

Ciclos de vida das plantas terrestres

Citação: Aguiar, C. (2025). *Ciclos de vida das plantas terrestres* [E-book em atualização contínua]. Instituto Politécnico de Bragança. <https://esa.ipb.pt/livros/books/vi-ciclos-de-vida-das-plantas-terrestres>

- I. Conceitos fundamentais
 - 1. Ciclos de vida e células reprodutoras
 - 2. Alternância de gerações nas plantas terrestres
- II. Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'
 - 1. Briófitos
 - 2. 'Pteridófitos'
- III. Ciclos de vida das plantas com semente
 - 1. Ciclo de vida dos espermatófitos atuais: estudo comparado
 - 2. Ciclo de vida das gimnospérmicas
 - 3. Ciclo de vida das angiospérmicas

I. Conceitos fundamentais

1. Ciclos de vida e células reprodutoras

Como abordar o estudo dos ciclos de vida?

A informação veiculada neste livro esteve até aqui centrada nas angiospérmicas. Ficou provado que os esporófitos ♂ e ♀ (e a flor) das angiospérmicas têm uma ancestralidade comum e que os seus gametófitos ♂ e ♀ foram profundamente simplificados ao longo do processo evolutivo destas plantas. As gimnospérmicas, embora mais antigas do que as angiospérmicas, foram propositadamente omitidas até agora porque possuem estruturas reprodutivas mais complexas, variáveis de grupo para grupo, e em muitos casos não homólogas. O mesmo ocorre com os 'pteridófitos' e os briófitos. É, por isso, pedagogicamente mais eficaz principiar o estudo das estruturas e dos processos envolvidos na reprodução pelas angiospérmicas e, só depois, abordar os ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre' e das gimnospérmicas.

Assim sendo, este capítulo principia com um resumo dos conceitos fundamentais sobre ciclos de vida. Depois, seguindo uma ordenação filogenética dos grupos mais antigos para os mais derivados, aborda-se o ciclo de vida das 'plantas de esporulação livre', concretamente dos briófitos e 'pteridófitos'. As estruturas reprodutivas destes grupos serão trabalhadas com um pouco mais de detalhe no volume II. Por fim, apresenta-se o ciclo de vida dos dois grandes grupos que constituem as plantas com semente (espermatófitas), i.e., as gimnospérmicas e as angiospérmicas, com o cuidado de descrever, de forma comparativa, as estruturas e os processos envolvidos na reprodução.

Tipos de ciclo de vida

Ciclos haplonte, diplonte e haplodiplonte

De modo a facilitar a exposição, neste capítulo admite-se que o **ciclo de vida** decorre entre a diferenciação do zigoto, ou do propágulo, e a produção de descendentes, por via sexuada e/ou assexuada — um conceito distinto do apresentado no ponto «Sexualidade e ciclo de vida das plantas». A extensão e a complexidade das fases diploide e haploide permitem distinguir três tipos fundamentais de ciclo de vida nos eucariotas sexuados (Figura 316): (i) haplonte, (ii) diplonte e (iii)

haplodiplonte (terminologia alternativa disponível na Caixa 1).

No **ciclo de vida haplonte** (Figura 316-A), a **meiose é pós-zigótica** (ou meiose zigótica): ocorre após a fecundação e a formação do zigoto. O zigoto é diploide e as restantes células são haploides. Nos seres haplontes pluricelulares, as células produzidas por meiose a partir do zigoto multiplicam-se por mitose, dando origem a indivíduos pluricelulares haploides. O ciclo haplonte é característico de muitos protozoários, fungos (e.g., Basidiomycota e a maioria dos Ascomycota) e da maioria das algas verdes, entre as quais as Charophyta, os ancestrais diretos das plantas terrestres.

No **ciclo de vida diplonte** (Figura 316-B), a **meiose é pré-gamética** (ou meiose gametogénica ou gamética): precede a diferenciação dos gâmetas. A fecundação sucede à gametogénese. Os gâmetas são haploides e as restantes células são diploides. Nas espécies diplontes pluricelulares — a grande maioria dos seres com ciclo de vida diplonte —, o zigoto multiplica-se por mitose, reconstruindo-se, por essa via, indivíduos pluricelulares diploides. O ciclo de vida diplonte é característico dos animais (Metazoa), de alguns fungos (e.g., vários Ascomycota), dos oomicetas (Oomycota, Chromalveolata) e de muitas algas castanhas (Phaeophyceae, Chromalveolata).

Caixa 1. Terminologia baseada no número de biontes

Os termos haplonte e diplonte são usados na literatura com significados algo distintos, tanto na categoria de substantivo (e.g., o haplonte ou o diplonte) quanto na de adjetivo (e.g., indivíduos haplontes ou indivíduos diplontes). Para ultrapassar esta ambiguidade, alguns autores propõem, em alternativa, as seguintes qualificações: haplofásico ou haplôntico para o ciclo haplonte; diplofásico ou diplôntico para o ciclo diplonte; e diplo-haplofásico ou haplodiplôntico para o ciclo haplodiplonte.

Numa outra nomenclatura, os seres e os ciclos de vida com um único tipo de indivíduo multicelular — seres e ciclos haplobiônticos (*haplobiontic*) — são classificados como haplobiônticos-haploides (*haplobiontic haploid*) ou haplobiônticos-diploides (*haplobiontic diploid*), consoante a fase multicelular seja haploide ou diploide. Por sua vez, os seres e os ciclos com dois tipos de indivíduos multicelulares (haploide e diploide) dizem-se diplobiônticos (*diplobiontic*) (Niklas & Kutschera, 2010). Embora não esteja universalmente consagrada pelo uso, a terminologia baseada no número de biontes é mais precisa e recomendável. Uma outra alternativa consiste ainda nas designações baseadas nos produtos da meiose: ciclo de vida zigótico (= haplonte), gamético (= diplonte) e esporico (= haplodiplonte).

Ciclo haplodiplonte

O **ciclo de vida haplodiplonte** é bem mais complexo (Figura 316-C). Envolve dois tipos de células reprodutoras — esporos e gâmetas — e a alternância de dois tipos de organismos, que, no âmbito das plantas, se designam por gametófito e esporófito. **Gametófito** e **esporófito** são duas palavras compostas de raiz grega que significam, respetivamente, «planta que produz gâmetas» e «planta que produz esporos». No ciclo haplodiplonte, a meiose e a fecundação estão mais ou menos afastadas no tempo, e a meiose — **meiose pré-espórica** (ou meiose esporogénica) — é imediatamente sucedida pela formação de esporos. Nos **seres haplodiplontes homomórficos** (ou isomórficos), os gametófitos e os esporófitos são morfologicamente iguais; e.g., vários grupos de algas vermelhas (Rhodophyta) e algas verdes do género *Ulva* (Chlorophyta). Nos **seres haplodiplontes heteromórficos**, os gametófitos e os esporófitos são morfologicamente muito distintos. É importante vincar que as plantas terrestres atuais seguem este modelo heteromórfico, e que a evolução do seu ciclo de vida ocorreu de forma independente da das algas vermelhas e verdes haplodiplontes (Niklas & Kutschera, 2010).

Os seres haplodiplontes partilham duas características fundamentais: (i) alternância de gerações e (ii) alternância de fases nucleares. A aplicação do conceito de **alternância de gerações** aos seres haplodiplontes apoia-se em duas ordens de razões: (i) os gametófitos e os esporófitos descendem de células reprodutoras especializadas distintas (esporos e gâmetas, respetivamente); e (ii) após um período vegetativo mais ou menos longo, durante o qual as suas células se multiplicam por mitose, tanto os gametófitos como os esporófitos geram novas células reprodutoras diferentes daquelas que lhes deram origem. Nos ciclos de vida haplonte e diplonte (de zigoto a zigoto), pelo contrário, há uma única geração, respetivamente haploide ou diploide. Nos seres haplodiplontes, a alternância de gerações sobrepõe-se a uma alternância de duas **fases nucleares**: uma fase haploide (ou haplófase) com n cromossomas e outra fase diploide (ou diplófase) com $2n$ cromossomas.

