentes (sucesso reprodutivo acrescido). Logo, a evolução de mecanismos de seleção de gâmetas ♂ é altamente vantajosa.

Não obstante os sistemas de promoção da polinização cruzada, as plantas recetoras de pólen têm um controlo limitado sobre a qualidade do pólen capturado pelos estigmas. A triagem qualitativa do pólen (e a seleção sexual) é, sobretudo, um mecanismo de pós-polinização. Nas angiospérmicas, a seleção de gâmetas ♂ faz-se através da intensa competição do pólen ao nível do pistilo (v. «Conceito, estrutura e função do carpelo e pistilo»). A **competição do pólen** (ou seleção/competição de tubos polínicos; *pollen competition*) refere-se à disputa entre microgametófitos pela fecundação dos gâmetas ♀, a qual ocorre no momento da germinação no estigma ou, com particular intensidade, durante o alongamento do tubo polínico ao longo do estilete (Figura 295-A).

O mecanismo basilar da competição do pólen é conceptualmente simples, embora os seus intrincados mecanismos fisiológicos e moleculares continuem a ser objeto de intensa investigação. Os grãos de pólen compatíveis que germinam precocemente e emitem tubos polínicos de rápido crescimento penetram mais cedo nos primórdios seminiais, tendo uma probabilidade francamente maior de fecundar as oosferas do que os grãos de pólen de captura tardia ou os que geram tubos de crescimento lento.

A taxa de crescimento dos tubos polínicos sofre, porém, uma forte interferência ativa do pistilo. Esta filtragem não serve apenas para penalizar o pólen da própria planta (como acontece na autoincompatibilidade críptica [CSI], onde o crescimento do pólen autogâmico é ativamente deprimido; v. «Geitonogamia»). Perante uma "chuva" de pólen proveniente de múltiplos doadores, o estilete nutre e acelera ativamente os tubos polínicos dos parceiros alogâmicos mais vigorosos e com características genéticas superiores, atrasando, "matando à fome" ou desorientando os restantes. Deste modo, a planta ♀ retém o controlo último sobre a paternidade das sementes, garantindo a *fitness* da sua descendência (Skogsmyr & Lankinen, 2002; Toledo et al., 2020).

De facto, foi comprovado experimentalmente que: (i) a velocidade de crescimento do tubo polínico é um excelente indicador biológico de quão bem a genética do indivíduo dador de pólen está adaptada a lidar com as pressões ambientais; (ii) a competição intensa de pólen no estilete resulta numa descendência com taxas de germinação superiores, plântulas mais vigorosas e de crescimento mais uniforme, gerando indivíduos adultos com maior poder competitivo; (iii) a competição do pólen é uma força evolutiva ubíqua e muito frequente nas angiospérmicas (Delph & Havens, 1998; Skogsmyr & Lankinen, 2002). Os «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia» (incluindo os sistemas de autoincompatibilidade) e a competição do pólen são funcionais e complementares, trabalhando para o mesmo fim evolutivo: a produção de progénies superiores e fecundas.

A seleção dos melhores gâmetas é tanto mais eficaz quanto maior for o número de tubos em germinação simultânea e em competição direta. Existem evidências documentadas de seleção natural direcionada para a maximização do número de doadores e da diversidade de pólen em competição. Por exemplo, o atraso temporal da recetividade dos estigmas após a ântese, detetado em algumas espécies, aumenta a acumulação de grãos de pólen aderentes no estigma e força uma germinação explosiva e simultânea de todos os competidores (cf. Moore & Pannell, 2006). Nas plantas de polinização anemófila, os grãos de pólen tendem a chegar espaçados no tempo e de forma avulsa, enquanto na polinização entomófila o pólen é depositado em massas ou agrupamentos densos. Admite-se, por isso, que a polinização entomófila eleva exponencialmente a

pressão de competição do pólen (Mulcahy & Mulcahy, 1987). Cativar eficientemente a atenção e o serviço de transporte dos polinizadores aumenta drasticamente a probabilidade do pólen alcançar um estigma coespecífico precocemente, e em grande quantidade, para posterior triagem e seleção estilar.

Quanto menor for a dispersão da floração ao longo do tempo (i.e., uma ântese altamente sincronizada e curta) e menor for a viabilidade polínica, maior é a sobreposição competitiva dos grãos de pólen no estigma. Esta receção simultânea gera uma intensa "corrida" entre os tubos polínicos, permitindo que os tecidos do estilete façam uma rigorosa seleção gametofítica, favorecendo os gâmetas ♂ mais vigorosos e compatíveis (Mulcahy, 1979; Snow & Spira, 1991). Contudo, esta especialização reprodutiva acarreta um risco altíssimo: ao estreitar severamente a janela de oportunidade para a polinização, a planta aumenta drasticamente a probabilidade de falha reprodutiva total caso as condições meteorológicas ou a atividade dos polinizadores sejam adversas nesse breve período (Willmer, 2011). Generalizando este raciocínio à componente ♀ da flor: quanto mais curto for o período de receptividade do estigma, mais eficiente será a seleção de gâmetas, incorrendo, porém, nos mesmos riscos de falha reprodutiva. Perante estes *trade-offs*, a seleção natural acabou por favorecer múltiplas estratégias intermédias.

Nas gimnospérmicas, o pólen é capturado passivamente de forma direta pela gota de polinização do primórdio seminal, não havendo as mesmas restrições anatómicas (um estilete longo) para se desenvolverem sistemas de seleção pré-zigótica de gâmetas. Por outro lado, as gimnospérmicas têm, *a priori*, salvo raras exceções, a desvantagem ecológica de serem estritamente anemófilas. Nestes grupos, a seleção dos melhores genes atua mais tardiamente (seleção pós-zigótica) e de forma energeticamente mais ineficiente, através do aborto seletivo na poliembrião simples (Zavada & Taylor, 1986; v. «Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais»). A evolução do carpelo (em particular do estilete fechado) e a coevolução com insetos polinizadores aumentaram a competição do pólen e a eficácia da seleção dos gâmetas ♂ nas angiospérmicas, fatores que terão contribuído de forma decisiva para o formidável sucesso e irradiação evolutiva deste grupo taxonómico (Mulcahy & Mulcahy, 1987).

9. Fecundação

Geralmente, o saco embrionário está maduro no momento da polinização. Em certas espécies, a polinização e o crescimento do tubo polínico ao longo do estilete são indispensáveis para estimular o desenvolvimento do saco embrionário — na amendoeira, por exemplo, a maturação do saco embrionário ocorre apenas cerca de uma semana depois da ântese (Pimienta & Polito, 1983).

A penetração do tubo polínico no primórdio seminal faz-se, geralmente, pelo micrópilo (**porogamia**). Nas Betulaceae e nas Casuarinaceae, entre outras famílias da ordem Fagales, o tubo polínico perfura a calaza para alcançar o saco embrionário (**calazogamia**) (Sogo et al., 2006). Na última fase da caminhada até ao primórdio seminal, o tubo polínico é orientado quimicamente em direção à oosfera pelas sinérgidas; o tubo penetra numa das sinérgidas (que sofre morte celular programada) e rebenta pela extremidade, libertando os dois gâmetas masculinos (Dresselhaus et al., 2016). A fusão (plasmogamia) de um gâmeta ♂ com a oosfera, e do outro gâmeta ♂ com a célula central, dá-se poucos minutos depois, praticamente em simultâneo. Novamente à escala do minuto, segue-se a cariogamia (a fusão do material genético maternal e paternal).

A reprodução sexual nas angiospérmicas é um processo complexo envolvendo dois gâmetas ♂, dois gâmetas ♀ (a oosfera e a célula central) e duas singamias, sendo, por isso, designado por **dupla fecundação** (Figura 337). A fusão de um núcleo espermático com a oosfera dá origem ao zigoto diploide. O zigoto é a primeira célula da geração esporofítica seguinte, cujo desenvolvimento gerará o embrião. A célula triploide resultante do encontro do segundo núcleo espermático com os dois núcleos polares da célula central é o ponto de partida da diferenciação do endosperma. Entretanto, a célula vegetativa do microgametófito desorganiza-se. As restantes células do saco embrionário — a sinérgida sobrevivente e as antípodas — têm o mesmo destino, servindo o seu conteúdo, muito provavelmente, de alimento ao embrião em formação (Chun-Gang & Xiang-Yuan, 1992).

A singamia provoca a rápida libertação de moléculas repelentes que bloqueiam o crescimento de outros tubos polínicos em desenvolvimento no estilete, evitando a polispermia (Dresselhaus et al., 2016). Caso excecional, se uma ou as duas fecundações falharem, um novo tubo polínico, sob o controlo de atração da sinérgida sobrevivente (uma vez que cada evento de penetração consome obrigatoriamente uma sinérgida), pode penetrar o gametófito ♀ (Kasahara et al., 2012) — um mecanismo de segurança notável para a maximização do sucesso reprodutivo.

O endosperma é um tecido temporário que envolve e nutre o embrião durante a formação da semente, atuando de forma análoga à placenta nos animais (van Dijk, 2009). Nas sementes endospérmicas, essa função de nutrição mantém-se até à emergência das plântulas. A origem evolutiva do endosperma triploide é um dos muitos enigmas envolvendo as angiospérmicas. Foi sugerido que a semente ancestral produziria dois embriões a partir de outras tantas oosferas fecundadas; um desses embriões teria evoluído num endosperma estéril (um "gémeo altruísta") com a função exclusiva de tecido de reserva (Sargent, citado por Linkies et al., 2010). Esta

discussão será retomada no Volume II.

.

10. Desenvolvimento da semente e do fruto

Etapas do desenvolvimento da semente

Terminada a fecundação, o primórdio seminal sofre um conjunto de modificações que desemboca na formação da semente madura. O desenvolvimento da semente, embora contínuo, comporta três etapas biológicas distintas (Bewley et al., 2013): **fase I, histodiferenciação** (*histodifferentiation*); **fase II, expansão celular** (*cellular expansion*); e **fase III, maturação** (*seed maturation*).

A **histodiferenciação** da semente caracteriza-se por uma intensa atividade mitótica e metabólica. O peso fresco sobe rapidamente, atingindo um patamar pouco depois da transição para a fase II. Neste momento, a sensibilidade ao *stress* hídrico da semente em formação — e conseqüentemente a quebra de produtividade das culturas agrícolas dirigidas à produção de semente — é máxima. No final da histodiferenciação, estão formados os tecidos e a maior parte das células que compõem a semente madura; o embrião atingiu o estágio cordiforme (v.i.).

A taxa de divisão celular diminui bruscamente no início da fase de **expansão celular** (fase II). A água das células dos tecidos de reserva é progressivamente substituída por substâncias de reserva, e o efeito do déficit de água no solo sobre a formação da semente reduz-se consideravelmente. Embora o peso fresco se mantenha mais ou menos constante, o peso seco sobe de forma acelerada.

Na **maturação** (fase III), a perda de água nas **sementes ortodoxas** (*orthodox seeds*) sofre uma brusca aceleração, o peso fresco diminui drasticamente, a atividade metabólica decai acentuadamente e a tolerância à dessecação e a temperaturas extremas atinge o seu máximo. A capacidade de germinação, i.e., a **maturação fisiológica**, é adquirida antes do final desta fase. À maturação fisiológica corresponde o ponto máximo de acumulação de peso seco. No final da maturação, as sementes ortodoxas entram em **quiescência** (*quiescence*) ou ficam dormentes. Recorde-se que quiescência significa «suspensão do crescimento» imposta por causas externas; é, na prática, um sinónimo de latência e de ecodormência. Nas sementes ortodoxas dormentes, o embrião é incapaz de prosseguir de imediato o seu desenvolvimento e dar origem a uma nova planta, mesmo em condições ambientais favoráveis à germinação (v. «Dormência e germinação da semente»).

As **sementes recalcitrantes** (*recalcitrant seeds*) não entram em dormência e mantêm elevados teores de água na maturação, o que as torna invariavelmente sensíveis à dessecação e a temperaturas baixas (geralmente abaixo dos 10 °C) (Vozzo, 2002). Nestes casos, a germinação pode ocorrer sem a prévia embebição em água. A maturação (fase III) não é, portanto, um estágio de desenvolvimento claramente delimitado neste tipo de sementes. Cerca de 7% das espécies de angiospérmicas produzem sementes recalcitrantes, sendo estas particularmente frequentes nas regiões tropicais e húmidas (Bewley et al., 2013). Produzem sementes recalcitrantes espécies como os *Quercus* (carvalhos), o castanheiro, o cacauzeiro, o abacateiro, a mangueira e o coqueiro. Ao contrário das sementes ortodoxas, não podem ser conservadas congeladas e permanecem viáveis apenas durante um curto período de tempo. Por exemplo, a semente da mangueira tem de ser semeada 10 a 15 dias após a colheita do fruto; a castanha, mesmo bem conservada, mantém-se viável apenas durante 3 a 4 meses.

Embriogénese

Diferenciação do embrião

O embrião diferencia-se a partir do zigoto diploide. Os estudos de genética molecular demonstram que a diferenciação do corpo do embrião é controlada por uma elaborada rede genética que assegura uma rigorosa sequência de eventos morfogenéticos (Elhiti & Stasolla, 2013). Durante o seu desenvolvimento inicial, o embrião e o endosperma são nutridos pelo nucelo, um tecido que, na grande maioria das angiospérmicas, acaba por ser consumido e desaparecer (exceto nas sementes perispérmicas). A embriogénese prolonga-se, geralmente, até ao final da maturação (fase III) e desenrola-se em paralelo com a formação do endosperma.

O primeiro passo da embriogénese envolve uma divisão mitótica assimétrica do zigoto em duas células-filha: a **célula basal** (*basal cell*) e a **célula apical** (*apical cell*). A primeira fica voltada para o micrópilo (polo micropilar) e a segunda para a calaza (polo calazal) (Maheshwari, 1950; Figura 296-A). Logo nesta primeira divisão celular fica definida uma polaridade apical-basal irreversível que acompanhará a planta por toda a vida.

A célula basal é substancialmente maior e mais vacuolizada do que a célula apical. Nas angiospérmicas, esta célula dá origem ao **suspensor**, uma coluna estrutural (formada por uma ou mais células) que tem por função transferir nutrientes e reguladores de crescimento da planta-mãe para o embrião em formação. O suspensor atua mecanicamente, empurrando o embrião para o interior da cavidade onde está alojado o endosperma nutritivo; é por esta razão que o embrião surge embebido neste tecido nas sementes endospérmicas (com exceção das gramíneas). O número de células do suspensor varia de espécie para espécie. Pontualmente, a célula basal pode contribuir com algumas células para a construção do próprio embrião. Nas monocotiledóneas, a célula basal dá origem apenas à célula mais proximal do suspensor; o embrião e as restantes células do suspensor têm origem na célula apical (Bewley et al., 2013). Nos fetos e nas gimnospérmicas, o suspensor tem um metabolismo comparativamente muito menos ativo.

O corpo principal do embrião diferencia-se a partir da célula apical. Numa primeira fase, forma-se uma cadeia mais ou menos linear de células, característica do **estádio de pró-embrião**, que

evolui em seguida para uma forma esférica de simetria radial (**estádio globular**), ainda sem tecidos verdadeiramente diferenciados (Figura 296-A). No final do estágio globular, ficam definidos os domínios celulares (grupos contíguos de células) que originarão os meristemas radicular e apical, bem como os cotilédones (Bewley et al., 2013).

Nas plantas com dois cotilédones, o embrião assume então a forma de um coração estilizado com simetria bilateral (**estádio cordiforme**), marcando o prenúncio da diferenciação anatômica dos dois cotilédones (Figura 296-B). Nas monocotiledóneas, o embrião progride para uma forma cilíndrica (**embrião cilíndrico**), uma vez que dispõe de apenas um cotilédone para diferenciar (Maheshwari, 1950). Os embriões nos estádios cordiforme ou cilíndrico dispõem já de tecidos meristemáticos especializados, concretamente, o meristema apical do caule e o meristema apical radicular.

Mais para o final da embriogênese (**estádio de torpedo**), o embrião alonga-se significativamente, completa-se a diferenciação anatômica dos meristemas primários e as células do suspensor degeneram naturalmente (por morte celular programada ou pela simples compressão física exercida pelo embrião em crescimento). Nas sementes cotiledonares, é nesta fase que se desenrola o grosso da transferência de reservas nutritivas do endosperma para os cotilédones. A diferenciação culmina no **estádio cotiledonar**, onde o embrião apresenta todos os seus órgãos morfológicos perfeitamente diferenciados e os tecidos vasculares provisórios bem nítidos. A embriogênese termina, o embrião perde água e, no caso das sementes ortodoxas, a semente entra em quiescência ou dormência. O embrião está maduro.

Diferenciação do endosperma

Numa fase inicial, o endosperma cresce a uma taxa superior à do embrião. Nas plantas com **endosperma nuclear** (*nuclear endosperm*), o tipo dominante nas angiospérmicas, o crescimento deste tecido de reserva faz-se, em grande parte, através do aumento do volume de células que acumulam vários núcleos sem que ocorra citocinese (células cenocíticas). A taxa de crescimento volumétrico da semente decai no momento em que ocorre a celularização destes núcleos livres (Sundaresan, 2005). No **endosperma celular** (*cellular endosperm*), as células são uninucleadas e individualizadas desde o primeiro momento (e.g., *Magnolia* e várias monocotiledóneas). As gimnospérmicas possuem também um endosperma de base celular (Taylor et al., 2009).