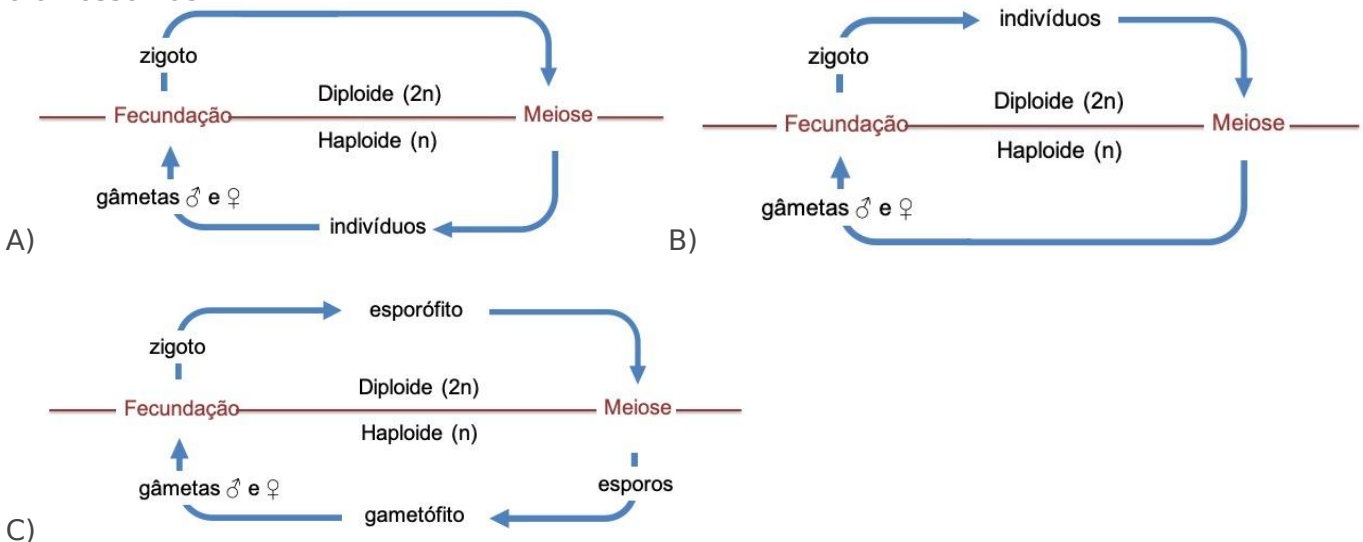


Figura 316. Ciclos de vida de seres eucariotas pluricelulares. Representação esquemática do ciclo de vida: **A)** haplonte, **B)** diplonte e **C)** haplodiplonte. Estruturas representadas a negro e processos a vermelho. [Original].

As células reprodutoras

Os dois eventos fundamentais dos ciclos haplodiplontes — fecundação e meiose — envolvem, então, dois tipos de **células reprodutoras** (ou células reprodutivas), em ambos os casos haploides: os gâmetas e os esporos. Os **gâmetas** são células sexuais, componentes essenciais no processo de fecundação. Os órgãos especializados na formação de gâmetas designam-se por **gametângios**. Os **táxons isogâmicos** produzem gâmetas ♂ e ♀ iguais; nos **táxons anisogâmicos** (ou heterogâmicos), os gâmetas ♂ e ♀ são distintos na forma e/ou no tamanho. As plantas terrestres são todas anisogâmicas. A **oogamia** é um caso extremo de anisogamia no qual os gâmetas ♀ não só são desproporcionalmente maiores do que os gâmetas ♂, como são imóveis (sésseis), como acontece nos briófitos e 'pteridófitos'.

O esporo das plantas terrestres é uma célula reprodutora produzida após meiose (**meiose pré-espórica**) a partir de uma célula especializada com $2n$ cromossomas: o **esporócito** (ou **célula-**

mãe dos esporos). Os esporos formam-se no interior de estruturas especializadas, os **esporângios**. Os seres homospóricos produzem esporos iguais (e.g., a maioria dos briófitos e dos 'pteridófitos'); os seres heterospóricos produzem **esporos** ♂ (ou **micrósporos**) e **esporos** ♀ (ou **megásporos**), de distinta morfologia (e.g., todas as plantas com semente). Nos seres heterospóricos, os micrósporos diferenciam-se a partir de **microsporócitos** (ou **células-mãe dos micrósporos**) e os megásporos a partir de **megasporócitos** (ou **células-mãe dos megásporos**), respetivamente, em **microsporângios** e **megasporângios** (vd. «Megasporogénese e megagametogénese»). A produção e germinação de esporos constituem uma **fase de reprodução assexuada** do ciclo de vida.

Em biologia, o termo **esporo** é empregue para designar um leque alargado de células reprodutivas quiescentes, sem ancestralidade comum, de origem sexual ou não, geralmente resistentes a condições ambientais adversas e diferenciadas nos mais variados grupos de organismos. Fala-se em esporos de bactérias, de fungos ou de algas zignematofíceas, por exemplo. A diversidade morfológica dos esporos sexuais e assexuais nos fungos é assombrosa e, por isso, essencial para a sua identificação taxonómica. Embora questionável, é igualmente prática corrente qualificar como esporos as células resultantes de meiose nos seres haplonticos. Algumas plantas terrestres, além dos esporos procedentes de meiose — os meiosporos (*meiospores*) —, produzem esporos por mitose, i.e., **mitósporos** (e.g., briófitos do género *Bryum*; *mitospores*). A *Marchantia polymorpha* (Marchantiidae), uma hepática talosa muito frequente nas estufas portuguesas, diferencia, em estruturas especializadas em forma de taça conhecidas por concetáculos (volume II), propágulos vegetativos pluricelulares (ou gemas) erroneamente confundidos com esporos (Figura 317).



Figura 317. Diferenciação de propágulos vegetativos (gemas) em *Marchantia polymorpha* (Marchantiidae). *N.b.*: gametangióforos ♀ (estruturas em forma de guarda-chuva sob as quais se localizam os gametângios ♀) e concetáculos (estruturas em forma de taça onde se formam as gemas). [Fotografia do autor].

2. Alternância de gerações nas plantas terrestres

A **teoria da alternância de gerações** do alemão Wilhelm Hofmeister (1824-1877) (Figura 318) e a formulação darwiniana da evolução são as duas teorias unificadoras mais importantes da ciência botânica. Hofmeister percebeu que, nas angiospérmicas, a geração produtora de gâmetas está escondida no interior da flor e no pólen, numa forma muito reduzida. Ainda antes da publicação de *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin, propôs que a alternância de gerações — esporofítica e gametofítica — é uma característica comum e unificadora do ciclo de vida de todos os grupos de plantas terrestres.

Com a revolução darwiniana, as estruturas (e.g., esporófito, gametófito, esporófilo, esporos, gâmetas, esporângios e gametângios) e os processos (e.g., fecundação, meiose, gametogênese e esporogênese) envolvidos na alternância de gerações, descritos ao pormenor pelos botânicos alemães na segunda metade do século XIX, foram entendidos como homólogos, e ativamente comparados entre os diferentes grupos taxonómicos que compõem o reino Plantae. A percepção de uma origem evolutiva comum das estruturas e processos envolvidos na alternância de gerações permitiu o desenvolvimento de novos conceitos essenciais para a descrição detalhada da estrutura e da evolução dos ciclos de vida das plantas terrestres — e.g., retenção dos gâmetas, retenção dos esporos e retenção e redução do gametófito —, a desenvolver no volume II. Pese embora os extraordinários avanços da filogenia molecular, o estudo comparativo dos ciclos de vida e da morfologia interna e externa das estruturas reprodutivas não perdeu importância na investigação das relações evolutivas entre os grandes grupos de plantas.

Como se referiu anteriormente, as plantas terrestres possuem um ciclo de vida haplodiplonte no qual, sob o controlo da meiose e da fecundação, alternam duas gerações (gerações gametofítica e esporofítica) coincidentes com duas fases nucleares (fase haploide com n cromossomas e fase diploide com $2n$ cromossomas) (Figura 319). As duas gerações alternantes são heteromórficas porque o gametófito e o esporófito são morfologicamente distintos. O gametófito prepondera no ciclo de vida dos briófitos; nas plantas vasculares ('pteridófitos' + plantas com semente) domina a geração esporofítica.

A **geração gametofítica** inicia-se com um esporo e cessa com a formação dos gâmetas, no interior dos gametângios ♂ e ♀. Todas as plantas terrestres são anisogâmicas: os gâmetas ♂ são pequenos (móveis nos grupos mais antigos), enquanto os ♀, maiores e imóveis, ficam retidos no interior do gametófito ♀. A **geração esporofítica** começa no zigoto e termina nas células-mãe dos esporos. Os briófitos são homospóricos a ligeiramente heterospóricos. Os espermatófitos (gimnospérmicas + angiospérmicas) e quatro pequenas famílias de 'pteridófitos' atuais — Marsileaceae, Isoetaceae, Salviniaceae e Selaginellaceae — são heterospóricos, i.e., produzem micrósporos e megásporos.

Os briófitos e 'pteridófitos' são 'plantas de esporulação livre': os esporos são móveis no sentido em que são dispersos pelo vento ou pela água. Para tal, estão confinados por uma parede de esporopolenina, física e quimicamente muito resistente a condições ambientais adversas. Os gametófitos resultantes da germinação dos esporos são igualmente livres em ambos os grupos. Nas plantas com semente, os esporos permanecem retidos no interior da planta-mãe — ocorre a retenção dos esporos (= endosporia). O mesmo acontece com o gametófito ♀ (= endoprotalia feminina). O gametófito ♂ (e com ele os gâmetas ♂) viaja enclausurado no interior do grão de pólen.



FIGURA 318 Wilhelm Hofmeister (1824-1877). Hofmeister era vendedor de pautas de música e botânico amador quando descobriu a alternância de gerações. Foi o primeiro botânico a perceber que, nas angiospérmicas, a geração produtora de gâmetas (gametófito) se encontra oculta e drasticamente reduzida no interior da flor. Apesar de não ter tido uma educação formal universitária, a relevância do seu trabalho permitiu-lhe terminar a carreira como catedrático de botânica. [Wikimedia Commons].

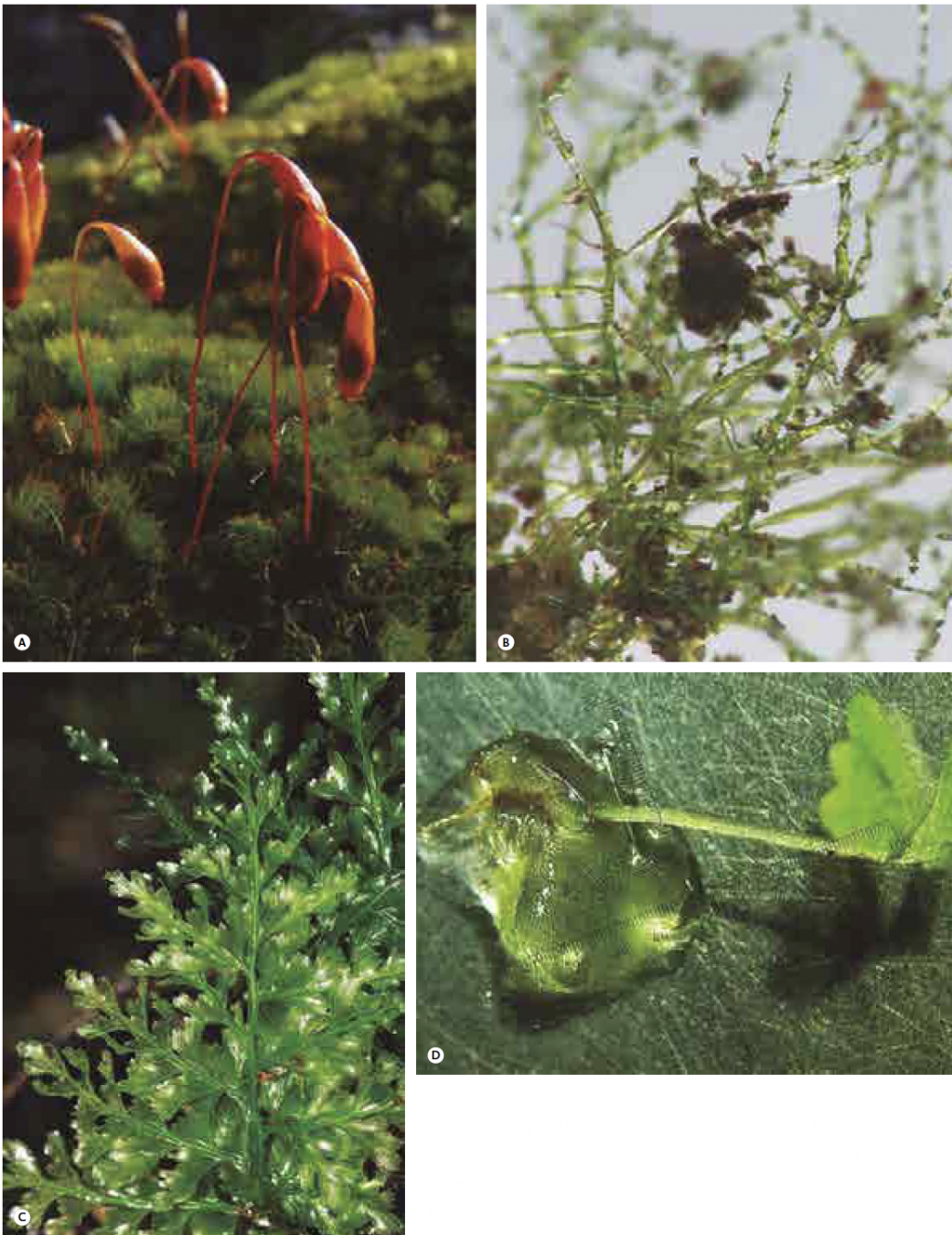


FIGURA 319. Gametófito vs. esporófito. **A)** Esporófito (sendo visíveis a cápsula e a seda) a emergir do corpo gametofítico de um briófito do gén. *Bryum* (Bryaceae). **B)** No feto *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae), o gametófito assemelha-se ao protonema de um briófito ou a uma alga filamentosa. **C)** Esporófito da mesma espécie. **D)** Gametófito e emergência do esporófito de uma espécie ibérica não identificada de feto. [**A e B)** cortesia de Eduardo Dias; **C)** cortesia de Paulo Araújo; **D)** cortesia de Juan Antonio Campos].

II. Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'

1. Briófitos

Os briófitos são o grupo mais antigo de plantas terrestres. São os descendentes atuais mais diretos das plantas que invadiram a *terra firma* no Câmbrio Superior ou no Ordovícico Inferior, há mais de 480 Ma (Morris et al., 2018), ou, pelo menos, o grande grupo terrestre atual que mantém características morfológicas e biológicas mais próximas da planta terrestre ancestral. Em condições naturais, a biomassa dos briófitos é largamente dominada pelo gametófito: o esporófito resume-se a um esporângio (cápsula) e à seda que o suporta, estruturas de curta existência (Figuras 319-A e 320).

Nos briófitos, a meiose desenrola-se no interior da cápsula, a partir da qual, após a maturação, os esporos se dispersam. Embora os briófitos sejam homospóricos, mais de 50% das espécies de musgos e cerca de dois terços das hepáticas são dióicas, i.e., produzem gametófitos unissexuais (Wyatt & Anderson, 1984).

A Figura 320 resume o ciclo de vida dos briófitos, tomando como modelo o género cosmopolita *Polytrichum* (Polytrichaceae).

GAMETÓFITO MASCULINO (n)

GAMETÓFITO FEMININO (n)

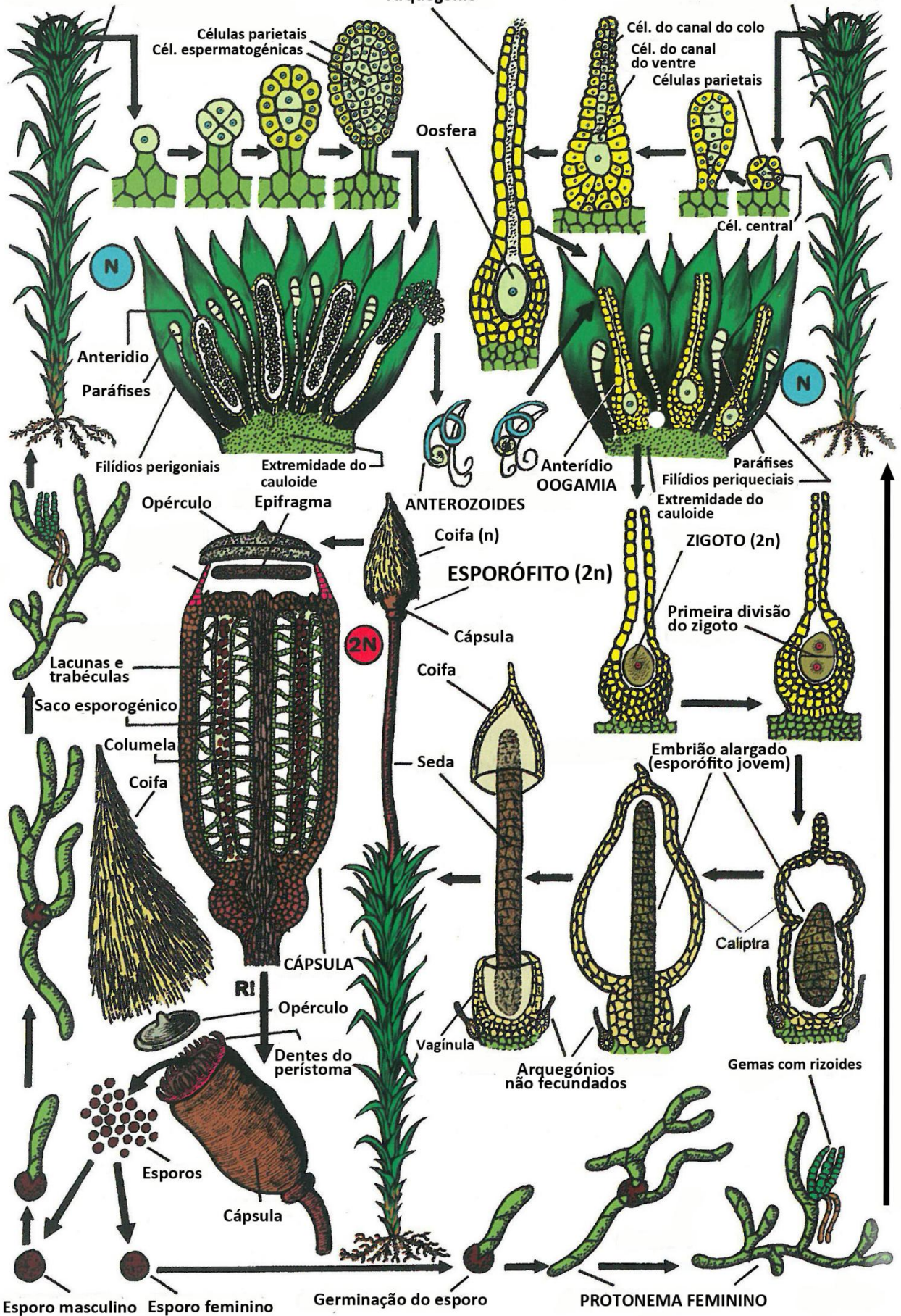


Figura 320. Ciclo de vida de um musgo dióico (*Polytrichum* sp., Polytrichaceae, Bryidae). Legenda: R! - meiose. [Tradução e adaptação autorizadas de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha.]