Nas angiospérmicas, o endosperma pode permanecer na semente madura (originando sementes albuminosas) ou ser totalmente reabsorvido (originando sementes exalbuminosas). Em regra, as monocotiledóneas são albuminosas (pontualmente perispérmicas), enquanto as "dicotiledóneas" são exalbuminosas, embora existam exceções a esta tendência (v. «Estrutura da semente»). A formação de cotilédones de grande dimensão e com abundantes reservas faz-se, em grande parte, à custa da desmobilização das reservas acumuladas inicialmente no endosperma. Como foi referido na primeira parte desta obra, as sementes cotiledonares tendem a germinar mais rapidamente do que as sementes albuminosas porque a via de transferência das suas reservas para o eixo embrionário é mais direta e rápida. Esta vantagem fisiológica é suficiente para explicar a evolução independente das sementes cotiledonares em múltiplas linhagens de plantas com flor.

Diferenciação do tegumento

Recorde-se que os tegumentos do primórdio seminal dão origem ao episperma, i.e., à «casca» protetora que envolve a semente (v. «Episperma»). O episperma das angiospérmicas pode apresentar um ou dois tegumentos (cada qual com uma ou mais camadas de células), consoante o primórdio seminal original seja unitegumentado ou bitegumentado. O tegumento acompanha ativamente o crescimento em volume da semente. A maturação anatómica e o endurecimento (esclerificação) do tegumento decorrem em simultâneo com a maturação das restantes partes funcionais da semente.

Tamanho da semente

O tamanho da semente das angiospérmicas está fortemente correlacionado com o volume de reservas acumulado, quer sob a forma de endosperma (nas sementes albuminosas), quer nos cotilédones (nas sementes exalbuminosas) (Sundaresan, 2005). As sementes muito grandes têm, por norma, abundantes tecidos de reserva.

Com até 30 cm de comprimento e 25 kg de peso, o coco-do-mar (*Lodoicea maldivica*, *Arecaceae*), uma palmeira endémica do litoral das Ilhas Seicheles, no Oceano Índico, detém o recorde da maior semente do mundo (Figura 297). No extremo oposto do espectro evolutivo encontram-se as orquídeas, cujas sementes medem apenas entre 0,2 e 0,8 mm. As sementes das orquídeas são desprovidas de reservas energéticas e dependem estritamente da infeção e cooperação com fungos simbióticos (micorrizas) para germinar (Harper et al., 1970; Eriksson & Kainulainen, 2011).

O tamanho da semente é um carácter funcional intensamente estudado em ecologia. As sementes tendem a ser maiores nas zonas tropicais e em plantas que, pelo menos numa fase inicial do seu ciclo de vida, crescem em *habitats* sombrios (Moles et al., 2007). A explicação ecofisiológica mais plausível é a seguinte: como as florestas tropicais equatoriais e de monção são hiperdiversas e caracterizadas por um sub-bosque sombrio, as plântulas atingem a autossuficiência fotossintética de forma tardia; portanto, para se estabelecerem e crescerem em altura à procura de luz, necessitam de um "capital" energético inicial abundante fornecido pela semente. Por outro lado, sementes grandes requerem animais grandes para a sua dispersão e, nas florestas tropicais, os frugívoros dispersores são tipicamente maiores do que nas regiões extratropicais. Uma semente de grande calibre pode também funcionar como um mecanismo de saciação: fornece alimento suficiente aos insetos fitófagos e, ainda assim, retém energia sobrando no cotilédone para germinar e viabilizar a plântula, como ocorre em várias espécies de carvalhos (*Quercus*, *Fagaceae*) (Yi & Yang, 2010).

As áreas tropicais abertas (savana) e as regiões mediterrânicas, com uma estação seca bem marcada, são ecossistemas propícios à evolução de leguminosas e gramíneas de sementes relativamente grandes. Nestas ecologias, mal caem as primeiras chuvas, é vantajoso investir em plântulas de crescimento explosivo, construídas a partir de reservas abundantes, que ocupem rapidamente o espaço disponível. Alguns dos cereais (e.g., trigo, centeio e cevada) e das leguminosas (e.g., ervilha, lentilha e fava) mais cultivados no planeta têm a sua origem evolutiva numa destas regiões — o Sudoeste da Ásia (o Crescente Fértil). O elevado potencial

agroeconómico destas espécies tem uma clara explicação evolutivo-climática, o que, por sua vez, determinou o surgimento das primeiras civilizações agrícolas no Sudoeste Asiático. Trata-se, no fundo, de um determinismo ecológico e botânico da própria história da humanidade (cf. Diamond, 1997).

Em contraste, as sementes pequenas estão muito mais sujeitas à contingência estocástica de encontrar um microssítio seguro para germinar. Em contrapartida, são produzidas em quantidades massivas (existe nas plantas um mercado *trade-off* alocativo entre o número de sementes por indivíduo e a dimensão individual da semente) e o vento transporta-as com enorme facilidade, frequentemente a longas distâncias (Harper et al., 1970).

Diferenciação do fruto

Fases da formação do fruto

A diferenciação do fruto depende de estímulos cuja fisiologia ainda é parcialmente mal compreendida, produzidos durante a germinação do pólen, o crescimento do tubo polínico ou, mais frequentemente, durante ou logo após a fecundação (Gillaspy et al., 1992). A conversão do ovário em fruto evidencia-se precocemente por um intumescimento visível dos tecidos carpelares. Regra geral, as flores não fecundadas abortam: o ovário para de crescer, a flor senesce e acaba por se desprender (abscisão) e cair ao solo.

A transição efetiva da flor para o fruto em desenvolvimento designa-se por **vingamento** (*fruit set*). Muitas espécies experimentam uma acentuada queda natural de flores não fecundadas durante o período de vingamento. De facto, as plantas produzem invariavelmente mais flores do que o número de frutos que conseguem suportar fisiologicamente, essencialmente por duas razões: (i) quanto maior for o número de flores (*floral display*), mais atraente é a planta para os polinizadores animais; e (ii) a manutenção de uma margem de segurança amortece os impactos negativos no sucesso reprodutivo resultantes de eventuais acidentes durante a ântese e a fecundação (e.g., tempo frio ou herbivoria). Na prática agronómica, para avaliar a taxa de vingamento logo após a queda das pétalas, seccionam-se longitudinalmente várias flores: os ovários apresentam-se verdes e intumescidos nas flores fecundadas, mas escurecidos (necrosados) nas flores abortadas.

Pouco depois da iniciação do fruto, quantidades massivas de fotoassimilados e nutrientes são desviadas (translocadas) em direção à semente e ao pericarpo nascente, que passam a atuar como os principais "rabanos" (*sinks*) metabólicos da planta. Logicamente, quanto maior for a carga de frutos, mais deprimido será o crescimento vegetativo da planta nesse ciclo.

Distinguem-se tipicamente três fases fisiológicas na formação do fruto (Monselise, 1986):

- **Fase I (Multiplicação):** Caracterizada por uma intensa proliferação mitótica (divisão celular).
- **Fase II (Crescimento):** A divisão celular abranda drasticamente, passando o crescimento a ocorrer pelo aumento acentuado do volume individual das células

(expansão celular impulsionada por pressão de turgescência).

- **Fase III (Maturação):** A expansão celular cessa e ocorrem profundas alterações estruturais e bioquímicas no fruto (mudança de cor, degradação de ácidos, síntese de açúcares e compostos aromáticos).

A duração e a dinâmica destas três fases variam de espécie para espécie, e mesmo entre cultivares. No tomate, por exemplo, a fase I dura em média 7 a 10 dias, e a fase II cerca de 6 a 7 semanas (Varga & Bruinsma, 1986). Nas *prunoideas* — fruteiras da subfamília Prunoideae (Rosaceae) —, a lenhificação do endocarpo (o endurecimento do caroço) ocorre na transição entre as fases I e II, verificando-se nessa altura um acentuado abrandamento temporário na curva de crescimento do fruto (Augustí, 2010). É durante a fase II que o embrião geralmente evolui do estágio globular até ao estágio de torpedo.

As dimensões finais do fruto dependem de múltiplos fatores. Quanto mais células contiver o ovário e mais intensa for a divisão celular na fase I, maior será o potencial de calibre do fruto (fatores com forte controlo genético). Subsequentemente, quanto maior for o número de sementes viáveis e maior a superfície foliar (relação fonte-dreno) disponível por fruto, mais fotoassimilados este conseguirá capturar para expandir as suas células na fase II. Por conseguinte, polinizações deficientes (baixo número de sementes) resultam frequentemente em vingamentos fracos e em frutos pequenos, assimétricos ou deformados. Uma vez que, para a mesma superfície foliar, o calibre dos frutos é inversamente proporcional à carga instalada, muitas culturas exigem a prática de monda (remoção manual ou química de flores/frutos nascentes) ou de podas de frutificação para assegurar calibres de elevado valor comercial.

Na fase III, os frutos carnudos acumulam grandes quantidades de açúcares, reduzem a sua acidez e alteram a sua pigmentação (degradação da clorofila e síntese de carotenoides/antocianinas); os frutos secos, por seu turno, perdem água e os seus tecidos senescem e endurecem. O amadurecimento é tipicamente desencadeado após as sementes atingirem a maturação fisiológica (Gillaspy et al., 1992). Trata-se de um processo bioquímico substancialmente distinto da senescência foliar, pois envolve a conversão ativa de metabolitos (e.g., amido em açúcares simples) e não apenas a sua desmobilização. Os frutos maduros destacam-se frequentemente da planta-mãe através da formação de uma zona de abscisão na base do pedúnculo. O desenvolvimento e a maturação são orquestrados por uma complexa rede de sinalização hormonal — com o etileno a assumir o papel de "hormona do amadurecimento" —, temática amplamente detalhada nos compêndios de fisiologia vegetal.

Do ponto de vista da fisiologia pós-colheita, os frutos dividem-se em dois grandes grupos fisiológicos. Os **frutos climatéricos** (e.g., maçã, pera, pêssigo, diospiro, tomate, abacate, banana e quivi) apresentam um pico autocatalítico de produção de etileno e um aumento abrupto da taxa respiratória durante a maturação. Esta característica permite que sejam colhidos no estágio de desenvolvimento prévio à "maturação fisiológica" (antes do pico de etileno, frequentemente ainda duros e sem as características organolépticas finais) e amadureçam posteriormente em conservação ou armazenamento sob atmosfera controlada. O abacate, aliás, não completa o seu amadurecimento enquanto estiver ligado à árvore. Já os **frutos não climatéricos** (e.g., uva, morango, cereja, citrinos, ananás, melancia e a maioria das abóboras) não apresentam este pico respiratório e não aumentam os seus teores de açúcar depois de destacados da planta-mãe.

Consequentemente, a sua colheita exige a avaliação de índices de maturação na própria planta (e.g., de sólidos solúveis, senescência de gavinhas adjacentes ou alterações da cor), sob pena de chegar ao consumidor ácidos ou imaturo.

Partenocarpia

Os frutos sem semente formam-se primordialmente através de dois mecanismos botânicos: (i) partenocarpia ou (ii) estenospermia (Varoquaux et al., 2000). Na **partenocarpia**, o fruto diferencia-se sem que haja qualquer fecundação, como acontece no ananás, na bananeira e em diversas cultivares de citrinos (e.g., laranja 'Baía'). Na viticultura, os pequenos bagos verdes e sem semente (fenómeno designado por "bagoinha") tão frequentes em alguns cachos maduros são igualmente de origem partenocárpica (Magalhães, 2008). Algumas espécies requerem o estímulo físico ou químico do pólen no estigma para iniciar o desenvolvimento do fruto, mesmo sem fecundação (partenocarpia estimulada); outras dispensam totalmente estímulos externos (partenocarpia autónoma).

A **estenospermia**, por seu turno, exige a fecundação efetiva do primórdio seminal, mas o desenvolvimento embrionário é subsequentemente abortado numa fase precoce. Este fenómeno é o responsável pela ausência de sementes duras em certas cultivares de melancia e de videira (e.g., uva 'Sultanina'). Na prática comercial, é difícil distinguir visualmente a estenospermia da partenocarpia. Além da forte componente genética, ambos os fenómenos são frequentemente promovidos por *stresses* ambientais (temperaturas e humidades extremas). A indução agronómica da partenocarpia *s.l.* —através da aplicação exógena de fitorreguladores (e.g., auxinas) ou de melhoramento genético — tem sido amplamente utilizada para garantir a produtividade em condições climáticas adversas à polinização (como ocorre na produção de tomate de estufa em climas frios). A ausência de sementes acrescenta valor comercial ao fruto, facilita o processamento industrial e, em certas culturas como a beringela, retarda a senescência e prolonga o tempo de prateleira (*shelf life*) (Knapp et al., 2017).

Frutificação sincrónica, em massa e alternante

A concentração espacial e temporal da maturação de diásporos numa janela extremamente curta — a **frutificação sincrónica** (*synchronous fruiting*) — confere à planta uma vantagem evolutiva inegável: a rápida saciação das populações locais de herbívoros, o que maximiza a proporção de sementes que escapam à predação (Kelly & Sork, 2002). Muitas gramíneas pratenses adotam esta estratégia, frutificando de forma explosiva ao mesmo tempo que a palatabilidade e o valor nutritivo da sua biomassa vegetativa colapsam. Os predadores veem-se inundados com uma superabundância instantânea de alimento, ultrapassando a sua capacidade de consumo.

Quando esta produção simultânea e massiva de frutos ocorre de forma episódica, com intervalos interanuais imprevisíveis (de 1 a vários anos de intervalo), o fenómeno é designado na ecologia florestal por **frutificação em massa** (*mast fruiting*) (Herrera et al., 1998; Kelly & Sork, 2002). Os ciclos de 1 a 13 anos observados nas Dipterocarpaceae das florestas do Sudeste Asiático constituem um dos casos de estudo mais célebres na literatura (Sun et al., 2007). Nas latitudes

temperadas, o *masting* é o padrão reprodutivo natural dos pinheiros (*Pinus*) e dos carvalhos (*Quercus*). A explicação evolutiva para a frutificação sincrónica e para o *masting* é idêntica: ambas assentam na **hipótese de saciação dos predadores** (*predator satiation hypothesis*) (Kelly & Sork, 2002).

O conceito agronómico de **alternância de produção (safra e contrassafra; alternate bearing)** é o equivalente domesticado da frutificação em massa ecológica. Enquanto na natureza a irregularidade interanual é uma estratégia vital de sobrevivência e fuga aos predadores, na agricultura as fortes flutuações de produtividade são indesejáveis. A domesticação e o melhoramento selecionaram árvores com tendência para uma frutificação mais regular e anual. A alternância de produção observada hoje nos pomares é, portanto, uma manifestação vestigial e mitigada dessa biologia ancestral (Goldschmidt, 2013). Para atenuar os ciclos bienais (comuns na oliveira e na macieira), a agricultura moderna recorre à monda criteriosa, podas corretivas e fitorreguladores.

Os mecanismos fisiológicos que controlam o *masting* e a alternância continuam sob intenso debate. O modelo clássico assenta na exaustão de recursos: uma supersafra esgota os hidratos de carbono da árvore, inibindo a diferenciação floral no ano seguinte até que as reservas sejam reconstituídas (Prasad & Sakai, 2015). Outro vetor de inibição é estrutural e hormonal. Na oliveira, por exemplo, o elevado consumo de recursos pelos frutos na "safra" limita severamente o crescimento dos novos lançamentos vegetativos; havendo ramos mais curtos, existirão estruturalmente menos gomos disponíveis para diferenciar flores para o ano seguinte (Rodrigues & Arrobas, 2010). Sabe-se ainda que as sementes em desenvolvimento nos frutos produzem níveis elevados de giberelinas, hormonas que transitam para os gomos adjacentes e inibem ativamente a indução floral da campanha vindoura. Assim, os mecanismos subjacentes são múltiplos, envolvendo interações complexas entre balanços de carbono, arquitetura da copa, constrangimentos ambientais e sinalização endógena, não havendo um mecanismo fisiológico universal (Goldschmidt, 2005; Pearse et al., 2016).

11. Dispersão

Vantagens e desvantagens da dispersão

A diversidade e complexidade dos mecanismos de dispersão das angiospérmicas não têm equivalente nas restantes plantas terrestres. Esta constatação é, por si só, uma forte evidência de que a dispersão a longa distância de diásporos e propágulos é evolutivamente vantajosa. A dispersão para longe dos indivíduos parentais incrementa o sucesso reprodutivo das plantas por quatro causas maiores:

- Permite a fuga a microssítios com os recursos esgotados (e.g., nutrientes), excessivamente ensombrados ou com uma elevada concentração de substâncias alelopáticas;
- Permite a fuga a *habitats* com uma grande carga de agentes patogénicos, pragas ou uma forte pressão de herbivoria;
- Reduz os riscos de endogamia nas plantas alogâmicas;
- Permite a colonização de áreas de *habitat* não ocupadas, adequadas à germinação das sementes e ao recrutamento de plântulas (*seedling recruitment*).

Em resumo, longe dos indivíduos parentais existem, potencialmente, sítios seguros (*safe sites*) desocupados, livres de doenças, pragas, herbívoros e competidores, e ricos em recursos. Os descendentes que forem capazes de os descobrir, prosperarão. Muitos estudos teóricos e empíricos demonstram que a polinização e a dispersão a longas distâncias estão associadas a níveis superiores de heterozigotia e a menores riscos de endogamia (e.g., Turner et al., 1982).

Em alguns casos, a dispersão sintoniza temporalmente a germinação com as condições ambientais propícias — outra vantagem fundamental. Um exemplo: nas plantas ombrocóricas (dispersas pela chuva) de ecologias mediterrânicas (e.g., numerosas gramíneas anuais) ou dos semidesertos e desertos tropicais (e.g., muitas Aizoaceae do Sudoeste de África), as sementes soltam-se da planta-mãe e dispersam-se exclusivamente pela ação mecânica das gotas da chuva. Como a chuva é um evento pouco frequente, mas determinante para o sucesso da germinação e do recrutamento de plântulas, a elevação dos diásporos acima do solo e a proteção conferida pelo fruto (ou pelas estruturas das inflorescências) durante os longos períodos de seca são altamente vantajosas. Esta estratégia afasta as sementes do inóculo de parasitas e de certos fitófagos, reduzindo também o risco de germinações inconsequentes (**falsas partidas**) em eventos fugazes de precipitação ou quando chega o orvalho (Parolin, 2006).

No entanto, a dispersão tem custos. Por exemplo, os frutos carnudos são metabolicamente caros de produzir e a dispersão a longa distância, em vez de oferecer um *habitat* ideal (o «Éden» ecológico), pode conduzir os diásporos ao desastre e à morte (vd. Bonte et al., 2011). A dispersão a curta distância é muito vantajosa nas plantas hiperespecializadas, próprias de *habitats* circunscritos e rodeados por ambientes letais (e.g., lagos, ilhas ou litologias distintas). Os diásporos das plantas adaptadas à dispersão a curta distância são frequentemente pesados, de tegumento liso, e dispersam-se por barocoria (ação da gravidade) na vizinhança imediata da planta-mãe. Nestes casos, *otrade-off* entre a «dispersão a longa distância de sementes pequenas e pobres em energia» vs. a «produção de plântulas vigorosas provenientes de sementes maiores com grandes reservas» pendeu claramente a favor da segunda opção evolutiva.

Unidades e vetores de dispersão

A **unidade de dispersão** — i.e., a estrutura botânica que efetivamente se dispersa — varia substancialmente de espécie para espécie (Figura 299). Nas giestas (*Cytisus*, Fabaceae) e nos tojos (*Ulex*, Fabaceae) dispersam-se sementes; nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) dispersa-se uma bolota (um fruto indeiscente com uma semente inclusa); em *Coronilla* (Fabaceae) fragmentam-se pedaços (mericarpós) de uma vagem esquizocárpica com uma semente inclusa; no *Trifolium cherleri* (Fabaceae) e no trevo-subterrâneo cai toda a infrutescência; em muitos alhos (*Allium*, Amaryllidaceae) soltam-se bolbilhos formados na inflorescência ou fragmentos de rizoma; e nas hortênsias (*Hydrangea*, Hydrangeaceae) disseminam-se sementes ou fragmentos do caule (estacas). Várias árvores de mangal disseminam-se já na forma de plântula, uma vez que as sementes germinam no interior do fruto ainda ligado à árvore mãe (**viviparidade**) (Kathiresan & Bingham, 2001). Em casos extremos, a planta como um todo atua como a própria unidade de dispersão (e.g., a lentilha-de-água, *Lemna minor*, Araceae).

As unidades de dispersão são particularmente variáveis na família das gramíneas (Figura 299-D). A maior parte das gramíneas dispersa-se na forma de infrutescência ou de partes desta (e.g., espiguetas), i.e., um ou mais frutos firmemente aderentes a estruturas exteriores à flor (eixos, brácteas e glumas), que variam de espécie para espécie; a dispersão na forma de cariopse livre é rara na natureza.

Conceptualmente, reconhecem-se dois tipos funcionais de unidades de dispersão nas plantas com semente:

- **Diásporo** - O embrião mais o conjunto das estruturas botânicas que o acompanham (e.g., restantes estruturas da semente, tecidos do fruto ou da infrutescência);
- **Propágulo** - Qualquer estrutura vegetativa que permita a reprodução assexuada/clonal de uma planta (e.g., fragmentos de estolhos, bolbilhos, rizomas e raízes).

A semente é o diásporo das plantas com frutos deiscentes; a infrutescência, o fruto individual ou as porções do fruto com sementes inclusas são os diásporos dos frutos indeiscentes. As unidades de dispersão podem dispersar-se autonomamente por gravidade ou ser transportadas por **vetores de dispersão (agentes de dispersão ecológicos)**, como animais, vento e a água.

A dispersão por diásporos (via sexuada) é largamente dominante na natureza. A flora da República Checa está particularmente bem estudada a este respeito: 92% das espécies de plantas vasculares disseminam-se exclusivamente por diásporos; 4,5% conjugam a produção de propágulos e diásporos; 0,7% apenas produzem propágulos; e 2% das espécies não produzem diásporos nem propágulos morfológica ou ecologicamente especializados, muitas delas dependendo da ação do ser humano para se dispersarem (antropocoria) (Sádlo et al., 2018).

A discussão que se segue está focada exclusivamente na dispersão de diásporos. A dispersão botânica através de propágulos é discutida em detalhe na secção «Tipos de reprodução assexuada».

Sistemas e síndromes de dispersão

Tipologia e hipóteses

Seguindo a mesma lógica terminológica e evolutiva da polinização, também na dispersão de diásporos se reconhecem **sistemas de dispersão** (ou mecanismos/modos de dispersão) e **síndromes de dispersão**. Os sistemas são definidos pelos vetores de dispersão envolvidos. Entende-se por síndrome de dispersão o conjunto das adaptações morfológicas e anatômicas, geralmente expressas ao nível da semente e/ou do fruto, partilhadas de forma convergente por plantas que utilizam o mesmo vetor de dispersão (Quadro 50 e Figura 300).

Quadro 50. Sistemas de dispersão e síndromes de dispersão de diásporos (Bonn et al. 2000, Vitoz & Engler 2007)

| Sistema (Síndrome) | Estrutura geral dos diásporos | Exemplos |
|---|--|--|
| Autocoria (Dispersão sem a ajuda de um vetor externo) | Os diásporos barocóricos caem por gravidade. Os mecanismos autónomos de dispersão envolvem também o alongamento da planta-mãe rente ao solo com a deposição das sementes (blastocoria), o enterramento ativo no solo em consequência de variações de humidade dos diásporos (herpocoria) e sistemas de projeção (balocoria). | Por gravidade (barocoria), sem mecanismos especiais: carvalhos (<i>Quercus</i> , Fagaceae). Blastocoria: trevo-subterrâneo e muitas outras plantas reptantes. Herpocoria: muitas gramíneas (e.g., várias <i>Avena</i>) e geraniáceas. Projeção de sementes (balocoria): pepino-de-são-gregório (<i>Ecballium elaterium</i> , Cucurbitaceae; Figura 300) e muitas Balsaminaceae, Geraniaceae e Euphorbiaceae. |

| Sistema (Síndrome) | Estrutura geral dos diásporos | Exemplos |
|---|--|---|
| Anemocoria (Dispersão pelo vento) | Sementes pequenas de tegumento intumescido (cistometeorocoria). Diásporos com asas (pterometeorocoria), pelos (tricometeorocoria), estruturas intumescidas (cálice e/ou infrutescência) ou plantas completas que rolam pelo solo pelo efeito do vento (camecoria). Muitas plantas anemocóricas oscilam com o vento para auxiliar a deiscência e a dispersão (e.g., papoilas). Os diásporos muito pequenos e leves sem características peculiares (como nas orquídeas) não constituem uma síndrome de anemocoria, embora sejam facilmente transportados pelo vento. | Cistometeorocoria: <i>Calluna vulgaris</i> (Ericaceae). Pterometeorocoria: frutos alados no ailanto (<i>Ailanthus altissima</i> , Simaroubaceae) e nos ulmeiros (<i>Ulmus</i> , Ulmaceae). Tricometeorocoria: sementes com pelos em <i>Chorisia speciosa</i> (Malvaceae) e salgueiros (<i>Salix</i> , Salicaceae); cálice reduzido a um papilho de pelos que funciona como um paraquedas em muitas Asteraceae. Camecoria: cálices intumescidos com sementes inclusas (e.g., <i>Anthyllis</i> , Fabaceae); infrutescência seca e destacada da planta (e.g., vários <i>Trifolium</i> [Figura 166-B,C], <i>Eryngium</i> [Apiaceae] e <i>Carlina</i> [Asteraceae]); a dispersão de plantas inteiras rolando pelo solo é muito comum nas estepes e semidesertos. |
| Hidrocoria (Dispersão pela água) | Diásporos resistentes à submersão em água doce ou marinha. Frequentemente flutuantes em consequência da presença de tecidos esponjosos, pelos ou asas. | Frequente nas plantas litorais, aquáticas e anfíbias, sobretudo em ecossistemas submetidos a cheias periódicas. Por exemplo, o narciso-das-areias (<i>Pancratium maritimum</i> , Amaryllidaceae) e o coqueiro são dispersos pela água do mar. A ombrocoria (dispersão pela chuva) é comum nas regiões com uma estação seca prolongada. |
| Zoocoria (Dispersão apoiada em vetores animais) | Os diásporos das plantas endozoocóricas são coloridos, de odor agradável e "oferecem" recompensas alimentares aos vetores de dispersão (e.g., polpa de um fruto carnudo, sarcotesta ou arilo). Os diásporos ectozoocóricos têm apêndices nutritivos ou, de modo distinto, são viscosos ou providos de espinhos e ganchos. | Endozoocoria com frutos carnudos: muitas Rosaceae e Solanaceae. Ectozoocoria com sementes com apêndices nutritivos: rícino (<i>Ricinus communis</i> , Euphorbiaceae). Plantas ectozoocóricas com diásporos espinhosos ou com ganchos: numerosas espécies de Apiaceae e de luzernas (<i>Medicago</i> , Fabaceae). |

A **hipótese da síndrome de dispersão** (*dispersal syndrome hypothesis*) vai ainda mais longe do que a constatação empírica subjacente aos sistemas de dispersão. No caso dos frutos dispersos por animais, esta hipótese propõe que, à semelhança das relações mutualistas polinizador-planta, os frutos (e, implicitamente, as plantas que os produzem) coevoluíram com os seus dispersores. Ambos exerceram pressões de seleção mútuas suficientemente fortes para condicionarem as respetivas trajetórias evolutivas, de tal modo que a certas características morfológicas e anatómicas dos frutos correspondem comportamentos, morfologias e capacidades sensoriais

específicas dos dispersores, e vice-versa (Valenta & Nevo, 2020).

Estudos empíricos confirmam também a **hipótese da disponibilidade de dispersores** (*disperser-availability hypothesis*) (e.g., Ozinga et al., 2004; Correa et al., 2015). Por exemplo, a dispersão pelo vento (anemocoria) tem uma enorme expressão em comunidades vegetais abertas (e.g., comunidades de plantas infestantes ou em solos pouco férteis) e em locais ventosos. As formações arbóreas pioneiras que preenchem *habitats* perturbados são esmagadoramente dominadas por espécies anemocóricas (e.g., *Pinus*, *Betula*, *Populus* e *Salix* nas regiões extratropicais, e numerosas asteráceas e combretáceas nos trópicos). A anemocoria é também vantajosa para as grandes árvores emergentes do dossel nas florestas tropicais equatoriais, como é o caso das bombacoídeas (Malvaceae) com sementes cobertas de pelos (Kubitzki, 1985). Uma estratégia ecológica alternativa para estas grandes árvores emergentes passa pela produção de sementes grandes e pela dependência de um mutualismo com frugívoros de grande porte (Peres & van Roosmalen, 2002).

A dispersão externa por animais (epizocoria) é mais provável em áreas de vegetação rasteira ou esparsa percorridas ativamente por fauna (e.g., savanas e pastagens). Em contrapartida, nas comunidades arbóreas e arbustivas altas (florestas e matagais densos), abundam espécies de dispersão interna (endozocoria), consumidas por aves ou por mamíferos frugívoros. 70% ou mais das árvores neotropicais húmidas são zoocóricas (vd. Peres & Rosmalen, 2002; Howe & Smallwood, 1982). A abundância de primatas arborícolas nas florestas tropicais da América do Sul é uma explicação plausível por que razão, neste imenso território, são tão abundantes os frutos edíveis para os humanos (humanos e restantes primatas partilham uma ancestralidade e, por isso, uma ecologia alimentar próxima). Como seria de esperar, a dispersão pela água (hidrocoria) aumenta significativamente de frequência na proximidade das linhas de água e nas zonas costeiras.

Dispersão zoocórica

Dada a sua elevada frequência e o seu vasto significado ecológico e agronómico, importa aprofundar a dispersão zoocórica (Quadro 50).

Quadro 51. Tipos de zoocoria definidos em função dos agentes de dispersão

| Tipo | Síndrome de dispersão, importância e exemplos |
|---|---|
| Ictiocoria (Dispersão por peixes) | Com forte expressão em florestas tropicais húmidas inundáveis (e.g., igapó e várzea). Mecanismo importante na dispersão da castanha-do-maranhão (<i>Pachira aquatica</i> , Malvaceae), da seringueira (<i>Hevea brasiliensis</i> , Euphorbiaceae) e de outras grandes árvores amazónicas. |
| Mamalocoria (Dispersão por mamíferos) | Executada sobretudo por primatas, roedores e mamíferos ungulados (Artiodactyla). Adaptações muito variáveis consoante os grupos taxonómicos; a ectozocoria envolve frequentemente a ornamentação das sementes com ganchos ou espinhos, e.g., <i>Daucus</i> (Apiaceae) e luzernas (<i>Medicago</i> , Fabaceae). |

| Tipo | Síndrome de dispersão, importância e exemplos |
|--|--|
| Ornitocoria (Dispersão por aves) | Muito frequente na natureza. Frutos com frequência carnudos, verdes e ácidos enquanto imaturos (para evitar a ingestão antes da maturidade das sementes), com endocarpo lenhoso (para evitar a digestão letal das sementes), e coloridos e nutritivos (para promover a ingestão) quando maduros (e.g., drupas e núcúlos); e.g., silvas (<i>Rubus</i> , Rosaceae) e <i>Rhamnus</i> (Rhamnaceae). |
| Mirmecocoria (Dispersão por formigas) | As sementes mirmecocóricas possuem excrescências ricas em lípidos na superfície do tegumento que atuam como recompensa nutritiva (eleossomas); e.g., muitas Polygalaceae e <i>Chelidonium majus</i> (Papaveraceae). |
| Quiropterocoria (Dispersão por morcegos) | Fundamental em áreas tropicais. Espécies neotropicais com frutos carnudos e aromáticos dos géneros <i>Cecropia</i> (Urticaceae), <i>Piper</i> (Piperaceae) e <i>Ficus</i> (Moraceae) (Lobova & Mori, 2005). |

Os diásporos zoocóricos podem ser transportados de variadas formas: no bico de uma ave ou nas maxilas de uma formiga, suspensos no pelo de um mamífero ou no interior do aparelho digestivo de um frugívoro. Estes exemplos enquadram-se em dois grandes tipos funcionais: **ectozoocoria** (ou epizoocoria), que envolve o transporte passivo de diásporos ancorados na superfície do corpo ou ativamente no aparelho bucal de animais; e a **endozoocoria**, que implica a ingestão do diásporo para ser posteriormente expelido nas fezes ou regurgitado. A zoocoria pode ainda ser classificada com maior detalhe em função do grupo taxonómico específico do agente de dispersão (Quadro 51).

O estudo de Fischer et al. (1996) demonstra a relevância da ectozoocoria nas latitudes holárticas e ilustra como a fauna domesticada substituiu o papel ecológico dos grandes mamíferos extintos durante o Holocénico. Estes autores contabilizaram mais de 8.500 diásporos de 85 espécies de plantas retidos na lã de uma única ovelha. Atualmente, existe uma grande preocupação no meio científico relativamente ao impacto que o retrocesso da pastorícia tradicional (sobretudo a transumância, que emula, de perto, os movimentos da megafauna extinta de herbívoros) possa ter na quebra dos ciclos de dispersão e na conectividade da flora pratense (Manzano et al., 2006).

A endozoocoria envolve, frequentemente, uma relação mutualista: as plantas "pagam" aos dispersores animais o serviço de transporte através de recompensas alimentares altamente calóricas acumuladas nas sementes (arilos ou sarcotestas), nos frutos (pericarpos carnudos) ou constituídas por uma fração da própria biomassa aérea da planta. Um fruto carnudo com uma cor contrastante sobre a folhagem verde é, quase invariavelmente, endozoocórico. Refira-se que uma fração significativa da flora pratense depende da ingestão da biomassa forrageira (contendo as sementes maduras) pelos herbívoros para se dispersar. O ubíquo trevo-branco, por exemplo, é massivamente disperso por bovinos, germinando em grande número diretamente nos excrementos destes animais.