2. 'Pteridófitos'

Os 'pteridófitos' são um grupo artificial de plantas vasculares basais que integra lycopodiófitos e fetos. No ciclo de vida dos 'pteridófitos' sucede o inverso relativamente aos briófitos: o gametófito — conhecido por **protalo** — é pequeno, inconspícuo e, frequentemente, vive soterrado no solo (Figuras 319-B, C e 321). Pode ser clorofilado e desempenhar função fotossintética autotrófica, ou ser aclorofilado e alimentar-se de matéria orgânica em decomposição através de relações simbióticas com fungos (mico-heterotrofia). O ciclo de vida é, portanto, amplamente dominado pelo esporófito.

Os esporângios dos 'pteridófitos' diferenciam-se geralmente na base das folhas (e.g., *Isoetes*, Lycopodiidae) ou na sua página inferior (e.g., na maioria das Polypodiidae). Qualquer folha portadora de esporângios é denominada **esporofilo**. Os esporângios inserem-se diretamente nos caules no género *Psilotum* (Ophioglossidae) e em estruturas de origem caulinar nos equisetófitos. Nos escassos grupos de 'pteridófitos' heterospóricos, os megásporos e os micrósporos dão origem aos gametófitos ♀ (= megagametófito ou megaprotalo) e ♂ (= microgametófito ou microprotalo), respetivamente. Os gametófitos são, por regra, bissexuais nos grupos homospóricos.

Tanto nos briófitos como nos 'pteridófitos', os gametângios ♀ — os **arquegónios** — têm a forma de uma garrafa. Os arquegónios guardam no seu ventre (a parte basal, de maior diâmetro) um único gâmeta ♀, a oosfera. Por sua vez, os gametângios ♂ — os **anterídios** — são globosos. Os anterídios maduros rebentam e libertam gâmetas ♂ flagelados e móveis — os anterozoides. Os briófitos e os 'pteridófitos', assim como algumas algas verdes (e.g., Charophyta), apresentam um caso extremo de anisogamia designado por oogamia, o qual se caracteriza pela presença de gâmetas ♀ imóveis, muito maiores e mais ricos em reservas energéticas do que os gâmetas ♂.

As oosferas aguardam pelos gâmetas ♂ retidas de forma segura no interior do gametófito. Em ambos os grupos, o movimento dos gâmetas ♂ e, implicitamente, a fecundação dependem obrigatoriamente da presença de água em estado líquido no ambiente. Admite-se que a distância percorrida pelos gâmetas ♂ dos briófitos e dos 'pteridófitos' é, em geral, bastante diminuta. O zigoto forma-se no interior do arquegónio após o encontro dos gâmetas (fecundação). Nos briófitos, o esporófito recém-formado «parasita» permanentemente o gametófito materno (matrotrofia); nos 'pteridófitos', pelo contrário, o esporófito torna-se rapidamente independente, fotossintético e supera em biomassa o gametófito parental, acabando por substituí-lo.

A Figura 321 resume o ciclo de vida dos 'pteridófitos', tendo como modelo outro género cosmopolita: *Polypodium* (Polypodiaceae).

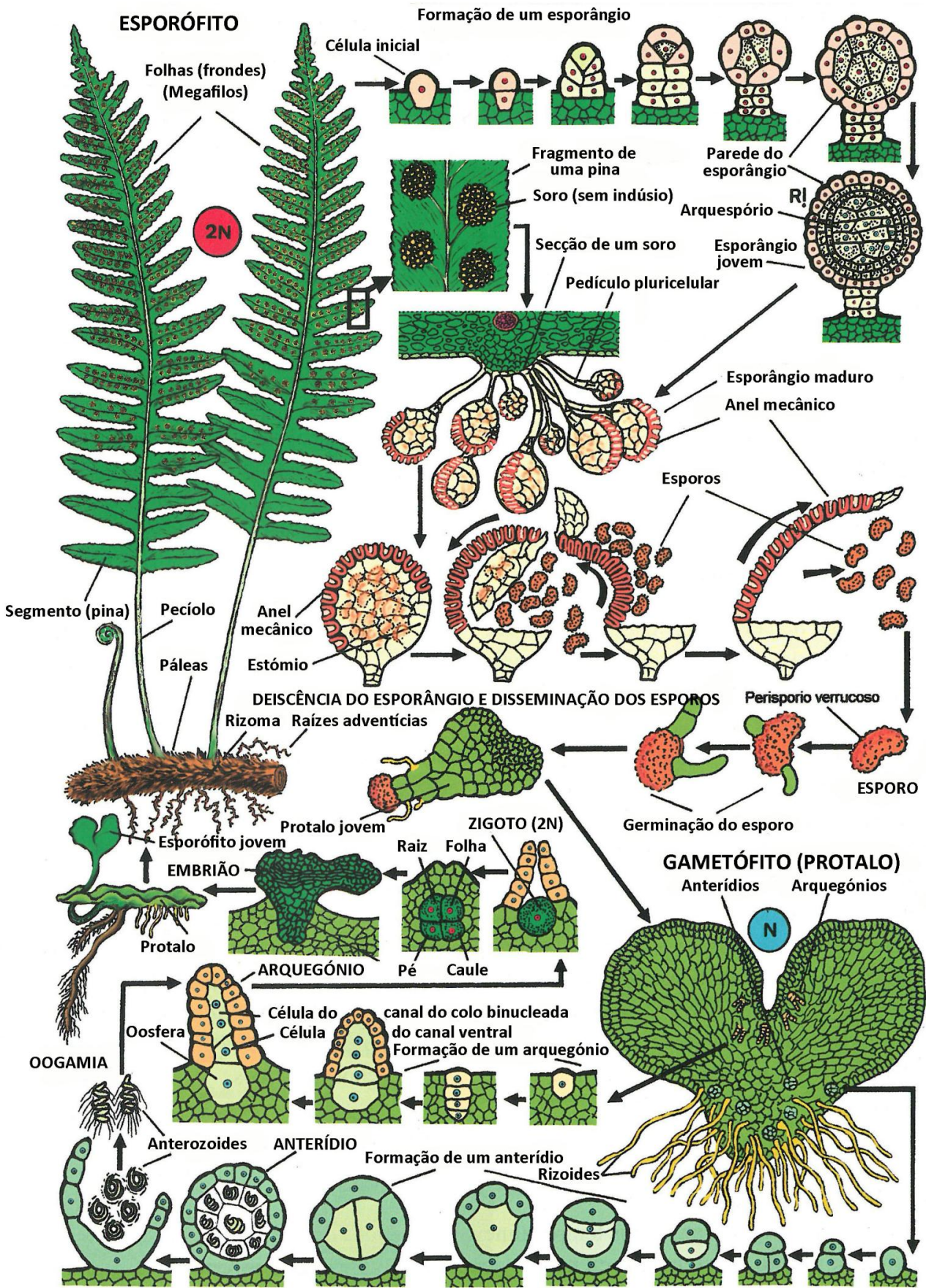


Figura 321. Ciclo de vida de um feto homospórico (*Polypodium vulgare*, Polypodiaceae, Polypodiidae). Legenda: R! - meiose. [Tradução e adaptação autorizadas de um original de Tomás]

Días González, Univ. Oviedo, Espanha.]

III. Ciclos de vida das plantas com semente

Última revisão: 24 de março de 2026.

1. Ciclo de vida dos espermatófitos atuais: estudo comparado

As gimnospérmicas e as angiospérmicas são espermatófitos, i.e., plantas com semente. As primeiras gimnospérmicas evoluíram no final do Devónico (ca. 385 Ma) (Gerrienne et al., 2004). Os cinco grandes grupos de gimnospérmicas atuais (acrogimnospérmicas) têm provavelmente um ancestral comum que datará do Carbonífero (ca. 300 M.a.) (Figura 322). As plantas com flor são mais tardias; evoluíram de uma gimnospérmica desconhecida pertencente a um grupo anterior às acrogimnospérmicas, no Triássico ou no Jurássico (no intervalo 256-149 M.a.). O ancestral de todas as angiospérmicas atuais terá vivido no Jurássico Superior (Barba-Montoya et al., 2018). No ponto «Anatomia das madeiras (breve referência)», vimos que a anatomia do lenho das gimnospérmicas e das angiospérmicas é distinta. Essas diferenças são ainda mais pronunciadas ao nível reprodutivo e na estrutura do ciclo de vida. As acrogimnospérmicas e as angiospérmicas divergem evolutivamente há muito tempo.