Os eleossomas funcionam como recompensas alimentares altamente ricas em lípidos direcionadas para a dispersão ectozoocórica por formigas (mirmecocoria) (Figura 202-B; v. «Apêndices nutritivos»). Os eleossomas evoluíram de forma independente pelo menos 101 vezes na história

das plantas, e mais de 11.000 espécies ostentam hoje esta estrutura nas suas sementes. Trata-se de um exemplo notável de convergência evolutiva, demonstrando o sucesso do mutualismo formiga-planta e atestando que o modo de dispersão molda profundamente a biologia vegetal (Lengyel et al., 2010). Em regra, as formigas transportam as sementes presas pelas maxilas até ao formigueiro; aí, os eleossomas são destacados e consumidos pelos adultos ou oferecidos às larvas. As sementes (intactas, mas agora sem o eleossoma) são posteriormente descartadas nas galerias de lixo ou nas imediações do formigueiro, locais que oferecem um substrato friável e rico em nutrientes orgânicos, ótimo para a germinação.

Muitas sementes endozoocóricas desenvolveram tegumentos duros (pétreos) ou estão encapsuladas por uma armadura rígida de origem carpelar (e.g., o endocarpo das drupas). Para que a semente adquira capacidade germinativa (quebra de dormência física), este invólucro necessita de ser escarificado quimicamente pelos sucos digestivos e pelo atrito mecânico no trato intestinal dos dispersores. Por exemplo, os elefantes africanos vergam com o seu peso as palmeiras-marfim (*Hyphaene petersiana*, Arecaceae), consomem os seus frutos, digerem o pericarpo e expelem as sementes escarificadas e prontas a germinar, envoltas numa generosa pilha de estrume fertilizante (Figura 300-J; Sneed, 1983). Dinâmica semelhante ocorre com muitas rosáceas ornitocóricas (dispersas por aves) de frutos carnudos comuns nas sebes das áreas temperadas e mediterrânicas, como as silvas (*Rubus*) e a cerejeira.

O tamanho corporal, a facilidade de deslocação a grandes distâncias (voo ou corrida) e as enormes necessidades energéticas fazem das aves e dos mamíferos os dispersores de maior interesse ecológico (na perspectiva das plantas). Estima-se que um terço das aves e um quinto dos mamíferos incluam frutos na sua dieta (Linhart, 2015). As aves tendem a preferir frutos brilhantes, negros, vermelhos ou com forte reflexão na banda do ultravioleta (Figura 301), refletindo a sua excelente acuidade visual. Em contrapartida, os frutos dispersos por mamíferos noturnos ou terrestres tendem a ostentar cores menos vibrantes (verdes, amarelos ou castanhos), mas emitem odores intensos, tirando partido do apurado sentido do olfato destes vertebrados (Valenta & Nevo, 2020).

Os carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) produzem sementes suficientemente grandes e ricas em amido para cativarem a atenção de um vasto leque de mamíferos e aves. Só na América do Norte, pelo menos 90 espécies de mamíferos estão envolvidas no consumo e na dispersão de glandes de *Quercus* (Van Dersal, 1940). As espécies animais mais eficientes na dispersão dos carvalhos são aquelas que exibem o comportamento de recolher e enterrar as sementes para consumo futuro em períodos de escassez (um mecanismo designado ecológicamente por **diszoocoria**). Felizmente para a planta, muitas destas sementes escapam à predação porque os animais se esquecem dos esconderijos ou porque a semente germina rapidamente. Os gaios, nomeadamente o gaio-comum (*Garrulus glandarius*, Corvidae), são exímios neste processo, chegando a dispersar e a enterrar bolotas a distâncias médias superiores a 1 km da árvore-mãe (Bossema, 1979; Darley-Hill & Johnson, 1981) (Figura 302).

Além do transporte, os dispersores endo e diszoocóricos melhoram ativamente o microambiente de germinação. O recrutamento de plântulas é exponenciado pelo enterramento das sementes (que as protege da dessecação) ou pelo aumento tópico da fertilidade do solo, garantido pela deposição simultânea da semente no meio de excrementos ricos em azoto (Grice, 1996). Contudo, a melhoria

das condições de germinação fornecida pela unidade de dispersão não é um exclusivo da zoocoria. Na hidrocoria, por exemplo, o coco flutua no oceano graças ao ar retido num mesocarpo fibroso, protegido por um exocarpo impermeável impregnado de ceras. Após o arrojo na praia, a água doce retida nesse mesocarpo fibroso dessaliniza o ambiente imediato e facilita a germinação e o enraizamento num meio hostil e salino (Barclay, 2002).

Policoria

Na literatura clássica, assumia-se frequentemente que cada espécie de planta possuía um único sistema de dispersão, inferido pela morfologia principal do seu diásporo (o mesmo erro conceptual cometido nos alvares da ecologia da polinização). Hoje sabemos que a maior parte das plantas combina mais de um sistema de dispersão (**policoria**), pois seria um risco evolutivo incomportável apostar num único mecanismo suscetível a falhas ambientais.

A autocoria (dispersão por mecanismos próprios da planta) é tendencialmente pouco eficiente, fazendo-se a curta distância, geralmente a poucos metros da planta-mãe. A título de exemplo, num estudo realizado no Leste da Ásia, a dispersão por formigas (mirmecocoria) não ultrapassou os 10 m, enquanto as sementes anemocóricas, hidrocóricas e zoocóricas de outras espécies chegaram a ser dispersas a mais de 10 km de distância. A distância de dispersão máxima da maioria das espécies estudadas caiu no intervalo dos 100 a 1000 m (Corlett, 2009). Os *Quercus* são primariamente barocóricos/autocóricos (a bolota cai por gravidade), mas dependem inteiramente da diszoocoria para colonizar novos espaços.

A dispersão pela água (hidrocoria) tem o grave inconveniente de ser unidirecional (no sentido da corrente); por isso, as espécies hidrocóricas ribeirinhas somam frequentemente outros sistemas de dispersão para conseguirem viajar para montante (e.g., as sementes de salgueiro flutuam tanto na água como no ar por anemocoria; na bacia amazónica, muitas espécies hidrocóricas são secundariamente ingeridas e dispersas por peixes — ictiocoria) (Horn et al., 2011). Um fruto carnudo pode cair por gravidade, degradar-se no solo e libertar sementes que germinam no local (autocoria secundária). Embora originário do Sudoeste da Ásia, o coqueiro exibe hoje uma distribuição pantropical devido à excelente eficácia da hidrocoria aliada à antropocoria (dispersão pelo ser humano) (Baudouin & Lebrun, 2008).

O mecanismo de dispersão do trevo-subterrâneo — a leguminosa mais importante das pastagens semeadas de sequeiro nas regiões de clima mediterrânico — é um caso de estudo fascinante de complexidade e redundância. Finda a ântese, os pedúnculos florais infletem ativamente em direção ao solo (geocarpia), tentando enterrar as sementes retidas no interior das infrutescências, conhecidas por glomérulos (Figura 303). Trata-se, primariamente, de um caso de autocoria direcional. No entanto, estes glomérulos são exteriormente revestidos por flores estéreis reduzidas ao cálice, que se fletem para trás. Esta estrutura assume uma tripla função: amortece as agressões físicas, funciona como uma âncora para enterrar o glomérulo no solo, mas serve também como um excelente "velcro" para ectozoocoria. Os glomérulos retêm-se com extrema facilidade entre as unhas ou pendurados na lã e no pelo dos ungulados (ovelhas e vacas), que os transportam a longas distâncias. Parte destas sementes é ainda ingerida pelo gado, atravessando o trato digestivo para ser devolvida ao solo devidamente escarificada e pronta a germinar com as

primeiras chuvas outonais (endozoocoria). O trevo-subterrâneo domina assim, em simultâneo, a autocoria, a ectozoocoria e a endozoocoria.

Estratégias de defesa e dispersão dirigida

Como seria de prever, a concentração de grandes quantidades de recursos em frutos e sementes — publicitada de forma conspícua com cores e aromas sugestivos — atrai, além dos mutualistas dispersores, um vasto leque de **predadores de sementes (granívoros; seed predators)** e parasitas. Para minimizar a predação e o furto, as plantas desenvolveram estratégias de defesa morfológicas, fisiológicas e fenológicas: aborto adaptativo precoce de sementes infestadas para matar as larvas à fome, pericarpos excessivamente duros ou tóxicos para certas espécies, aumento do tamanho da semente para saciar predadores rapidamente, maturação altamente sincronizada (frutificação em massa) e a alternância de safras (v. «Frutificação sincrónica, em massa e alternante»).

Por fim, o sucesso último da dispersão assenta na probabilidade do diásporo aterrar num "sítio seguro" propício ao recrutamento da plântula. Quanto menor for essa probabilidade ecológica, mais sementes a planta terá de produzir, sacrificando inevitavelmente o seu crescimento vegetativo (*trade-off* semente-crescimento). A dispersão não é, contudo, um jogo de puro acaso. Foram dados exemplos de **dispersão dirigida (directed dispersal)**, onde a planta, através da especificidade do agente de dispersão, exerce um controlo indireto sobre o local de poiso: a hidrocoria garante que as plantas ribeirinhas não se afastam de ambientes húmidos; as formigas arrastam os eleossomas para o subsolo fertilizado dos formigueiros; os gaios transportam as bolotas com precisão para clareiras abertas, livres da competição do sub-bosque ensombrado (Bossema, 1979). Curiosamente, a própria aerodinâmica entra em jogo: as clareiras nas florestas geram vórtices de turbulência que aprisionam e depositam preferencialmente as sementes anemocóricas nesses espaços expostos ao solo (Wenny, 2001). A dispersão das plantas parasitas e epífitas (como as lorantáceas) depositadas cirurgicamente por aves nos ramos altos dos hospedeiros constitui, talvez, o exemplo máximo de dispersão dirigida na botânica (Figura 304).

A dispersão das plantas e o homem

As plantas cultivadas constituem um caso extremo na biologia da dispersão vegetal. A síndrome de domesticação envolve a substituição drástica dos sistemas de dispersão naturais ancestrais pela **dispersão antropocórica** (pelo ser humano), muitas vezes de carácter obrigatório. A relação entre as plantas cultivadas e a humanidade é, no fundo, um tipo altamente especializado de mutualismo de transporte (v. «Interações ecológicas com plantas»).

A uva, a cereja, a maçã e tantos outros frutos carnudos hoje cultivados descendem de ancestrais endozoocóricos. A dimensão, o aspeto visual e o sabor do diásporo original foram profundamente modificados por seleção artificial ao longo de milénios, para agradar ao gosto do seu novo e principal dispersor: o ser humano. Quando as aves e outros animais silvestres causam estragos num pomar comercial de cerejeiras, mais não estão do que a tentar pôr em prática uma relação mutualista ancestral com um historial evolutivo de milhões de anos.

A alteração antrópica dos ecossistemas e do biota terrestre interfere marcadamente na dispersão global dos diásporos. Algumas espécies foram largamente beneficiadas, enquanto outras foram severamente prejudicadas. A desflorestação, a abertura de corredores rodoviários e a turbulência aerodinâmica provocada pela circulação automóvel aceleraram a dispersão de espécies anemocóricas, algumas das quais assumiram um forte caráter invasor (e.g., *Ailanthus altissima*, Simaroubaceae) (Kowarik & von der Lippe, 2011). Em contrapartida, a destruição, degradação e fragmentação dos *habitats* naturais pela ação humana constituem hoje uma das maiores ameaças globais à diversidade vegetal e animal (Baur & Erhardt, 1995). Nas paisagens fragmentadas, as espécies de lenta e difícil dispersão correm sérios riscos de extinção local (Herrera et al., 2010), e a restauração ecológica da vegetação após perturbações é frequentemente dificultada pela falta ou pela lentidão na disseminação natural de diásporos (Howe & Miriti, 2004).

A extinção dos vetores de dispersão animais pode colocar em causa a sobrevivência a longo prazo de plantas zoocóricas dependentes de dispersores muito especializados. Várias espécies de grandes sementes endémicas da ilha de Madagáscar ficaram essencialmente "órfãs" de dispersores em consequência da extinção de pelo menos 17 espécies de lémures gigantes nos últimos milhares de anos (Federman et al., 2016). Muitas espécies arbóreas africanas de sementes duras correm exatamente o mesmo risco com o declínio dos elefantes. Vários autores defendem que vivemos atualmente uma crise global de dispersão, por enquanto atenuada visualmente pelo longo ciclo biológico e resiliência vegetativa das plantas perenes (Guimarães et al., 2008).

A expansão transatlântica da cultura europeia iniciada no século XV, além de estar associada a uma intensa redistribuição das plantas cultivadas à escala planetária, envolveu a disseminação de inúmeras espécies não cultivadas, algumas das quais assumiram um comportamento agressivamente invasor. O número de espécies exóticas estabelecidas fora da sua área nativa cresceu exponencialmente nos dois últimos séculos (Seebens et al., 2017).

Do ponto de vista terminológico, consideram-se **invasoras** as plantas alóctones (exóticas), escapadas de cultivo ou introduzidas acidentalmente, que se expandem de forma vigorosa sem a intervenção direta do ser humano em ecossistemas naturais e seminaturais, causando um assinalável impacto económico e/ou ecológico negativo. Em contraste, as espécies indígenas que se disseminam rapidamente no interior da sua própria área de distribuição natural não são consideradas invasoras, mas sim espécies **agressivas** ou de comportamento ruderal, como é frequentemente o caso da grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae). Por sua vez, as **plantas infestantes** (ou arvenses) são aquelas que encontram o seu *habitat* ideal nos agroecossistemas competindo com as culturas, podendo ter origem exótica e caráter invasor (e.g., *Conyza* spp., Asteraceae) ou ser plantas não invasoras historicamente associadas à agricultura (e.g., *Agrostemma githago*, Caryophyllaceae).

O impacto ecológico das plantas invasoras na persistência de espécies indígenas, nas redes de polinizadores, na produtividade das pastagens ou no custo da produção de alimentos está vastamente documentado. Em 2001, estimava-se que, apenas na África do Sul, 180 espécies alóctones já tinham invadido uma área equivalente à superfície de Portugal continental, com um tremendo custo económico (van Wilgen et al., 2001). Em Portugal, cerca de 15% das mais de 670 espécies classificadas como casuais, naturalizadas ou invasoras assumem, de facto, um comportamento invasor agressivo (Almeida & Freitas, 2012; Marchante et al., 2014).

Por causas ecológicas ligadas ao isolamento e à ausência de predadores/fitófagos naturais, os ambientes insulares — dos quais os arquipélagos da Madeira e dos Açores são exemplos paradigmáticos — são particularmente suscetíveis a estas invasões biológicas. Alguns dos ecossistemas mais ricos em endemismos em Portugal encontram-se atualmente sob grave ameaça: as dunas secundárias pela invasão de *Acacia longifolia*; as arribas litorais e os sistemas dunares primários pelo chorão-das-praias (*Carpobrotus edulis*, Aizoaceae); os corredores ripícolas e os imensos espaços abandonados pela agricultura e pastoreio do Norte e Centro pela mimosa (*Acacia dealbata*); ou as florestas nativas dos Açores pelo incenso (*Pittosporum undulatum*, Pittosporaceae) e pela conteira ou roca-de-velha (*Hedychium gardnerianum*, Zingiberaceae). Adicionalmente, as introduções não intencionais, tantas vezes com origem na aquariofilia, alteraram profundamente os ecossistemas aquáticos à escala global. Na lista das espécies invasoras mais nefastas do planeta encontram-se plantas aquáticas, hoje de distribuição cosmopolita, como o jacinto-de-água (*Eichhornia crassipes*, Pontederiaceae) e a pinheirinha (*Myriophyllum aquaticum*, Haloragaceae) (Figura 305).

Uma última nota ecológica: num cenário de rápidas mudanças ambientais, a capacidade de as plantas acompanharem as alterações climáticas globais de origem antropogénica (migrando para latitudes ou altitudes mais adequadas) dependerá, em larga medida, da eficiência e do sucesso da sua dispersão natural a longa distância (Chen et al., 2011).

12. Dormência, quiescência e germinação da semente

Tipos e vantagens da dormência

A redução do teor de água no final da ontogênese das sementes ortodoxas força a entrada da semente em quiescência ou em dormência. Quiescência não é sinónimo de dormência (Considine & Considine, 2016). As sementes dormentes, ao contrário das sementes não-dormentes (também chamadas quiescentes, latentes ou ecodormentes), são incapazes de germinar mesmo quando submetidas a uma combinação ideal de fatores ambientais (vd. conceitos em «*Quiescência e dormência dos gomos*»).

O recorde absoluto de preservação de viabilidade celular num diásporo é detido por material de *Silene stenophylla* (Caryophyllaceae) com cerca de 32 000 anos, recuperado no *permafrost* (solo permanentemente congelado) siberiano em 2007. As plantas adultas foram obtidas a partir da cultura *in vitro* de tecidos retirados de frutos imaturos preservados no gelo (Yashina et al., 2012).

Consoante o momento em que se inicia o bloqueio à germinação, a dormência pode classificar-se em (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006):

- **Dormência primária:** sementes dormentes no momento em que são disseminadas da planta-mãe;
- **Dormência secundária:** dormência adquirida após a disseminação, em resposta à exposição a condições ambientais indutoras.

A dormência imposta pelas estruturas de revestimento (incluindo a presença de inibidores químicos no tegumento) designa-se, genericamente, por **dormência exógena**. Em contraste, a **dormência endógena** está intimamente relacionada com o embrião ou com o endosperma.