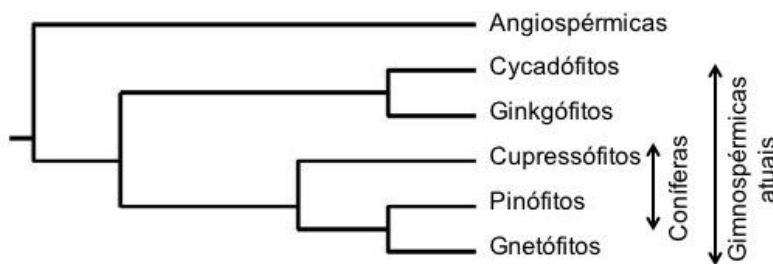


Figura 322. Relações evolutivas entre os seis grandes grupos de plantas com semente. A posição dos gnetófitos não é consensual; a figura ilustra uma das duas hipóteses com maior apoio molecular — a hipótese das gnepinas (*gnepine hypothesis*). *N.b.*: o ancestral comum das angiospérmicas e das acrogimnospérmicas é anterior à evolução das angiospérmicas; as angiospérmicas são substancialmente mais recentes do que as acrogimnospérmicas. [Filogenia baseada em Ran et al. (2018)].

As plantas com semente atuais herdaram de uma gimnospérmica ancestral desconhecida características essenciais do seu ciclo de vida, entre as quais se destacam: (i) o ciclo haplodiplonte com dominância acrescida do esporófito, (ii) a heterosporia, (iii) os gametófitos unissexuais

profundamente simplificados, (iv) a retenção do esporo ♀ (endosporia) e (v) do gametófito ♀ (endoprotalia) no interior de um primórdio seminal, (vi) a formação do pólen, (vii) a independência da fertilização em relação à presença de água líquida no exterior e, claro, (viii) a produção da semente.

Recordo que a reprodução sexual das plantas com semente envolve sete processos essenciais resumidos no Quadro 55. Vejamos agora o que mais distingue e aproxima as gimnospérmicas e as angiospérmicas ao nível reprodutivo.

Quadro 55. Processos essenciais da reprodução sexual nas plantas com semente (gimnospérmicas + angiospérmicas)

Etapa	Descrição
Esporogénesese	Diferenciação de micrósporos e megásporos no interior de sacos polínicos (microsporângios) e de primórdios seminais (megasporângios), respetivamente.
Gametogénesese	Desenvolvimento dos gametófitos ♂ (pólen) e ♀ (saco embrionário) a partir, respetivamente, dos micrósporos e dos megásporos.
Polinização*	Transporte do pólen (gametófito ♂) entre os sacos polínicos e o micrópilo (nas gimnospérmicas) ou o estigma (nas angiospérmicas).
Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico*	Envolve a hidratação do pólen e a emergência do tubo polínico. O tubo polínico penetra ativamente no nucelo nas gimnospérmicas, e nos tecidos do estilete nas angiospérmicas.
Fecundação (= fertilização)	Inclui a libertação dos gâmetas ♂ pelo tubo polínico e a fusão gamética.
Embriogénesese	Desenvolvimento do embrião.
Formação da semente*	Envolve a diferenciação de um embrião, a acumulação de reservas em tecidos especializados e a formação de um tegumento protetor, culminando este processo com a entrada num estado de quiescência ou dormência.

* Processo ausente nas plantas de 'esporulação livre'.

As plantas com semente são invariavelmente heterospóricas. Os micrósporos diferenciam-se em grande número no interior de **sacos polínicos**, interpretáveis evolutivamente como microsporângios. Os megásporos formam-se no interior de **primórdios seminais**. O megasporângio corresponde à massa celular diploide de origem materna que enche o primórdio seminal, i.e., ao nucelo (v. «Primórdio seminal») — sendo os tegumentos aquisições evolutivas posteriores. O megasporângio das plantas com semente é carnudo e diferencia um único esporo viável (megásporo) indeiscente (o que garante a retenção do megásporo). Nos briófitos e nos 'pteridófitos', os esporângios têm de uma a poucas camadas celulares de espessura e diferenciam inúmeros esporos que são libertados para o exterior na maturação (deiscência). Os primórdios seminais são externamente cingidos por 1 tegumento nas gimnospérmicas ou 1 a 2 tegumentos

nas angiospérmicas. O primórdio seminal deve, então, ser entendido anatomicamente e evolutivamente como um megasporângio tegumentado. A maior parte da bibliografia generalista é menos precisa e confunde o megasporângio com o primórdio seminal; segue-se esta aproximação rigorosa para não complexificar excessivamente o texto.

Em vez dos briófitos e dos 'pteridófitos', nas plantas com semente ocorre uma **retenção dos esporos**, tanto ♂ como ♀, no corpo do esporófito, i.e., os esporos germinam retidos no interior dos esporângios parentais. Os esporos ♂ dão origem aos grãos de pólen e os ♀ ao saco embrionário. Um grão de pólen unicelular é homólogo a um micrósporo; o **pólen pluricelular** (germinado/maduro) corresponde ao gametófito ♂, sendo homólogo do microprotalo dos 'pteridófitos' heterospóricos. O **saco embrionário** — o gametófito ♀ — é homólogo, supõe-se, do megaprotalo dos 'pteridófitos' heterospóricos.

Os gametófitos das 'plantas de esporulação livre' têm uma vida terrestre autónoma, ainda que, por vezes, dependente de associações simbióticas com fungos. Nas plantas com semente, a sua diferenciação e manutenção dependem integralmente da geração esporofítica: antes da deiscência, o gametófito ♂ é sustentado pelos tecidos esporofíticos do saco polínico paternal; depois da germinação estigmática, na forma de tubo polínico, é alimentado pelo pistilo (ou nucelo, nas gimnospérmicas) da planta polinizada. O gametófito ♀ é alimentado permanentemente pelo nucelo. Os gametófitos dos espermatófitos, sobretudo nas angiospérmicas, são substancialmente mais simples do que os dos briófitos e dos 'pteridófitos'. Nos espermatófitos, apenas o gametófito ♂ é móvel; o gametófito ♀ não tem vida livre, permanecendo fechado no interior do primórdio seminal, circundado por tecidos esporofíticos maternos (nucelo e tegumentos).

O gametófito ♂ maduro das gimnospérmicas tem 3 ou mais células; o das angiospérmicas tem sempre 3 células. O gametófito ♀ das gimnospérmicas contém vários milhares de células (Linkies et al., 2010), diferenciando vários arquegónios (cada um com uma oosfera inclusa), embora geralmente se forme apenas um embrião viável. O gametófito ♀ das angiospérmicas está drasticamente reduzido a (3-6)7(8) células. Hoje em dia, a biologia evolutiva evita tentar identificar anterídios e arquegónios nos gametófitos das angiospérmicas e nos grupos mais avançados de gimnospérmicas (como haviam ensaiado muitos autores clássicos), porque estes órgãos foram profundamente simplificados ou eliminados pela evolução.

Nas plantas com semente, os primórdios seminais (megasporângios + 1 ou 2 tegumentos) e os sacos polínicos (microsporângios) inserem-se em **órgãos de suporte** (*bearing organs*) de origem foliar (esporofilos; *sporophylls*) ou caulinar (ramos férteis; *fertile shoots*). Os sacos polínicos desenvolvem-se exclusivamente em órgãos de suporte de natureza foliar: os **microsporofilos**. Reconhecem-se dois tipos de microsporofilos fundamentais: as escamas polínicas nas gimnospérmicas e os estames nas angiospérmicas. Os órgãos de suporte ♀ são bem mais difíceis de interpretar revolutivamente. Nas gimnospérmicas atuais, consoante o grupo taxonómico, podem ser de natureza foliar (nem sempre assimiláveis ao conceito de megasporofilo típico) ou caulinar (ramos férteis). O carpelo das angiospérmicas, por outro lado, é o paradigma do **megasporofilo**. Na maioria das angiospérmicas, os órgãos de suporte e os esporângios estão concentrados numa estrutura bissexuada altamente especializada — a flor. As gimnospérmicas não têm verdadeiras flores, possuindo somente estruturas reprodutivas que são invariavelmente unissexuadas.

Após a polinização, as gimnospérmicas mais avançadas ('coníferas' e Gnetidae) e todas as angiospérmicas produzem um tubo polínico pluricelular que conduz os gâmetas σ , i.e., as células espermáticas, ao encontro da célula gamética ♀ , a oosfera. Este processo de fecundação designa-se por **sifonogamia**. Contudo, os grupos mais antigos de gimnospérmicas — Ginkgoidae e Cycadidae — seguem um modelo de reprodução intermédio entre a oogamia e a sifonogamia, designado por **zooidogamia** (ou sifonogamia imperfeita): produzem um tubo polínico de função puramente haustorial que rebenta na vizinhança dos arquegónios, libertando gâmetas σ flagelados (anterozoides) que são autónomos na sua curta deslocação a nado até à oosfera. Supõe-se que a sifonogamia clássica evoluiu de forma independente nas gimnospérmicas mais avançadas e nas angiospérmicas a partir de um ancestral comum zooidogâmico.