De acordo com as estatísticas de Baskin & Baskin (2014), cerca de 70% dos espermatófitos dispersam sementes dormentes. A ausência de dormência (restantes 30%) é mais frequente em árvores do bioma de floresta equatorial — onde as condições ambientais favoráveis à germinação são constantes — e em plantas pioneiras, adaptadas a germinar rapidamente em espaços perturbados e abertos. O número de espécies com sementes dormentes aumenta significativamente com a sazonalidade climática e, necessariamente, com o aumento da latitude (Baskin & Baskin, 2014). De facto, a maioria das sementes das árvores, coníferas e folhosas, de climas temperados e mediterrânicos têm dormência fisiológica e têm de ser estratificadas em viveiro para germinarem.

A dormência das sementes é tradicionalmente classificada em cinco grandes tipos (Quadro I.A.12.1). A dormência fisiológica é amplamente predominante (45% das espécies). A dormência física (ca. 15% do total) é muito comum, por exemplo, entre as leguminosas. Devido a restrições filogenéticas, este tipo de dormência está totalmente ausente nas gimnospermas (que, por regra, apresentam dormência fisiológica). As plantas com dormências morfológica e morfofisiológica representam, no seu conjunto, 9 a 10% do total global. A dormência combinada, por sua vez, é a mais rara (< 1%).

Quadro I.A.12.1. Tipos de dormência

| Tipo | Mecanismos e exemplos |
|--|---|
| Dormência física (<i>physical dormancy</i>) | Dormência imposta pela impermeabilidade do tegumento e/ou do fruto, que inibe a absorção de água e as trocas gasosas com o exterior, ou constrange mecanicamente o embrião (dormência mecânica), impedindo a extrusão da radícula e da plúmula. <i>Exemplos:</i> Anacardiaceae, Bombacaceae, Cannaceae, Cistaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae, muitas Fabaceae e Sapindaceae. Ausente nas gimnospermas. |
| Dormência fisiológica (<i>physiological dormancy</i>) | Bloqueio com origem na presença de inibidores químicos (e.g., ácido abscísico), na expressão repressiva de determinados genes ou na ausência de promotores da germinação (e.g., giberelinas). É o tipo dominante nas gimnospermas e angiospermas. <i>Exemplos:</i> Comum nas Poaceae, Brassicaceae, Rosaceae, Amaranthaceae, Lamiaceae e Asteraceae. |
| Dormência morfológica (<i>morphological dormancy</i>) | Dormência primária causada pela imaturidade anatômica do embrião no momento da dispersão (o embrião precisa de tempo para crescer na semente antes de germinar). <i>Exemplos:</i> Comum nas Apiaceae, Araceae, Liliaceae, Magnoliaceae e Ranunculaceae. |
| Dormência morfofisiológica (<i>morphophysiological dormancy</i>) | Associa a imaturidade anatômica do embrião com mecanismos inibidores fisiológicos. Tipo comparativamente menos frequente. |
| Dormência combinada (<i>combinational dormancy</i>) | Combina, em simultâneo, a dormência física (tegumento impermeável) com a dormência fisiológica (embrião dormente). <i>Exemplos:</i> trevo-subterrâneo (<i>Trifolium subterraneum</i> , Fabaceae). Incomum. |

A evolução da dormência da semente — e da planta como um todo — permitiu a ocupação de *habitats* que, de outro modo, seriam ecologicamente letais. A dormência aporta três grandes vantagens adaptativas:

- Evita a germinação da semente em períodos meteorologicamente desfavoráveis ao estabelecimento da plântula (e.g., geadas severas ou secas extremas);
- Permite a formação e manutenção de um **banco de sementes** (*seed bank*) viáveis no solo, servindo como uma “apólice de seguro” demográfica caso as plantas germinadas no período favorável sejam dizimadas (por eventos meteorológicos anómalos, doenças ou

herbivoria) antes de se conseguirem reproduzir;

- Alarga a janela temporal disponível para a dispersão das sementes, aumentando a probabilidade de sucesso da dispersão a longa distância e de encontro de um microssítio favorável.

Em contexto agronómico, a maior parte das plantas cultivadas propagadas por semente foi artificialmente selecionada pelo ser humano para germinar rápida e sincronicamente, produzindo, para isso, sementes não dormentes ou de dormência efémera. Algumas plantas pratenses melhoradas (sobretudo as leguminosas forrageiras) apresentam, no entanto, uma acentuada dormência física (as chamadas sementes duras). Neste caso, os melhoradores optaram por reter esta característica ancestral porque a dormência resguarda as cultivares melhoradas das «falsas partidas» favorecendo a sua persistência no agroecossistema pastagem (v. Quadro ????).

Quebra de dormência

Tipos de quebra de dormência

A quebra da dormência fisiológica em condições naturais envolve, consoante o genótipo, isoladamente ou em diferentes combinações: a exposição a temperaturas elevadas ou baixas; a exposição à luz ou à falta dela; a presença de fumo; um aumento da concentração de O₂ ou de CO₂ na atmosfera do solo; a lixiviação (arrastamento) de inibidores concentrados no tegumento pela ação da água da chuva; ou ainda a exposição prolongada a um ambiente seco e quente (fenómeno de pós-maturação ou *after-ripening*).

A inibição da germinação na dormência morfológica é de curta duração, porque o embrião apenas precisa de tempo para maturar estruturalmente no interior da semente. Em condições de campo, as dormências fisiológica e morfofisiológica são substancialmente mais prolongadas do que a dormência morfológica. Refira-se que as sementes com embriões rudimentares, como acontece nas Ericaceae e Orchidaceae, não cabem estritamente no conceito de dormência morfológica porque precisam de estímulos ambientais e simbióticos particulares para germinar, temática que não será desenvolvida neste texto (vd. Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). A dormência morfofisiológica é incomum e particularmente difícil de quebrar, também não sendo aqui aprofundada.

A duração da dormência física é altamente variável. A sua quebra depende da permeabilização do tegumento à água, a qual pode ser alcançada, consoante as espécies, pela exposição a temperaturas elevadas ou baixas, flutuações acentuadas de temperatura, ciclos de congelação/descongelação, fogo, secura e/ou a passagem pelo trato digestivo de animais (escarificação química e mecânica). O fator tempo, por si só, vai enfraquecendo o controlo do tegumento sobre a germinação, acabando por promover a transição das sementes dormentes para um estado de mera quiescência. Nos outros tipos de dormência ocorre uma dinâmica similar.

Vejamos alguns exemplos concretos, agronómicos e não agronómicos.

Estratificação e resposta à temperatura

Nos climas extratropicais, boa parte das plantas anuais de outono-inverno demonstra uma dormência de tipo fisiológico que é quebrada por temperaturas estivais elevadas (ou, pelo menos, não muito frias). Em contraste, as sementes das plantas anuais de germinação primaveril precisam de ser submetidas ao frio invernal para germinarem na primavera do ano seguinte à sua formação (Baskin & Baskin, 2014).

As sementes das rosáceas temperadas arbóreas (e.g., macieira ou cerejeira) e de muitas outras plantas lenhosas extratropicais são rotineiramente **estratificadas** antes da sementeira em viveiro; i.e., para conseguirem germinar ou simplesmente para incrementar as taxas de germinação e a homogeneidade das plântulas, têm de ser expostas artificialmente ao frio (0 a 10 °C) em condições de elevada humidade durante um período variável de tempo, simulando o inverno rigoroso.

Fotoblastismo

A resposta das sementes à luz é outro mecanismo ecológico frequente para prevenir a germinação em microssítios ou períodos do ano desfavoráveis. As **sementes fotoblásticas positivas** (*positive photoblastic seeds*) requerem obrigatoriamente luz para germinar. Este tipo de dormência fisiológica é extremamente frequente em plantas anuais de sementes pequenas (como muitas infestantes e herbáceas pratenses). Devido ao seu reduzido calibre, estas sementes são facilmente deslocadas para camadas demasiado profundas do perfil do solo (a partir das quais é energeticamente impossível germinar e emergir com sucesso), arrastadas pelo pisoteio de animais, pela mobilização agrícola do solo ou pela contração e expansão da terra em consequência dos ciclos de humedecimento/secagem e de congelamento/descongelamento (*frost heaving*).

A dependência de um sensor de luz endógeno (os fitocromos) foi a elegante solução evolutiva encontrada para aumentar a probabilidade de as plântulas alcançarem a superfície e, em simultâneo, garantir a conservação de um banco de sementes estável no solo. As sementes fotoblásticas positivas não germinam às escuras. Para quebrar a sua dormência, podem ser suficientes curtos períodos de exposição luminosa ou intensidades de radiação muito baixas (e.g., o luar ou até a luz de uma noite estrelada). A luz do sol penetra apenas alguns milímetros abaixo da superfície do solo (cerca de 2 a 3 mm, a profundidade exata e ideal para sementes pequenas), penetrando tanto mais profundamente quanto mais abundantes forem as partículas de quartzo e mais arenosa for a textura do solo (Fenner & Thompson, 2004). Algumas destas espécies possuem um mecanismo de segurança adicional: a exposição direta e prolongada ao sol tem um efeito inverso (intensifica a dormência), evitando assim a germinação suicida na superfície de um solo nu e escaldante (fotoblastismo negativo). As sementes com resposta (positiva ou negativa) à luz parecem ser dominantes nas comunidades arbustivas e herbáceas mediterrânicas (Luna & Moreno, 2009).

Antes da introdução dos herbicidas de síntese, a preparação do solo para a cultura dos cereais nas regiões de clima mediterrânico seguia as práticas ancestrais da agricultura clássica grega e romana. Faziam-se duas ou três mobilizações com arado: a primeira (a decrua) no final do inverno,

e a vima na primavera. Estas operações eram complementadas, se necessário, por uma outra de preparação da cama da semente no outono (Aguiar & Azevedo, 2012). A manutenção da superfície do solo na vinha e nos pomares seguia um calendário similar. A decrua eliminava mecanicamente as infestantes germinadas durante o outono antes de produzirem nova semente, e, crucialmente, estimulava a germinação de uma nova vaga através da exposição à luz de camadas de solo previamente mantidas às escuras. Recorde-se que algumas espécies fotoblásticas têm de experimentar um período de escuridão para se tornarem, posteriormente, sensíveis ao estímulo da luz (Milberg & Andersson, 1997). A vima tinha por função destruir esta segunda vaga de infestantes recém-germinadas. Duas mobilizações na altura e na profundidade certas eram essenciais para controlar os estragos causados pela competição num sistema de agricultura já de si pouco produtivo.

Sementes duras

Muitas leguminosas, sobretudo espécies pratenses e árvores de origem tropical, produzem uma percentagem significativa de sementes com dormência física (as chamadas **sementes duras**). Nestas sementes, a impermeabilidade do tegumento impede a absorção da água e inibe a germinação por períodos que variam de poucas semanas a muitos anos. A dormência física é um mecanismo de evasão particularmente apropriado para territórios com uma estação seca pronunciada (e.g., ecossistemas mediterrânicos e savanas tropicais), evitando que as sementes enterradas no solo germinem ingloriamente com uma chuvada ocasional e atípica de verão, cuja humidade residual seria insuficiente para o posterior sustento da plântula (falsas partidas).

Em condições naturais, as sementes duras precisam de atravessar o trato digestivo de um herbívoro ou de serem sujeitas a temperaturas ambientais extremas para germinarem. Na agricultura e silvicultura, a submersão em água quente, ou por vezes fervente, é um tratamento padrão na reprodução destas espécies em viveiro (Figura 306). A **escarificação** das sementes pode também ser realizada artificialmente através de métodos mecânicos (abrasão com areia ou lixa) ou químicos (submersão em soluções ácidas).

O fogo atua como um poderoso agente natural de escarificação térmica. As sementes em dormência física das estevas (*Cistus*, Cistaceae) germinam rapidamente em massa após uma queimada porque o seu tegumento fendilha pela ação do fogo. Esta característica ecofisiológica contribui decisivamente para explicar a sua extraordinária abundância nas terras baixas da Península Ibérica ciclicamente percorridas pelo fogo (Moreira et al., 2010). Numa ótica química, as sementes de oliveira (onde a dormência é imposta pelo endocarpo duro) são frequentemente escarificadas em viveiro através do tratamento com uma solução arrefecida de soda cáustica para saponificar as gorduras que impregnam e impermeabilizam o caroço.

Quebra de dormência induzida pelo fumo

Nos ecossistemas propensos a incêndios sazonais — como a bacia do Mediterrâneo, o fynbos na África do Sul e o chaparral na Califórnia —, é frequente as plantas dependerem do estímulo do fogo para regenerarem por semente. Embora algumas sementes possuam uma dormência física e

respondam diretamente ao calor irradiado pelas chamas (v. sementes duras de *Cistus* na secção anterior), a maioria das sementes nestes habitats demonstra uma dormência de tipo fisiológico, cuja quebra depende de um outro estímulo: o fumo. Mais concretamente, a germinação é ativada por um grupo peculiar de moléculas orgânicas hidrossolúveis (facilmente transportadas ao longo do perfil do solo pela chuva) com ação reguladora do crescimento vegetal, conhecidas por karrikinas (Flematti et al., 2004).

Ecologicamente, os constituintes do fumo funcionam como um sinal químico fiável para o banco de sementes. O fumo "informa" a semente de que a vegetação circundante foi consumida pelas chamas e de que as plântulas têm à sua disposição um ambiente soalheiro, livre da competição por água e luz e com um solo recém-fertilizado pelos minerais das cinzas. Atualmente, utilizam-se extratos aquosos de fumo ("água de fumo"; smoke-water), bem como karrikinas sintetizadas em laboratório, como agentes de **pré-condicionamento** (*seed priming*) na propagação por semente de espécies de difícil germinação, na restauração ecológica e no estímulo do vigor germinativo de sementes agrícolas e hortícolas (Kępczyński & Kępczyńska, 2023).

Dormência combinada

Embora muitas plantas associem diferentes mecanismos de inibição (como a imaturidade do embrião com fatores fisiológicos), a dormência combinada — a reunião das dormências física e fisiológica — é incomum na natureza. O trevo-subterrâneo é um excelente exemplo operacional das complexidades da dormência combinada (Caixa I.A.12.1). Contudo, depender de um sistema duplo e sequencial de sinais ambientais envolve riscos evidentes. Esta sofisticada estratégia evolutiva acabou por ficar restrita a linhagens filogenéticas muito particulares (como algumas leguminosas e cistáceas), adaptadas a ambientes ecológicos imprevisíveis em que o recrutamento das plântulas depende de uma combinação precisa de condições ambientais (Baskin & Baskin, 2014).

Caixa I.A.12.1. Dormência combinada na semente do trevo-subterrâneo

O trevo-subterrâneo (*Trifolium subterraneum*), uma espécie-chave das pastagens semeadas de sequeiro nas regiões de clima mediterrânico, reúne numa só planta uma enorme complexidade de mecanismos de dormência (dormência combinada) e de quebra de dormência (Smetham, 2003). As cultivares comerciais desta espécie produzem uma elevadíssima percentagem de sementes duras, geralmente superior a 80% no início do verão (Figura 197-B). A quebra da dormência física (medida pela redução progressiva da percentagem de sementes duras) é favorecida por variações acentuadas da temperatura diária ao nível do solo. Os ciclos diários contínuos de contração e expansão térmica dos tecidos geram microfendas no tegumento da semente que, por sua vez, facilitarão a embebição e a germinação futuras. A exposição a temperaturas diurnas elevadas no solo, frequentemente acima dos 50 a 60 °C no pico do estio, é particularmente eficiente na quebra da dormência física. Por conseguinte, a remoção mecânica ou o pastoreio intensivo da biomassa pratense seca durante o verão reduz o ensombramento, incrementa a temperatura diária a que estão expostas as sementes na superfície do solo e, conseqüentemente, diminui drasticamente o número de sementes duras no final do verão e início do outono. Inversamente, o enterramento profundo das sementes tem um efeito protetor e prolonga a dureza.

Contudo, as sementes de trevo-subterrâneo somam a esta dormência física uma dormência fisiológica adicional, governada pelos teores de CO₂ no solo, pela temperatura e pela presença de inibidores químicos no tegumento. Baixos teores de CO₂ na atmosfera do solo e temperaturas superiores a 20 °C mantêm e prolongam ativamente a dormência fisiológica. Chegando o período húmido outonal, a atividade biológica (microbiana e radicular) do solo recrudescer e o teor de CO₂ na atmosfera do perfil do solo sobe; simultaneamente, a temperatura desce e a água da chuva lixivia os inibidores hidrossolúveis acumulados no tegumento. O resultado? As sementes com o tegumento já fendilhado pelos calores do verão germinam em massa e em perfeita sincronia.

As dormências física e fisiológica desempenham assim um papel-chave na regulação do ciclo biológico desta forrageira, porque blindam a planta contra o risco de germinações precoces indesejadas. A germinação estival das sementes em consequência de uma trovoadá atípica (as chamadas «falsas partidas»), por exemplo, representa um enorme risco, pois, nesta altura do ano, as plântulas terão pela frente, com grande probabilidade, um longo e letal período quente e seco. A morte massiva destas plântulas no verão esgota o banco de sementes, prejudica as emergências no outono e compromete a persistência da pastagem a longo prazo. É por esta razão que a dormência física prolongada serve para lidar com as flutuações meteorológicas interanuais, garantindo um banco de sementes sustentável. Como consequência agrónomica, a produção e retenção de sementes duras é uma característica positivamente selecionada pelos melhoradores de plantas: quanto maior for a probabilidade de ocorrerem chuvas extemporâneas a meio do verão numa determinada região, maior deve ser a percentagem genética de sementes duras das cultivares de trevo semeadas.

Pós-maturação nas gramíneas

Na família Poaceae (gramíneas), a intensidade da dormência fisiológica e a proporção de sementes dormentes variam com a espécie, com a posição das sementes na inflorescência, com a temperatura durante a maturação e com o *stresse* ambiental vivenciado pela planta-mãe. A quebra da dormência das cariopses nos cereais de outono-inverno é alcançada de forma natural e progressiva após um período de armazenamento num ambiente seco à temperatura ambiente (um fenómeno ecofisiológico designado por **pós-maturação** ou *after-ripening*), ou através da embebição em água sob temperaturas relativamente baixas (estratificação) (Baskin & Baskin, 2014).

Nas sementes de gramíneas silvestres não domesticadas, quanto mais longo e quente for o período de dormência (ou quiescência) imposto no solo pela falta de humidade durante o estio, mais enérgica e sincrónica será a germinação com a chegada das primeiras chuvas outonais. Adicionalmente, a remoção mecânica ou a degradação natural das peças bracteolares que envolvem a semente (as glumelas) favorece significativamente a germinação em algumas espécies, como é o caso do balanco (*Avena fatua*) (Hsiao et al., 1983).

Germinação da semente

A **germinação** pode ser entendida como a retoma do crescimento do embrião de uma semente madura. Para os fisiologistas vegetais, a germinação começa com a embebição da semente e termina com a emissão da radícula; em agronomia, o conceito de germinação estende-se até à emergência da planta acima da superfície do solo.

Como referido no ponto anterior, as sementes dormentes só germinam se a dormência for ativamente quebrada. As sementes quiescentes necessitam apenas de uma combinação apropriada de água, temperatura e oxigénio para germinar. As condições ambientais ótimas para a germinação das sementes quiescentes são determinadas pelo genótipo: variam de espécie para espécie, ou mesmo entre cultivares ou proveniências da mesma espécie.

As sementes não germinam sem água, mas água a mais impede a difusão do O₂, aumenta a concentração de CO₂ no solo (um inibidor frequente da germinação) e favorece o ataque de fungos e bactérias. As plantas aquáticas, pelo contrário, germinam geralmente submergidas em água. A luz deprime ou inibe a germinação de muitas sementes (e.g., grande parte das árvores de fruto). O pH do solo também influencia a germinação da semente — a experiência mostra que a regeneração por semente de plantas acidófilas e calcícolas é extremamente sensível a este fator.

A **taxa de germinação** das sementes — o número de sementes germinadas por unidade de tempo, geralmente expressa em percentagem — varia com a temperatura. Por norma, as plantas extratropicais germinam com temperaturas mais baixas do que as plantas tropicais. Em agricultura, quanto mais pequenas forem as sementes, menor deve ser a profundidade de sementeira e mais importante se torna o esmiuçamento da camada de solo onde se encontram (a "cama da semente", na terminologia agronómica), de modo a garantir um contacto estreito e capilar entre as partículas de terra e a semente. A formação de uma crosta superficial no solo pela ação mecânica da chuva, sobretudo nos solos de textura fina, é uma importante causa de germinações deficientes em muitas culturas agrícolas (e.g., milho-graúdo e feijoeiro).

Todos os eventos ocorridos ao nível da semente durante a germinação estão estreitamente coordenados. A germinação principia com a **embebição em água** (ou humectação) da semente; segue-se o aumento do volume do embrião, a ativação dos meristemas embrionários e a mobilização das reservas acumuladas nos cotilédones ou em tecidos de reserva em direção ao eixo embrionário. O embrião, ao aumentar de volume, pressiona os tecidos envolventes (como o endosperma e o tegumento), que acabam por se romper. Guiada por um geotropismo positivo, a raiz primária emerge da semente, geralmente pelo micrópilo, e afunda-se no solo. No extremo oposto, o meristema caulinar tem um geotropismo negativo e produz o caule e as folhas. O alongamento dos primeiros entrenós caulinares encaminha a plúmula para a superfície do solo.

Nas espécies de **germinação epígea**, os cotilédones são arrastados para fora do solo pelo alongamento do hipocótilo. Nas sementes de **germinação hipógea**, o entrenó hipocotilar alonga-se muito pouco e os cotilédones permanecem enterrados (ou nivelados à superfície do solo). Apresentam germinação epígea o feijão-comum, as couves, a macieira, a pereira, a cerejeira, a oliveira e os cafeeiros; em contraste, os cereais, o pessegueiro, a amendoeira, a mangueira e os

citrinos são tendencialmente hipógeos. A manifestação visual das plântulas à superfície do solo designa-se por **emergência**. São **plântulas** as plantas recém-germinadas que ainda apresentam os cotilédones; depois da queda (abscisão) dos cotilédones, diz-se que são **plantas jovens** (L. Caixinhas, com. pess.).

A oposição entre as germinações epígeas e hipógeas envolve um interessante *trade-off* evolutivo. Os cotilédones epígeos tornam-se fotossintéticos (verdes), contribuindo ativamente com fotoassimilados para a plântula, e as suas reservas estão fisicamente próximas dos meristemas apicais caulinares. Em contrapartida, a exposição aumenta significativamente os riscos de herbivoria, uma vez que estas estruturas são ricas em nutrientes e energia. A agravar, o atrito com as partículas de solo ou com crostas superficiais durante a emergência (como se refere adiante ao feijoeiro) pode fraturar o eixo embrionário ou arrancar os cotilédones da plântula. As plântulas com germinação hipógea, pelo contrário, crescem inicialmente mais devagar, mas mantêm os seus cotilédones (e as respetivas reservas) resguardados no solo. Se a canópia recém-formada for consumida por um herbívoro ou destruída por uma geada tardia, as reservas subterrâneas permitem à planta voltar a rebentar. Admite-se que a germinação epígea é mais vantajosa em *habitats* abertos e soalheiros (onde o crescimento rápido é crucial), enquanto a germinação hipógea é ecologicamente mais adequada ao sub-bosque florestal sombrio ou a ecossistemas com elevada pressão de herbivoria (Kitajima, 1996).

A germinação implica a desorganização da proteção física conferida ao embrião pelas estruturas da semente, em particular pelo tegumento. A reativação do catabolismo aumenta o consumo de energia e reduz a relação C/N (carbono/azoto) na semente. Caso existam, verifica-se uma diminuição da concentração de substâncias químicas de defesa contra a herbivoria (e.g., os alcaloides quinolizidínicos das sementes dos tremoceiros, *Lupinus*, Fabaceae). A germinação das sementes é, portanto, um período particularmente sensível e vulnerável do ciclo de vida das plantas — a competição com as plantas vizinhas, os agentes patogénicos ou a herbivoria podem causar taxas de mortalidade altíssimas, quer em populações naturais, quer nos agroecossistemas.

As reservas das sementes suportam a germinação, a emergência e a diferenciação das primeiras folhas verdadeiras. As sementes sem reservas — as **microsementes** — adquirem energia parasitando plantas (plantas parasitas, e.g., lorantáceas) ou fungos (plantas micoparasitas, e.g., orquídeas). Em condições naturais, as microsementes não germinam sem a presença do hospedeiro (Harper et al., 1970; Eriksson & Kainulainen, 2011), razão pela qual são tão difíceis de propagar. A sementeira em vaso, na proximidade imediata da planta-mãe, é o processo tradicional mais prático de propagar orquídeas por semente. Em alternativa, a sementeira pode ser feita em turfa junto com pedaços de raiz de plantas da mesma espécie, de forma a inocular o substrato com os fungos simbiotes essenciais. Estas técnicas clássicas são pouco eficientes, ou mesmo impossíveis de aplicar a muitas espécies. Comercialmente, a propagação de orquídeas por semente é hoje realizada *in vitro* em meios de cultura enriquecidos.

Dada a impossibilidade de realizar uma revisão exaustiva da diversidade morfofuncional (ecomorfológica) da germinação nas angiospérmicas, as Caixas I.A.12.2. e I.A.12.3. resumem as características de duas espécies clássicas: o milho-graúdo (*Zea mays*) e o feijoeiro-comum (*Phaseolus vulgaris*) (Figura 307). Estas espécies servem de modelo para duas das mais importantes famílias de plantas cultivadas — as gramíneas e as leguminosas, respetivamente.

Caixa I.A.12.2. Semente e germinação nas gramíneas: o exemplo do milho-graúdo

A germinação no milho-graúdo principia com uma rápida embebição de água. As sementes (cariópses) têm de absorver pelo menos 30% do seu peso em água para que a germinação possa prosseguir (Nielsen, 2014). Após um sinal hormonal emitido pelo embrião, a camada de aleurona produz enzimas capazes de desdobrar o amido. Começa então a mobilização dos nutrientes do endosperma para o embrião, mediada pelo escutelo, seguida da divisão e do alongamento das células com capacidade meristemática.

O milho-graúdo é uma espécie de germinação hipógea: a semente permanece inumada no solo. Em condições ideais, a coleorriza emerge da base da semente poucos dias depois a embebição, protegendo temporariamente a radícula no interior. No mesmo dia (ou vários dias depois, em solos frios), a **raiz primária** (*primary root*) irrompe pela coleorriza. Em seguida, emerge um número variável de **raízes seminais laterais** (geralmente duas; *lateral seminal roots*), em conjunto com o coleóptilo. Embora previamente diferenciadas no embrião, as raízes seminais laterais têm uma origem adventícia no nó do escutelo (Golan et al., 2018). Estas raízes embrionárias estão ausentes em muitas espécies de gramíneas; não se desenvolvem no arroz, por exemplo, mas oscilam entre duas a cinco no trigo. A duração funcional do **sistema radicular seminal** (raiz primária + raízes seminais laterais; *seminal root system*) das gramíneas varia de poucas semanas a vários meses, consoante as espécies (durando, inclusive, todo o ciclo de vida em algumas espécies anuais).

O coleóptilo protege a plúmula durante o seu percurso ascendente no solo. O entrenó que liga o coleóptilo à semente — o **mesocótilo** — alonga-se significativamente nas sementes muito enterradas, empurrando o nó do coleóptilo em direção à superfície do solo. O comprimento máximo do coleóptilo e do mesocótilo, bem como a profundidade máxima a partir da qual uma semente é capaz de emergir, estão diretamente relacionados com a quantidade de reservas armazenadas no endosperma (ou seja, dependem do peso/calibre da semente). O milho, sendo uma semente grande, pode ser semeado até 7 cm de profundidade.

Em condições ótimas, o intervalo entre a sementeira e a emergência ronda uma semana. Atingida a superfície do solo, o coleóptilo cessa de se alongar, rompe-se na extremidade e, do seu interior, emerge a primeira folha verde (Figura 307-A). Esgotadas as reservas, o que resta da semente senesce e acaba por se destacar da planta, no interior do solo. Cerca de 10 dias após o início da germinação, despontam raízes adventícias no nó do coleóptilo e, progressivamente, nos restantes nós subterrâneos que se lhe seguem (Nielsen, 2014). Estas raízes constituirão o sistema radicular definitivo da planta jovem e adulta de milho-graúdo, porque tanto a raiz primária como as raízes seminais laterais acabam por senescer e morrer. No entanto, no milho-graúdo, as raízes seminais desempenham um papel determinante na absorção de água durante uma fase crítica e significativa do ciclo de vida inicial da espécie (Navara, 1987). As robustas raízes-escora formar-se-ão apenas cerca de 6 semanas após a germinação, inseridas nos primeiros nós aéreos do caule (Feldman, citado por Hochholdinger et al., 2004).

Caixa I.A.12.3. Semente e germinação nas leguminosas: o exemplo do feijoeiro-comum

As leguminosas exigem consideravelmente mais água no solo para germinar do que as gramíneas, e a sua embebição é mais lenta. Geralmente, 1 a 2 semanas separam a sementeira da emergência. Por isso, na horticultura familiar, é prática comum mergulhar as sementes em água durante algumas horas (geralmente 1 dia) antes da sementeira, para acelerar a embebição e aumentar a taxa de emergência.

O feijoeiro-comum tem uma germinação epígea, embora muitas outras leguminosas sejam hipógeas (como a ervilheira e a fava). O sistema radicular é do tipo aprumado, estando a raiz principal já perfeitamente diferenciada na semente. As raízes secundárias são pós-embrionárias, diferenciando-se lateralmente a partir da raiz primária. O alongamento do hipocótilo sucede à emergência da raiz. Numa fase inicial de crescimento subterrâneo, o hipocótilo alonga-se e arqueia-se acentuadamente, formando um **arco hipocotilar**. O arco protege o delicado meristema apical da plúmula de eventuais danos mecânicos causados pelo atrito com as partículas do solo.

Quando este arco atinge a superfície, sob a influência do estímulo da luz, apruma-se, arrastando os cotilédones e a plúmula para fora do solo. Atingidas a superfície e a luz, os cotilédones assumem temporariamente a função fotossintética antes de senescerem e caírem. Noutras Fabaceae, como os tremoceiros (*Lupinus*), os cotilédones tornam-se verdadeiras folhas de reserva e continuam totalmente funcionais e fotossintéticos até ao princípio da primavera (Figura 6).

A germinação epígea do feijoeiro-comum, sobretudo em solos de textura fina que formam crosta, é frequentemente irregular; com facilidade, os cotilédones sofrem danos mecânicos ou soltam-se no trajeto a caminho da superfície (embora um único cotilédone intacto seja suficiente para a plântula sobreviver). Para obviar a este problema, tradicionalmente semeiam-se 2 a 4 sementes por covacho (a chamada **sementeira a golpes**; Figura 308), ou semeia-se densamente em linha para posterior desbaste. Nas plântulas de feijoeiro recém-emergidas, sobressaem primeiramente duas grandes folhas primordiais simples e opostas. Depois de uma curta paragem fisiológica, o crescimento é retomado e o meristema apical começa a diferenciar as típicas folhas definitivas (nomofilos) compostas e alternas.

B. Reprodução assexuada nas angiospérmicas

Última revisão: 24 de março 2026.

1. Vantagens e desvantagens da reprodução assexuada

A reprodução assexuada oferece várias vantagens frente ao seu equivalente sexuado (a reprodução sexuada por semente), quer em condições naturais e seminaturais, quer no âmbito dos agroecossistemas (Quadro 53). As vantagens da reprodução assexuada e da autopolinização são parcialmente coincidentes (vd. «*Vantagens e desvantagens da polinização cruzada*»). Da análise do Quadro 53 depreende-se que a hipótese da segurança reprodutiva, enunciada a respeito da autopolinização, é perfeitamente generalizável à reprodução assexuada. Além disso, ambas evitam o desmembramento de combinações genéticas favoráveis. Todavia, reduzem drasticamente a variação genética — a «matéria-prima» da evolução e do melhoramento vegetal. A longo prazo, nenhuma espécie pode dispensar a combinação da sexualidade com a alogamia sem um agravamento severo dos riscos de extinção (Barrett, 2014).

Quadro 53. Vantagens da reprodução assexuada frente à reprodução sexuada

| Vantagem | Comentários e exemplos |
|---|--|
| Dispensa polinizadores e os riscos a eles inerentes | As condições climáticas adversas ao voo dos polinizadores têm, geralmente, um efeito nulo ou muito menos negativo nas taxas de sucesso da reprodução assexuada. |
| Evita o desmembramento de combinações génicas favoráveis pela sexualidade | Em condições naturais, a recombinação genética de origem sexual pode ser contra-adaptativa em <i>habitats</i> muito especializados (e.g., rochas ultrabásicas) ou em populações marginais, distantes do <i>core</i> (centro de distribuição) da espécie. Em contexto agronómico, permite conservar o fenótipo (e o genótipo subjacente) de plantas altamente heterozigóticas, garantindo uma descendência clonal com as mesmas características de interesse da planta-mãe. |
| Possibilita a reprodução de indivíduos estéreis, bem adaptados ou com características agronómicas desejáveis | A bananeira é um exemplo clássico: as cultivares comerciais mais difundidas são triploides e, conseqüentemente, estéreis. |
| Evita a necessidade de quebrar a dormência da semente | A quebra da dormência da semente tem custos económicos e consome tempo em viveiro. Embora a dormência de propágulos vegetativos seja um fenómeno frequente, é, regra geral, menos profunda e limitante do que a dormência da semente. |

| Vantagem | Comentários e exemplos |
|---|---|
| Permite ultrapassar limitações ambientais, bióticas e abióticas | O uso de porta-enxertos tolerantes a diferentes pragas e doenças é indispensável na cultura dos citrinos ou do castanheiro. Na viticultura, existe uma vasta panóplia de porta-enxertos adaptados a diferentes condições edáficas (e.g., solos secos vs. húmidos, ou solos ácidos vs. solos com elevados teores de calcário ativo). Adicionalmente, a multiplicação vegetativa permite contornar os estádios fenológicos iniciais da propagação por semente (e.g., germinação e plântula), que são os mais vulneráveis às condições ambientais e ao ataque de pragas e doenças. |
| Permite manipular a arquitetura das plantas | A enxertia em porta-enxertos ananizantes revolucionou a fruticultura moderna, permitindo a instalação de pomares intensivos de macieira, pereira e cerejeira. |
| Antecipa o investimento no crescimento vegetativo, com ganhos competitivos | A germinação e o estabelecimento da plântula são fases demoradas porque as reservas da semente são escassas e as plântulas possuem uma superfície fotossintética exígua. Em contraste, um propágulo (como uma estaca de salgueiro ou um tubérculo de batateira) dispõe de reservas massivas para investir num crescimento imediato e vigoroso, antecipando-se aos competidores diretos pela luz e espaço. |
| Antecipa a floração e a produção de fruto | O uso de propágulos provenientes de partes maduras da planta-mãe (ou o recurso a embriões agamospérmicos) permite encurtar drasticamente a fase juvenil da nova planta, antecipando a sua entrada em produção. |

A agronomia seve-se de algumas das vantagens enunciadas no Quadro 53. Dada a sua importância, aprofundam-se, em seguida, a relevância e os riscos do uso da reprodução assexuada na conservação das características genéticas do indivíduo parental em agricultura.