Nas gimnospérmicas, o tubo polínico cresce de forma invasiva no tecido nucelar e geralmente é ramificado. Desempenha duas funções: transportar os gâmetas (função de transporte) e extrair ativamente nutrientes do primórdio seminal em favor do gametófito σ (função haustorial). O tubo polínico das angiospérmicas, pelo contrário, não se ramifica, progride muito rapidamente através dos tecidos do estilete e é de muito mais curta duração (vd. «Fase progâmica»). Até à fecundação, o gametófito σ é alimentado pelo nucelo do primórdio seminal nas gimnospérmicas, e pelos tecidos esporofíticos do estilete do indivíduo polinizado nas angiospérmicas.

A fecundação determina a síntese do novo esporófito. Nos espermatófitos, o esporófito recém-diferenciado, i.e., o **embrião**, desenvolve-se encapsulado no primórdio seminal fecundado, sendo alimentado pelo esporófito materno até à maturação da semente. As reservas nutritivas injetadas pelo esporófito materno na semente garantirão a sobrevivência do embrião até que este, depois da germinação e da emergência fotossintética, dê origem a uma plântula autotrófica autónoma. A semente é, assim, um esporófito imaturo num estado quiescente/dormente, provido de tecidos de reserva e envolvido por uma estrutura protetora (o tegumento) com origem nos tegumentos do primórdio seminal materno. Como veremos, as sementes das gimnospérmicas e das angiospérmicas apresentam várias diferenças anatómicas, sendo a mais relevante a origem e a ploidia do tecido nutritivo principal: o próprio gametófito ♀ haploide (frequentemente designado na literatura por **endosperma primário**) nas gimnospérmicas, em oposição ao verdadeiro endosperma secundário triploide nas angiospérmicas.

Os espermatófitos dispersam-se no ambiente em dois momentos muito precisos do seu ciclo de vida: enquanto pólen (mobilidade do gametófito σ) ou enquanto semente (mobilidade do esporófito imaturo). Os grupos mais antigos de plantas terrestres (briófitos e 'pteridófitos') deslocam-se sob a forma de esporos (mobilidade espórica) e, de forma espacialmente muito limitada, sob a forma de gâmetas σ (mobilidade gamética).

As gimnospérmicas são genericamente anemófilas (polinizadas pelo vento) e anemocóricas (sementes dispersas pelo vento). As interações mutualistas com animais são, nestas plantas, secundárias e residuais. Por oposição, a assombrosa diversidade das relações mutualistas com os animais constitui um dos maiores trunfos evolutivos das angiospérmicas.

2. Ciclo de vida das gimnospérmicas

Gimnospérmicas atuais

As gimnospérmicas atuais (acrogimnospérmicas) dividem-se em cinco grandes grupos (subclasses): Cycadidae, Ginkgoidae, Cupressidae, Pinidae e Gnetidae (Figura 322).

Correntemente, são aceites cerca de 1045 espécies de gimnospérmicas, repartidas por 84 géneros e 12 famílias (Christenhusz et al., 2011; Roskov et al., 2019). As 'coníferas' (Pinidae + Cupressidae) incluem a maior parte dos géneros (70) e das espécies (615). Os restantes três grupos de 'não coníferas' compreendem: 317 espécies de cicadófitos (em 10 géneros repartidos por 3 famílias); um único ginkgófito vivo (*Ginkgo biloba*, Ginkgoaceae); e 112 gnetófitos em três famílias monogénicas (Ephedraceae, Welwitschiaceae e Gnetaceae).

Órgãos de suporte, estruturas reprodutivas e estróbilos

Nas gimnospérmicas, os fenómenos anatómicos e fisiológicos relacionados com a reprodução sexuada decorrem em **estruturas reprodutivas** unissexuais. Em contraste, as angiospérmicas possuem um órgão especializado na reprodução sexual que é originalmente hermafrodita: a flor.

Nas gimnospérmicas monoicas, cada indivíduo possui, em diferentes pontos da sua copa, estruturas reprodutivas ♂ e ♀; e.g., os pinheiros (*Pinus*, Pinaceae) e os abetos (*Abies*, Pinaceae). Nas espécies dioicas, numa mesma população coexistem indivíduos exclusivamente ♂ e indivíduos ♀; e.g., o ginkgo e o teixo (*Taxus baccata*, Taxaceae) (Figura IV.C.2.12-A).

Nas gimnospérmicas atuais, os **órgãos de suporte** (de sacos polínicos ou primórdios seminais) surgem, salvo raras exceções, agregados. As estruturas reprodutivas unissexuais resultantes desta agregação arquitetónica designam-se genericamente por **estróbilo** (ou **cone**) (Figuras IV.C.2.1 e IV.C.2.1.2). Existem duas exceções: não são, geralmente, considerados estróbilos as estruturas reprodutivas ♀ das Taxaceae nem as do ginkgo (Figuras IV.C.2.12-A e IV.C.2.5).

O termo latino *strobilus* refere-se originalmente a estruturas reprodutivas em forma de cone, constituídas por um eixo caulinar central, no qual se inserem escamas que, na maturidade, se tornam lenhosas. Com este sentido estrito, o termo é aplicado tanto às gimnospérmicas como a alguns fetos (e.g., *Equisetum*). Contudo, na bibliografia botânica atual, constata-se a tendência de

aplicar o termo **estróbilo** num sentido lato a *todas* as estruturas reprodutivas que aglomeram órgãos de suporte de microsporângios e/ou de primórdios seminais. Sob este prisma conceptual, também a flor das angiospérmicas pode ser definida evolutivamente como um estróbilo altamente modificado e, regra geral, bissexual.

Nas plantas com semente, o pólen forma-se e matura no interior de **sacos polínicos**. Nas gimnospérmicas, estes sacos polínicos dispõem-se em grupos de 2 a 12 na face abaxial (inferior) de microsporofilos foliares muito especializados —as **escamas polínicas** (Figuras IV.C.2.6-A,C e IV.C.2.8-A). Estes órgãos de suporte estão, por sua vez, e em número variável, sempre organizados em **estróbilos** ♂. Os estróbilos ♂ da esmagadora maioria das acrogimnospérmicas são anatomicamente simples (com eixos não ramificados) (Schulz et al., 2014).

Os primórdios seminais das gimnospérmicas atuais contactam diretamente o exterior — não estão encerrados num pistilo, como ocorre nas angiospérmicas. Consoante o grupo taxonómico, os primórdios seminais das gimnospérmicas apresentam-se espacialmente arrumados de quatro formas:

- **Solitários**, envolvidos por uma estrutura carnuda de origem foliar (arilo), como nas Taxaceae (com algumas exceções) (Figura IV.C.2.12-A);
- **Aos pares** (raramente solitários ou em grupos de três), na extremidade de um ramo fértil curto e bifurcado, como no *Ginkgo* (Figura IV.C.2.5);
- **Na margem de megasporofilos** pouco modificados, aglomerados em estróbilos ♀ laxos, como no género *Cycas* (Cycadaceae) (Figuras IV.C.2.4-A,B);
- **Em estróbilos ♀ compactos/congestos**, geralmente lenhosos e de estrutura anatómica muito variável; tipo mais frequente (vd. «Interpretação evolutiva do estróbilo ♀»; Figura IV.C.2.4-C,D, Figura IV.C.2.6-B,D e Figura IV.C.2.8-C,D).

As angiospérmicas têm uma camada externa extra, e exclusiva, de proteção do gametófito e do gâmeta ♀: o carpelo (um ou mais organizados em pistilos). A solução encontrada na linhagem das gimnospérmicas foi distinta, uma vez que o seu primórdio seminal (mais concretamente, o micrópilo) tem de estar fisicamente exposto ao exterior durante a polinização para captar o pólen. Assim, em grupos avançados como as araucariáceas, as 'coníferas' e as zamiáceas, o primórdio seminal está inserido (e parcialmente fundido) numa escama protetora, no âmbito de um estróbilo lenhoso. Esse mesmo estróbilo, logo após a polinização é aproveitado para encerrar ao exterior e proteger os primórdios fecundados e, mais tarde, já maduro, eventualmente auxilia a dispersão da semente.

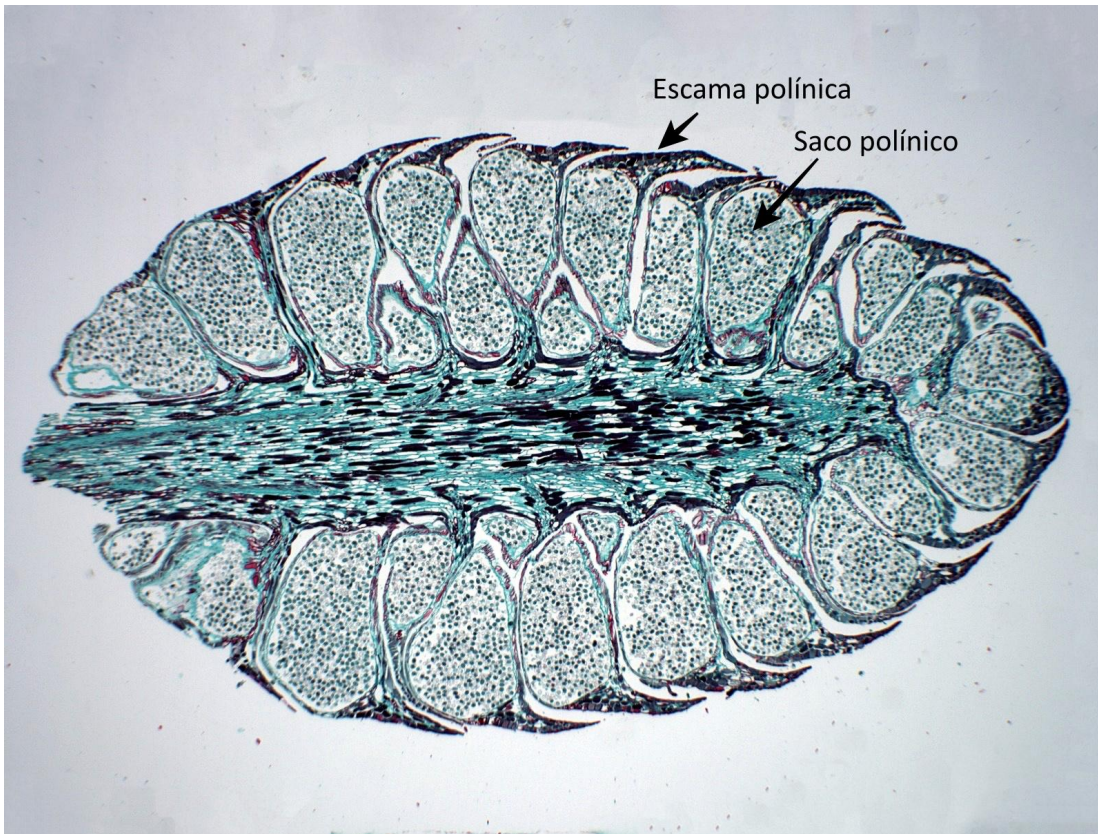


Figura IV.C.2.1. Estrutura do estróbilo ♂ das Pinaceae. Cone ♂ de *Pinus* sp. (Pinaceae). N.b.: sacos polínicos preenchidos com grãos de pólen inseridos na face abaxial de escamas polínicas. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection].



Figura IV.C.2.2. Estrutura do estróbilo ♀ das Pinaceae. Cone de *Pinus wallichiana* (Pinaceae). N.b.: no canto inferior esquerdo, escamas ovulíferas com um primórdio seminal apenso na base,

axiladas por uma escama tetriz. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection].

Interpretação evolutiva do estróbilo feminino

A interpretação evolutiva do estróbilo ♀ nos cinco grandes grupos de acrogimnospermas é complexa e controversa. Embora não se tenha ainda atingido uma interpretação de absoluto consenso, é hoje claro que os estróbilos, e as suas respectivas componentes anatómicas, nem sempre são estruturas homólogas entre os diferentes grupos.

Nas Cycadaceae (Cycadidae), a família de acrogimnospermas que retém mais características ancestrais (plesiomorfias), os primórdios seminiais estão localizados na margem de megasporofilos que mantêm ainda uma nítida morfologia foliar. Estes megasporofilos, por sua vez, agrupam-se no topo dos caules, diferenciando um estróbilo ♀ laxo (Figura IV.C.2.4-A,B). Os primórdios seminiais estão totalmente a descoberto antes da polinização, uma exposição que, nas plantas atuais, só tem equivalente no ginkgo. Nas Zamiaceae, a família mais avançada da subclasse Cycadidae, os megasporofilos estão metamorfoseados em escamas lenhosas organizadas em estróbilos muito semelhantes aos cones de algumas pináceas, com os primórdios seminiais bem resguardados no seu interior (Figura IV.C.2.4-D). Os estróbilos ♀ dos cicadófitos dizem-se **simples** porque se circunscrevem a um único eixo com folhas modificadas (megasporofilos) apenas — não são caules ramificados.

O ginkgo segue um modelo arquitetónico completamente diferente: as estruturas reprodutivas ♀ resumem-se a um ramo fértil bifurcado (ou trifurcado), que ostenta apenas 2 ou 3 primórdios seminiais na extremidade distal (número maior em algumas espécies fósseis de ginkgófitos). Supõe-se que este ramo fértil seja o resultado evolutivo da hiper-simplificação de um estróbilo ♀ ancestral.

No eixo central do estróbilo ♀ das pináceas (a única família do clado dos pinófitos) inserem-se dois tipos de componentes: a **escama (ou bráctea) tetriz** e a **escama ovulífera** (Figuras IV.C.2.2 e IV.C.2.12-B,C). Cada escama tetriz axila uma escama ovulífera; por sua vez, na face adaxial (superior) de cada escama ovulífera repousam 2 primórdios seminiais (Figura IV.C.2.12-B). O botânico sueco C. R. Florin (1894-1965) propôs que a escama tetriz tem origem foliar — é uma verdadeira bráctea —, sendo a escama ovulífera um sistema caulinar modificado (não é uma bráctea) (Florin, 1951). O desenho e a dimensão relativa das escamas tetriz e ovulífera são atributos morfológicos muito valorizados na taxonomia e segregação dos géneros de pináceas (Figura IV.C.2.12-C). Portanto, o estróbilo ♀ das pináceas é, na realidade, um sistema de caules, i.e., um **estróbilo composto** muito simplificado, desprovido de megasporofilos (Figura IV.C.2.7-A).

Os cupressófitos são morfologicamente muito mais diversos do que os pinófitos. Comportam cinco famílias atuais: Araucariaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae, Cupressaceae (que agora inclui as antigas Taxodiaceae) e Taxaceae. Na família das cupressáceas (a mais diversa do grupo), as escamas ovulíferas estão reduzidas a uma mera protuberância (invisível nas frutificações maduras)

nos géneros mais basais da família (em parte das antigas taxodiáceas, e.g., *Sequoia* e *Cryptomeria*). Este resquíio evolutivo caulinar desaparece por completo nos grupos mais avançados da família (as Cupressaceae *s.str.*). Em ambos os casos, os estróbilos ♀ das cupressáceas são constituídos por um eixo principal (por vezes muito curto) revestido por brácteas, homólogas das brácteas tetrizes dos pinófitos — natureza foliar, portanto (Figura IV.C.2.3, Figura IV.C.2.7-A). Estas brácteas (ou escamas) classificam-se como **férteis** ou **estéreis** consoante suportem, ou não, primórdios seminiais. Por sua vez, as brácteas podem tornar-se lenhosas (e.g., *Cupressus* e *Chamaecyparis*) ou carnudas (e.g., *Juniperus*), sendo esta última modificação uma clara adaptação à dispersão das sementes por animais (zoocoria).

Nas Araucariaceae, uma família basal de cupressófitos com grande importância florestal no hemisfério Sul, os estróbilos ♀ exibem apenas brácteas férteis, na superfície das quais se inserem os primórdios seminiais (Conway, 2013). Nas antigas taxodiáceas, os primórdios estão localizados na axila ou na base das brácteas: as brácteas são também férteis (Tomlinson & Takaso, 2002). Nas cupressáceas mais evoluídas (e.g., *Cupressus*), os primórdios seminiais inserem-se em várias camadas diretamente no eixo central dos estróbilos: as brácteas são meramente estéreis e protetoras (IV.C.2.7-B). Conclui-se, então, que os estróbilos ♀ são morfologicamente compostos (ramificados) nas antigas taxodiáceas, e secundariamente simples nas Cupressaceae *s.str.*

Os estróbilos ♀ das pináceas e das cupressáceas evidenciam, portanto, uma ontogenia e uma morfologia de todo distintas (Figura IV.C.2.7) e, muito provavelmente, nem sequer partilham uma ancestralidade comum direta. Alguns autores estendem abusivamente o conceito de megasporófilo às brácteas férteis das cupressáceas e de outras famílias de cupressófitos, enquanto outros consideram que não há quaisquer evidências destas estruturas foliares nos estróbilos das gimnospérmicas atuais. O debate evolutivo continua em aberto. Para evitar inconsistências, neste manual e no âmbito das gimnospérmicas, apenas se aplica o termo megasporófilo aos cicadófitos.