Os indivíduos de cultivares multiplicadas assexuadamente — as **cultivares clonais** — têm uma ascendência comum próxima e um genoma praticamente idêntico. Em contrapartida, são plantas altamente heterozigóticas, i.e., a percentagem de *loci* heterozigóticos (com dois alelos distintos do mesmo gene em cromossomas homólogos, um de origem materna e outro de origem paterna) é muito elevada. Nestas plantas, a reprodução sexuada dá origem a populações fenotipicamente muito heterogéneas, com indivíduos marcadamente distintos dos progenitores e, regra geral, de menor interesse agronómico e económico. Por isso, a reprodução assexuada é usada desde os primórdios da agricultura para uniformizar e estabilizar o fenótipo, conservando génotipos superiores de plantas heterozigóticas perenes. A lista de espécies cultivadas propagadas vegetativamente com este intuito é enorme: ananás, batateira, batata-doce, mandioca, cana-de-açúcar e grande parte das árvores de fruto, entre outras.

Em termos estritamente agronómicos, a reprodução assexuada tem a desvantagem dos propágulos (e.g., estacas, borbulhas, tubérculos e estolhos) serem mais difíceis e dispendiosos de colher, transportar e armazenar, de possuírem uma viabilidade temporal substancialmente mais curta do que a semente e de aumentarem a prevalência e os estragos de algumas doenças. Efetivamente, a multiplicação vegetativa perpetua um vasto grupo de doenças sistémicas de

etiologia viral ou fitoplásmica. Este inconveniente é particularmente nocivo na batateira (Caixa 1). A vinha, o morangueiro, a mandioca e muitas outras culturas multiplicadas vegetativamente enfrentam problemas sanitários similares aos da batateira, sendo combatidos com o mesmo tipo de soluções.

Caixa 1. O impacto sanitário da reprodução assexuada: o caso da batateira

A multiplicação contínua da espécie por tubérculos da batateira origina um rápido incremento da carga viral transmitida por afídeos, situação que só pode ser revertida por reprodução sexuada ou através do uso de propágulos sãos, obtidos por técnicas laboratoriais especializadas de cultura de tecidos *in vitro*. Por causas meramente sanitárias, os agricultores comerciais renovam todos os anos, ou ano sim ano não, a **batata-semente** (os tubérculos usados na plantação da batata).

A semente é uma alternativa interessante à propagação por tubérculos nas regiões com uma elevada incidência de doenças virais, onde os agricultores não têm capacidade financeira para adquirir material vegetativo saudável ou onde a importação de batata-semente certificada é demasiado cara (Golmirzaie et al., 2004). Com poucos gramas de semente substituem-se 2 t/ha de batata-semente, obtendo-se plantas saudáveis e isentas de vírus. Contudo, a propagação por semente comporta vários desafios agronómicos. De modo a obter progénies suficientemente homogéneas e produtivas, são realizados cruzamentos controlados, tecnicamente exigentes, com cultivares selecionadas. Além disso, as plântulas de batateira são muito sensíveis à competição por infestantes, a défices de água e a alguns fungos de solo, e o ciclo da cultura aumenta em 15 a 20 dias.

2. Tipos de reprodução assexuada

Tipos

Os tipos mais importantes de **reprodução assexuada** (ou **propagação assexuada**) entre as plantas terrestres são os seguintes:

- **Produção de esporos:** processo fundamental nos briófitos e 'pteridófitos';
- **Apomixia** (ou **agamospermia, reprodução assexuada por semente**): produção de sementes viáveis não fecundadas (**sementes assexuadas**) a partir de tecidos de origem maternal;
- **Multiplicação vegetativa** (ou **propagação vegetativa**): envolve apenas **estruturas vegetativas**, i.e., **propágulos** (e.g., fragmentos de caule, raiz ou folhas); resulta do abrolhamento de gemas de diferentes tipos e da diferenciação de novas raízes, por regra adventícias;
- **Micropropagação:** multiplicação vegetativa laboratorial orientada para a produção de clones *in vitro*, a partir de uma única célula vegetal somática (aproveitando a sua totipotência) ou de uma porção de tecido vegetal (explante).

Inclui-se a produção de esporos na reprodução assexuada por duas ordens de razões: (i) ainda que os esporos (meiosporos) dos briófitos e 'pteridófitos' integrem o ciclo de vida sexual das plantas, a sua génese ocorre por meiose, não envolvendo fecundação (singamia); (ii) a dispersão e a germinação dos esporos partilham características ecológicas fundamentais com a propagação assexuada, nomeadamente a capacidade de um único propágulo estabelecer um novo indivíduo autónomo e a rápida colonização de novos habitats com baixo custo energético. A produção de esporos em briófitos e 'pteridófitos' é abordada no próximo capítulo.

Para efeitos de clareza terminológica, utiliza-se o termo *apomixia* num sentido estrito, sinónimo de *agamospermia* (produção assexuada por semente), conceptualmente distinto de *multiplicação vegetativa*, que se dirige, exclusivamente, à regeneração a partir de estruturas vegetativas da planta. Com o mesmo, intuito evita-se a designação *reprodução vegetativa*.

As técnicas de micropropagação não serão discutidas neste texto.

Apomixia

A apomixia é um processo exclusivo dos espermatófitos. Ca. 0,1% das angiospérmicas de mais de 40 famílias são estritamente apomíticas ou juntam a apomixia com a produção de sementes sexuadas (Mogie, citado por van Dijk, 2009; Carman, 1997). A maioria destas espécies são herbáceas perenes das famílias Asteraceae e Poaceae. As plantas apomíticas são geralmente perenes e associam a apomixia à multiplicação por via vegetativa (e.g., por rizomas ou estolhos) (Bicknell & Koltunow, 2004).

A apomixia tem várias vantagens face à multiplicação vegetativa clássica (van Dijk, 2009): (i) envolve uma fase unicelular equivalente ao zigoto, o que aumenta a probabilidade da fixação de mutações vantajosas; (ii) restringe a transmissão de vírus para as gerações seguintes; (iii) é mais eficaz na dispersão a longa distância (pois utiliza a semente); e (iv) produz diásporos mais resistentes a condições adversas. Contudo, à semelhança da autopolinização estrita ou das plantas que se reproduzem exclusivamente por multiplicação vegetativa, a apomixia perfeita pode ser temporariamente vantajosa, mas deprime a variação genética e, a prazo, compromete a persistência das linhagens portadoras.

Conforme referido anteriormente, para recuperarem variação genética, muitas **plantas autogâmicas** vivem ocasionalmente eventos de alogamia — o mesmo fenómeno ocorre nas plantas apomíticas. Pela mesma razão, as plantas apomíticas exibem frequentemente mecanismos que impedem ou reduzem a incidência da autogamia (e.g., autoincompatibilidade, dioicia ou heterostilia) (Bicknell & Koltunow, 2004). O dente-de-leão pertence a um conhecido género de plantas apomíticas — *Taraxacum* (Asteraceae) —, comum nos relvados urbanos extratropicais. Mesmo assim, produz pólen e néctar e é ativamente visitado por insetos polinizadores. Estudos aturados vieram demonstrar que os *Taraxacum* produzem, pontualmente, algumas sementes sexuais (Richards, 2003). Por serem muito heterozigóticos, os indivíduos resultantes destes raros eventos sexuais podem ser morfológicamente muito distintos dos progenitores. É por esta razão que a taxonomia das plantas apomíticas é tão complexa e conflituosa.

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de apomixia (van Dijk, 2009):

- **Apomixia gametofítica** (ou partenogénese);
- **Apomixia esporofítica** (ou embrionia adventícia / embrionia somática).

Na **apomixia gametofítica**, desenvolve-se um saco embrionário não reduzido ($2n$) a partir de um esporo não reduzido (diplosporia) ou de uma célula do nucelo (aposporia) (van Dijk, 2009). Em ambos os casos, ocorre a formação de um saco embrionário e de uma oosfera $2n$. A oosfera não reduzida desempenha uma função similar à do zigoto na reprodução sexuada: dá origem a um embrião diploide, neste caso, de origem exclusivamente maternal (sem ocorrência de fecundação). A diferenciação destes embriões gametofíticos (ou embriões partenogénéticos) está estreitamente associada à poliploidia. É muito frequente tanto em monocotiledóneas como em eudicotiledóneas; e.g., roseiras (*Rosa*, Rosaceae), silvas (*Rubus*, Rosaceae), dentes-de-leão (*Leontodon*, Asteraceae) e numerosas gramíneas (Poaceae), entre as quais as gramíneas temperadas do género *Poa* e as forrageiras tropicais do género *Brachiaria* (Valle & Savidan, 1996). Num terceiro tipo de apomixia gametofítica — a **partenogénese haploide** (*haploid parthenogenesis*) —, diferenciam-se embriões (e plantas adultas) haploides a partir da oosfera não fecundada, sendo este um evento raro, mas com alguma importância na especiação das plantas (Hojsgaard & Hörandl, 2019).

A **apomixia esporofítica** envolve a diferenciação de um ou mais embriões (embriões adventícios) por semente, em substituição ou como complemento ao embrião sexual (ou embrião zigótico), a partir de células somáticas situadas em qualquer ponto do primórdio seminal, excluindo as células do saco embrionário. Estes embriões são também diploides e de origem exclusivamente maternal. Na apomixia esporofítica, ao contrário da gametofítica, não ocorre a formação prévia de um gametófito e de uma oosfera. Este processo de reprodução assexuada foi identificado em cerca de 250 espécies pertencentes a mais de 50 famílias. É muito frequente nos citrinos (*Citrus*, Rutaceae) e nas cultivares de mangueira provenientes do sudeste asiático. Nestas plantas, uma única semente pode conter mais do que um embrião (**poliembrionia**) e dar origem a mais de um indivíduo (Figura 309): um dos embriões é sexual e os restantes são adventícios, sendo estes últimos geneticamente idênticos à planta-mãe. Os embriões adventícios são iniciados mais cedo na ontogenia e, conseqüentemente, são maiores e dão origem a plântulas mais vigorosas do que o embrião sexuado. Em fruticultura, os embriões adventícios são geralmente usados para propagar assexuadamente porta-enxertos (uma vez que as cultivares de fruto se multiplicam sobretudo por enxertia). Os viveiristas distinguem os embriões sexuais pelo seu menor vigor e eliminam-nos manualmente, de forma a conservar a pureza genética das plantas maternas.

A ontogenia da poliembrionia nas gimnospérmicas é fundamentalmente distinta da das angiospérmicas. Divide-se em dois tipos: poliembrionia simples e poliembrionia por clivagem (Buchholz, 1926). Como veremos no ponto «Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais» (Figura 333), nos primórdios seminais das gimnospérmicas ocorre a formação de mais de uma oosfera e, frequentemente, diferencia-se mais do que um embrião sexual (**poliembrionia simples**). Em algumas espécies (e.g., *Pinus* e *Cedrus*), os embriões sexuais dividem-se vegetativamente em mais do que um embrião (**poliembrionia por clivagem**). Em qualquer dos dois tipos, durante a maturação da semente, os embriões competem uns com os outros, sobrevivendo geralmente apenas um. Em contraste, os primórdios seminais das angiospérmicas têm apenas uma oosfera, pelo que nunca se diferencia mais do que um embrião sexuado.

Multiplicação vegetativa

A multiplicação vegetativa tem como princípio fundamental o facto de algumas células vegetais — nomeadamente as células parenquimatosas — serem **totipotentes**, i.e., conservarem a capacidade intrínseca de se desdiferenciarem, de retornarem a uma condição meristemática e de reconstruírem tecidos (e.g., câmbio vascular), órgãos (e.g., raízes e gemas) e, se necessário, a totalidade do corpo da planta. No início deste volume (v. «*Estrutura modular das plantas. Totipotência celular*»), estabeleceu-se que a totipotência celular e a facilidade com que as plantas se propagam vegetativamente (seja através de fragmentos de caules, raízes, folhas, gomos isolados ou pequenos aglomerados de células na micropropagação) são propriedades diretas e emergentes da estrutura modular das plantas.

Existem numerosos tipos de multiplicação vegetativa; os mais relevantes (bem como os respetivos subtipos e exemplos) encontram-se resumidos no Quadro 54 (Figuras 310, 312, 311 e 313). Alguns aspetos da biologia destas estruturas foram previamente abordados nas secções «*Tipos de caule (metamorfoses)*» e «*Bolbos e bolbilhos*».

Quadro 54. Tipos de multiplicação vegetativa

| Tipo | Descrição, comentários e exemplos |
|---|--|
| TIPOS PRINCIPAIS | |
| Bolbos e bolbilhos | E.g., propagação por bolbos de cebolas e chalotas; propagação por bolbilhos do alho e do sisal (<i>Agave sisalana</i> , Asparagaceae, Agavoideae). |
| Divisão de rizomas | E.g., <i>Iris</i> (Iridaceae) «lírios». |
| Divisão de estolhos | E.g., morangueiro e clorofito (<i>Chlorophytum comosum</i> , Asparagaceae, Agavoideae). |
| Tubérculos | Com tubérculos inteiros ou divididos; e.g., batateira e inhame-da-costa (<i>Dioscorea alata</i> , Dioscoreaceae). |
| Estacaria | Neste tipo de propagação, destacam-se das plantas-mãe e enterram-se fragmentos (estacas) de folha, caule ou raiz, deixando uma porção variável acima e abaixo da superfície do solo. Após o enraizamento e pegamento, as estacas são transplantadas em raiz nua ou com torrão para o local definitivo (vd. subtipos abaixo). |
| Mergulhia | Na mergulhia, promove-se a formação de raízes adventícias colocando caules jovens, não destacados da planta-mãe, em contacto com o solo ou com um substrato adequado. Após o enraizamento, os caules são destacados da planta-mãe («desmamados») e transplantados para o local definitivo (vd. subtipos abaixo). |
| Pôlas radiculares (= rebentões de raiz) | Envolve a emissão de ramos epicórmicos resultantes do abrolhamento de gomos adventícios localizados nas raízes de plantas lenhosas (<i>root suckers</i>). Pontualmente utilizada na perpetuação de povoamentos florestais explorados em talhadia (e.g., carvalhais de <i>Quercus pyrenaica</i> , Fagaceae) e na propagação de algumas espécies ornamentais (e.g., <i>Salix</i> [Salicaceae], <i>Acacia melanoxylon</i> [Fabaceae] e fiteira [<i>Cordyline australis</i> , Asparagaceae, Lomandroideae]). |
| Pôlas do colo ou da touça (= rebentões do colo ou da touça) | Emissão de ramos epicórmicos provenientes do abrolhamento de gomos dormentes ou adventícios localizados no colo (pôlas do colo) ou na touça de plantas lenhosas (pôlas de touça, rebentos de touça ou rebentões de touça; <i>stump sprouts</i>). As touças (ou toiças) são a porção remanescente do tronco após o corte (regra geral, coincidente com a região do colo) das espécies lenhosas com regeneração vegetativa. As pôlas de touça são amplamente utilizadas na perpetuação de povoamentos florestais explorados em talhadia (e.g., carvalhais, castinçais e eucaliptais). |

| Tipo | Descrição, comentários e exemplos |
|--|--|
| <p>Rebentos de raiz</p> <p>(= rebentos radiculares)</p> | <p>Emissão de lançamentos caulinares a partir de raízes (e seus fragmentos) em plantas herbáceas; e.g., três importantes infestantes na Europa: o <i>Cirsium arvense</i> (Asteraceae), a corriola (<i>Convolvulus arvensis</i>, Convolvulaceae) e o <i>Rumex acetosella</i> (Polygonaceae). Não existe um termo em língua portuguesa de uso perfeitamente estabelecido para este tipo de multiplicação vegetativa (conhecido em francês por <i>drageon</i> e em inglês por <i>root shoot</i>); rebento de raiz ou rebento radicular são opções razoáveis e claras.</p> |
| <p>Enxertia</p> | <p>Consiste em fazer desenvolver sobre uma parte de uma planta (cavalo, porta-enxerto ou hipobionte) uma outra parte (enxerto ou epibionte) da mesma espécie ou de outra espécie filogeneticamente próxima; e.g., enxerto de pistácio (<i>Pistacia vera</i>, Anacardiaceae) sobre cornalheira (<i>P. terebinthus</i>) ou pereira sobre marmeleiro. Nas plantas enxertadas, o sistema radicular pertence ao porta-enxerto e a parte aérea ao enxerto (ou é partilhada entre este e o cavalo). A enxertia é fácil de realizar em muitas dicotiledóneas através do contacto câmbio-câmbio, mas muito difícil nas monocotiledóneas (possível apenas através do contacto entre meristemas intercalares). O sucesso da enxertia depende fundamentalmente de um bom contacto entre os câmbios do enxerto e do cavalo.</p> |
| <p>TIPOS DE ESTACARIA</p> | <p>(Principais métodos de propagação por estaca)</p> |
| <p>Estacas foliares</p> | <p>E.g., peperómia (<i>Peperomia caperata</i>, Piperaceae), saintpaulia (<i>Saintpaulia ionantha</i>, Gesneriaceae) e sanseviéria (<i>Sansevieria trifasciata</i>, Asparagaceae, Nolinoideae).</p> |

| Tipo | Descrição, comentários e exemplos |
|-----------------------------------|---|
| Estacas caulinares | <p>O número de gomos enterrados ou emersos acima do solo varia com a espécie e a cultivar. Existem dois critérios maiores de classificação:</p> <p>a) Quanto ao tipo: Podem envolver ramos inteiros (tanchões) ou fragmentos de caule. Nestes últimos distinguem-se:</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>Estacas-simples</i>: segmento de ramo da mesma ordem (e.g., <i>Salix</i>, <i>Platanus orientalis</i> var. <i>acerifolia</i>, oliveira, crisântemos, poinsettia, craveiro e mandioca); • <i>Estacas-talão</i>: segmento de ramo acompanhado da casca ou de parte do ramo de ordem superior onde se insere (e.g., choupo-branco, ulmeiros e teixo). <p>b) Quanto ao atempamento:</p> <ul style="list-style-type: none"> • <i>Herbáceas</i>: ramos do ano colhidos durante o período de crescimento vegetativo (e.g., craveiro e batata-doce); • <i>Semilenhosas</i>: ramos do ano colhidos próximo do final da estação de crescimento (e.g., oliveira e cacaveiro); • <i>Lenhosas</i>: ramos colhidos no período de repouso vegetativo (e.g., marmeleiro, videira-europeia, macieira e mandioca). |
| Estacas radiculares | E.g., divisão de raízes das dalias (<i>Dahlia</i> , Asteraceae). |
| TIPOS DE MERGULHIA | <i>(Principais métodos de propagação por mergulhia)</i> |
| Simples | Caules dobrados e enterrados, mantendo-se acima do solo alguns gomos na extremidade distal; e.g., magnólia-comum (<i>Magnolia grandiflora</i> , Magnoliaceae). Era o método mais usado na propagação da videira na Idade Média. |
| Invertida | Ao contrário da mergulhia simples, enterra-se no solo a extremidade distal do caule. Uso pouco frequente. |
| Total, chinesa ou cameação | Caules enterrados a todo o comprimento, ficando emersa apenas a extremidade distal. As gemas voltadas para cima dão origem a caules aéreos, formando-se raízes na face oposta. Uso pouco frequente. |
| Múltipla ou em serpentina | Um único caule, de grande dimensão, mergulhado mais do que uma vez no solo ao longo do seu comprimento. Muito usado na propagação de trepadeiras; e.g., clemátides (<i>Clematis</i> , Ranunculaceae) e glicínias (<i>Wisteria sinensis</i> , Fabaceae). |

| Tipo | Descrição, comentários e exemplos |
|---|--|
| Amontoa | Caules (e.g., varas de uma touça) amontoados (cobertos de solo na base) sem torção artificial dos ramos. O enraizamento pode ser forçado com a aplicação de anéis de arame na base dos caules. Técnica aplicada a plantas difíceis de propagar por estaca; e.g., sobreiro (<i>Quercus suber</i> , Fagaceae), tílias (<i>Tilia</i> , Malvaceae, Tilioideae), hibiscos (<i>Hibiscus</i> , Malvaceae, Malvoideae) e porta-enxertos de macieira, aveleira e castanheiro. |
| Alporquia (= mergulhia aérea) | Formação de raízes induzida através da colocação de um substrato humedecido, sustido por um plástico, pano ou vidro, em torno de um caule aéreo intacto; e.g., pitangueiras, cameleira (<i>Camellia japonica</i> , Theaceae), litchi e jabuticabeira. |
| TIPOS DE ENXERTIA | <i>(Principais métodos de propagação por enxertia)</i> |
| De encosto | União lateral de duas plantas com sistemas radiculares independentes; após o pegamento, uma delas é destacada da sua própria raiz. Correntemente praticada no meloeiro; adequada a todas as espécies que se propaguem por garfo ou por borbulha. |
| De garfo (= ramo destacado) | Uma porção de caule (garfo), com um pequeno número de gomos, é retirada de uma planta-mãe; a extremidade proximal é, geralmente, cortada em forma de bisel e inserida num porta-enxerto; o enxerto é posteriormente envolvido por ráfia ou um substituto isolante equivalente. Muito usada na macieira, pereira, videira-europeia e no castanheiro. Existem numerosos subtipos de enxertia por garfo que não cabe aqui desenvolver (e.g., fenda simples, fenda cheia, fenda inglesa, fenda dupla, em ómega, incrustação, e de coroa ou cabeça). Geralmente realizada no final do inverno/início da primavera, pouco antes do abrolhamento. |
| De gomo (= borbulha) | Na enxertia de borbulha (o tipo mais comum), faz-se uma incisão na casca do porta-enxerto até atingir o câmbio, em forma de T ou de T invertido. Afastam-se as duas abas libertando o câmbio e abre-se uma «janela» onde se insere um pequeno fragmento de casca contendo uma única gema (a borbulha); a zona é depois envolvida com ráfia ou fita plástica. Técnica corrente em <i>Citrus</i> (Rutaceae) e nas prunoídeas (Rosaceae). Outras variantes da enxertia de gomo incluem as enxertias de placa, de anel, de flauta (tradicional no castanheiro) e de gomo destacado. É obrigatoriamente realizada numa fase em que o câmbio está ativo. Nas regiões extratropicais do hemisfério Norte, as enxertias de gomo feitas antes do abrolhamento (fevereiro-março, com gomos do ano anterior) e as de maio-junho (com gomos do ano) abrolham no próprio ano; as enxertias de agosto e setembro (gomo dormente do ano) pegam, mas só abrolham na primavera do ano seguinte. |

A multiplicação vegetativa pode ser **natural** ou **artificial**, consoante resulte ou não da intervenção humana direta. Com exceção, talvez, da alporquia e das enxertias de gomo e de garfo, todos os restantes processos ocorrem com alguma frequência em condições naturais.

A multiplicação vegetativa natural é ubíqua em ecossistemas naturais e seminaturais. As plantas resultantes deste processo dispersam-se de forma menos abrangente do que através da semente, tendendo a enraizar na vizinhança imediata da planta-mãe. Em contrapartida, têm uma probabilidade muito maior de se estabelecerem com sucesso em *habitats* já colonizados por plantas muito competitivas, uma vez que constroem a sua canópis rapidamente e podem, temporariamente, ser sustentadas do ponto de vista nutricional e hídrico pela planta-mãe. A multiplicação vegetativa é igualmente útil em *habitats* ciclicamente perturbados (por exemplo, por cheias e ventanias), uma vez que estes eventos físicos fragmentam a planta (quebrando a dominância apical), transportam e enterram os propágulos. É um padrão ecológico recorrente o facto de as plantas invasoras disporem de sistemas altamente eficientes de multiplicação vegetativa (Barrett, 2011). A **enxertia natural** (sem intervenção humana) de raízes é também um fenómeno comum em florestas de plantas lenhosas, tanto cultivadas como silvestres (Lev-Yadun & Sprugel, 2011).

Vejamos alguns exemplos de relevo:

As plantas pratenses estão sujeitas a uma fortíssima competição por espaço por parte dos indivíduos vizinhos, coespecíficos ou não. Os sedimentos que marginam as linhas de água europeias são um *habitat* de excelência para gramíneas estolhosas e rizomatosas (e.g., *Cynodon dactylon*), ou para eudicotiledóneas estolhosas (e.g., *Vinca major*, Apocynaceae), rizomatosas (e.g., *Cirsium arvense*, Asteraceae) e espécies que regeneram ferozmente a partir de fragmentos de raiz (e.g., *Convolvulus arvensis*, Convolvulaceae). Estas plantas servem-se da turbulência e da força de arrasto da água das cheias para fragmentar e disseminar os seus propágulos a jusante. O estorno (*Ammophila arenaria*) adota uma estratégia similar perante a dinâmica da areia nas dunas primárias. Pela mesma razão ecológica, muitas árvores e arbustos ripícolas (que habitam as margens dos rios) enraízam facilmente por estaca; e.g., os salgueiros (*Salix*) e os choupos (*Populus*) na região Holártica, e as figueiras (*Ficus*) na África tropical. Os morangueiros-silvestres (*Fragaria vesca*, Rosaceae) espraíam-se rapidamente pelas clareiras dos bosques em busca da luz, com a ajuda de estolhos que enraízam nos nós. As silvas (*Rubus*, Rosaceae) e a rodeira (*Rhododendron ponticum*, Ericaceae) conquistam o espaço de forma idêntica por mergulhia apical. Até mesmo uma das mais agressivas plantas invasoras do arquipélago dos Açores, a hortênsia (*Hydrangea macrophylla*, Hydrangeaceae), tira partido das tempestades: fragmenta-se pela ação do vento em pequenas estacas de fácil enraizamento no solo húmido (Figura 299-A).

3. Afinidade e compatibilidade em enxertia

Quando um enxerto é rejeitado logo após a enxertia, diz-se que há falta de **afinidade** ou incompatibilidade absoluta entre o enxerto e o porta-enxerto. Infelizmente, não é possível enxertar árvores de fruto nas árvores dominantes dos bosques portugueses (e.g., *Quercus*, *Alnus*, *Fraxinus* e *Salix*): não existe qualquer afinidade entre elas. Um porta-enxerto e um enxerto consideram-se **compatíveis** quando são capazes de estabelecer uma ligação sólida e duradoura.

Nas enxertias compatíveis, a união entre o enxerto e o porta-enxerto viabiliza um transporte eficiente de água, nutrientes minerais, fotoassimilados e reguladores de crescimento entre os dois biontes. Há uma continuidade cambial e vascular perfeita. Nas **enxertias incompatíveis**, as plantas apresentam um aspeto pouco saudável e crescem pouco; frequentemente a folhagem torna-se amarelada, a folha cai cedo no outono, os indivíduos são pouco longevos e quebram facilmente pela zona da enxertia. Muitas vezes, o enxerto e o porta-enxerto não têm o mesmo diâmetro e/ou desenvolve-se um inchaço evidente acima ou abaixo do ponto de união (Figura 314). Nesses casos, as conexões vasculares são profundamente irregulares.

A **compatibilidade das enxertias** é um fenómeno fisiológico difícil de antecipar. A prática demonstra que quanto maior a similaridade genética entre o enxerto e o porta-enxerto — isto é, quanto menor a sua distância evolutiva e maior a sua afinidade taxonómica —, maior é o sucesso das enxertias. Quer isto dizer que a probabilidade de obter enxertias compatíveis diminui na seguinte ordem taxonómica: entre indivíduos do mesmo clone > entre clones distintos da mesma espécie > enxertias interespecíficas (mesmo género) > enxertias intergenéricas. A intensidade da incompatibilidade é variável e pode revelar-se imediatamente ou apenas vários anos após a realização da enxertia.

4. Multiplicação vegetativa a nível anatómico

Estacaria e mergulhia

O sucesso da estacaria e da mergulhia depende da emissão de raízes adventícias a partir de caules ou, em casos muito particulares, de folhas. As raízes adventícias partem geralmente da proximidade de feixes vasculares, podendo já encontrar-se pré-formadas ou ter a sua diferenciação estimulada *de novo*, por exemplo, através de feridas (e.g., o corte da base das estacas ou a incisão anelar praticada na alporquia) (vd. «Tipos de raízes»). A bibliografia não é consensual sobre se as técnicas utilizadas para estimular o enraizamento — como o estiolamento de rebentos através de amontoa, a aplicação de anéis metálicos na base dos caules ou o uso de reguladores de crescimento — atuam em primórdios radiculares pré-formados ou se estimulam ativamente a sua formação *de novo*.

A emissão de raízes adventícias está sob forte controlo genético: varia dramaticamente de espécie para espécie e, no âmbito da mesma espécie, entre génotipos. Uma vez iniciada a diferenciação das raízes adventícias, estas têm de conseguir irromper pelos tecidos corticais da planta até ao exterior. A presença de um anel contínuo de esclerênquima ou de uma periderme demasiado espessa dificulta severamente o enraizamento mecânico de estacas e mergulhões. O recurso a estacas semilenhosas (ramos do ano com atempamento ainda incompleto) e a realização de feridas longitudinais na base das estacas são duas técnicas clássicas para ultrapassar estas barreiras anatómicas.

Enxertia

O reconhecimento macroscópico da posição anatómica do câmbio vascular nos caules tem um enorme interesse prático em agronomia. Nas enxertias, sejam elas de encosto, de garfo ou de borbulha (Quadro 54), procura-se um contacto íntimo entre o câmbio do enxerto e o câmbio do porta-enxerto. A continuidade dos câmbios consegue-se pondo em prática uma velha máxima dos enxertadores: «casca com casca», i.e., forçando o alinhamento e contacto entre a casca do porta-enxerto e a do garfo em pelo menos um dos lados da enxertia (na técnica de fenda cheia, onde o garfo e o cavalo têm exatamente o mesmo diâmetro, a continuidade cambial é conseguida nos dois lados).

No período de mais intenso crescimento vegetativo (geralmente em maio, no hemisfério Norte), torna-se tão fácil destacar o felema (e os tecidos a ele exteriores) através da felogene, como

separar a casca inteira através do câmbio vascular. Abrir uma "janela" de enxertia separando os tecidos pela felogene (em vez de atingir o câmbio) é um erro clássico de principiante nas enxertias de borbulha (Figura 88-C).

O sucesso das enxertias entre indivíduos compatíveis depende do desenvolvimento de um câmbio e de um sistema vascular comuns. A consolidação destas enxertias atravessa quatro etapas fundamentais (Hartmann et al., 2014). Primeiro, diferencia-se um calo cicatricial na superfície dos cortes, gerado a partir de células danificadas do câmbio, de células do parênquima lenhoso ou do xilema imaturo. Em seguida, ocorre uma interpenetração celular progressiva entre os calos de ambos os biontes. A partir das células do calo localizadas na margem da ferida, inicia-se então a diferenciação de um novo câmbio e de uma nova felogene contínuos. Finalmente, o novo câmbio começa a funcionar, produz novo tecido vascular e estabelece a circulação definitiva de seiva xilémica e floémica entre os biontes. O enxerto só pode reiniciar o seu crescimento ativo depois de perfeitamente construída esta conexão vascular. Na primavera, com tecidos ativos, bastam três dias para verificar se uma borbulha pegou com sucesso.

Nas primeiras fases da enxertia, a pressão e o fluxo das conexões vasculares podem ser geridos com técnicas muito simples. Na enxertia de gomo, a empa (arqueamento/atamento) do ramo acima da enxertia, a execução de um corte ou a remoção de uma lentícula de casca, até ao lenho, imediatamente por cima do enxerto reduzem a dominância apical do porta-enxerto, aumentando significativamente a probabilidade de abrolhamento da nova gema. Por outro lado, as enxertias de primavera (ou de gomo pronto) podem ser fisicamente rejeitadas se a intensa pressão de seiva bruta do xilema recém-diferenciado as inundar e asfixiar — um problema sério e frequente, por exemplo, na propagação da nogueira-europeia. A solução agronómica passa por executar um corte de sangria na casca, até ao lenho, imediatamente por baixo da zona de enxertia.

5. Quimeras

Diz-se que uma planta é uma **quimera** quando células de, pelo menos, dois genótipos distintos se multiplicam e coexistem lado a lado num determinado tecido. As quimeras formam-se devido à mutação de células somáticas ao nível meristemático, processo que pode ser espontâneo ou induzido artificialmente através de radiações ionizantes ou da aplicação de substâncias químicas mutagénicas. As mutações ocorridas nos meristemas dos propágulos resultam no desenvolvimento de tecidos quiméricos que podem, ou não, ser transmitidos à progénie dependendo do seu grau de estabilidade.

As quimeras são classificadas em função do tipo de mutação e da posição original da célula mutante na estrutura do meristema (Frank & Chitwood, 2016; Lineberger, s.d.). Uma quimera passa completamente despercebida se a mutação der origem a células funcional e visualmente similares às células não mutantes, se ocorrer numa zona demasiado profunda do caule em formação (e.g., no meristema fundamental da medula), ou se acontecer numa célula já em fase adiantada de diferenciação (células generativas), ficando circunscrita a um minúsculo e invisível aglomerado celular. Contudo, se a mutação ocorrer nas camadas celulares próximas do ápice do meristema, todas ou uma grande parte das células diferenciadas na epiderme ou no mesófilo foliar serão mutantes.

As quimeras resultantes da segregação entre células clorofiladas (verdes) e células sem clorofila (albinas) são as mais espetaculares e conhecidas do público. Cultivares ornamentais caracterizadas por folhas variegadas com faixas amarelas ou brancas, como o clorofito (*Chlorophytum comosum*, Asparagaceae, Agavoideae), o tronco-do-brasil (*Dracaena fragrans*, Asparagaceae, Nolinoideae) (Figura 315) e o agave (*Agave americana*, Asparagaceae, Agavoideae), são extensivamente multiplicadas vegetativamente e cultivadas, quer na Europa quer nas regiões tropicais, tirando partido exclusivo deste fenómeno genético.