A tendência evolutiva para a simplificação do estróbilo ♀ ocorreu de forma convergente e independente em várias linhagens de 'coníferas'. O estróbilo dos zimbros (*Juniperus*) possui apenas de 1 a poucos primórdios. As Podocarpaceae, uma família com alguma expressão na África tropical e Australásia, retêm apenas um órgão de suporte de primórdios seminiais (homólogo da escama ovulífera das pináceas) denominado **epimácio**, por baixo do qual se insere um número variável de brácteas estéreis, algumas das quais se tornam carnudas e coloridas na maturação (Conway, 2013; Figura IV.C.2.11). As Taxaceae, uma família muito avançada de cupressófitos, representam o caso mais extremo de simplificação do estróbilo ♀: nos teixos (*Taxus*), diferenciam-se apenas primórdios seminiais solitários, encapsulados basalmente por um arilo carnudo na extremidade de ramos curtos. Embora morfologicamente estas estruturas de *Ginkgo* e *Taxus* não se assemelhem a estróbilos, os estudos filogenéticos mostram que os ancestrais de ambas as famílias possuíam estróbilos complexos. Por essa razão, a taxonomia moderna considera que *todas* as estruturas reprodutivas das gimnospérmicas, quer ♀ quer ♂, são, na sua essência evolutiva, estróbilos.

O grupo mais derivado das acrogimnospérmicas, os gnetófitos, reparte-se por três famílias de plantas dioicas (com raras exceções) de morfologia extremamente díspar. Os gnetófitos possuem estróbilos compostos unissexuais, cuja complexidade morfológica não será aqui discutida ao pormenor (Figura IV.C.2.9). Pontualmente, algumas espécies do género *Gnetum* (Gnetaceae) produzem estróbilos bissexuais (embora funcionalmente ♂) constituídos por anéis com vários

verticilos de microsporofilos, distalmente rematados por verticilos de primórdios seminiais estéreis. Nestes casos, a gota de polinização segregada pelos primórdios estéreis evoluiu para uma recompensa açucarada destinada a atrair insetos polinizadores (Endress, 1996). A tendência para aproximar fisicamente os esporângios ♀ e ♂, embora sem a criação de verdadeiros estróbilos bissexuais funcionais, repete-se na *Welwitschia* (Endress, 1996). Os estróbilos ♀ destas plantas, porém, têm sempre e apenas verticilos de primórdios seminiais. Nos gnetófitos, tanto as estruturas de suporte dos sacos polínicos como os próprios primórdios seminiais têm na sua base brácteas fundidas que formam uma estrutura análoga a um perianto floral (Kubitzki, 1990).

As múltiplas convergências evolutivas morfológicas e ecológicas dos gnetófitos com as angiospérmicas (recorde-se que as flores são um estróbilo bissexual) foram, durante quase um século, uma fonte inesgotável de equívocos evolutivos. Entretanto, a filogenómica moderna veio demonstrar cabalmente que os gnetófitos, ao contrário do que se supunha, não são os parentes evolutivos mais próximos das angiospérmicas (Ran et al., 2018).



Figura IV.C.2.3. Natureza foliar das brácteas do estróbilo ♀ das Cupressaceae: gábulos teratogénicos de *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae, Cupressidae). Os meristemas que deram origem a estes gábulos reverteram para uma condição vegetativa após diferenciar as brácteas do estróbilo ♀. Provavelmente, mantiveram-se funcionais até que a morte programada das células dos estróbilos maduros interrompeu as suas conexões vasculares com o ramo onde se inserem. [Ilha de S. Miguel, Açores; fotografia do autor].

A)



B)



C)

D)



Figura IV.C.2.4. Estruturas reprodutivas de Cycadidae. **A)** *Cycas revoluta* (Cycadaceae), estróbilo ♀ imaturo. **B)** Mesma espécie, megasporofilo com primórdios seminais na base. **C e D)** *Encephalartos munchii* (Zamiaceae), estróbilos ♂ e ♀, respectivamente; espécie endêmica de

Moçambique polinizada por coleópteros curculionídeos. [**A e B**) fotografias do autor; **C e D**) cortesia de Pedro Capela].

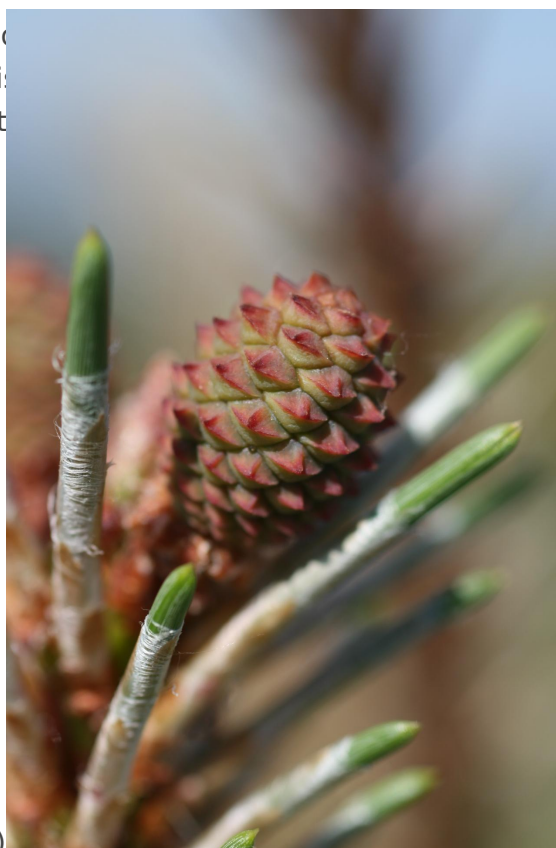


Fi
ór
fo



A)

♀ c
teis
aut



B)

dae). *N.b.:*
os na base de



Figura IV.C.2.6. Estruturas reprodutivas de Pinaceae (Pinidae). **A)** Estróbilos ♂ de *Pinus pinaster* aglomerados em grande número ao longo de um ramo do ano. **B)** Estróbilo ♀ da mesma espécie pouco depois da polinização, com os primórdios seminiais isolados do exterior em consequência do crescimento intercalar das escamas ovulíferas. **C)** Estróbilos ♂ de *Cedrus atlantica*; *n.b.*: separação das escamas polínicas e deiscência do pólen de cima para baixo. **D)** Na mesma espécie, estróbilos ♀; *n.b.*: grãos de pólen aderidos às escamas ovulíferas. [Fotografias do autor].

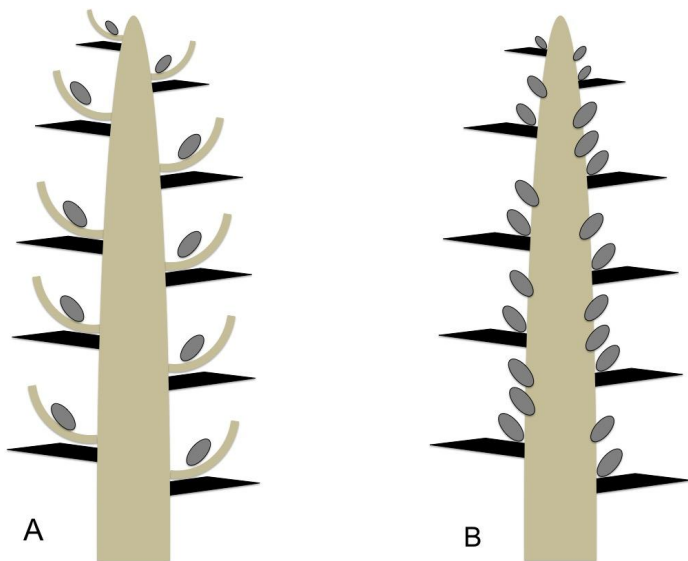


Figura IV.C.2.7. Representação diagramática do estróbilo ♀ composto e secundariamente simples nas coníferas (em corte longitudinal). **A)** Estróbilo ♀ composto de Pinaceae. **B)** Estróbilo ♀ secundariamente simples de Cupressaceae *s. str.*. Estruturas caulinares a castanho; estruturas foliares (brácteas) a negro; primórdios seminiais a cinzento. [Original].



Figura IV.C.2.8. Estruturas reprodutivas de Cupressaceae (Cupressidae). **A)** Estróbilos ♂ de *Chamaecyparis lawsoniana* com sacos polínicos por abrir inseridos na face dorsal de microsporofilos. **B)** Estróbilo ♀ da mesma espécie; *n.b.*: primórdios seminais livres em várias camadas na axila das brácteas, com uma gota de polinização exsudada pelo micrópilo; as brácteas depois de maduras dão origem às escamas dos gálbulos (Figura IV.C.2.12-D). **C)** Estróbilos ♂ de *Juniperus oxycedrus*; *n.b.*: posição axilar dos estróbilos, enquanto em *Chamaecyparis* são terminais. **D)** Estróbilos ♀ da mesma espécie; *n.b.*: bractéolas a revestir o caule que suporta o estróbilo; as brácteas são carnudas na maturação (Figura IV.C.2.12-E). [Fotografias do autor].

Figura IV.C.2.9. Estruturas reprodutivas dos gnetófitos. **A)** *Gnetum africanum* (Gnetaceae): 1 e 4 - hábito; 2 - pormenor do estróbilo ♂; 3 - microsporofilo com várias brácteas na base; 5 - estróbilo ♀; 6 - semente. **B)** *Gnetum gnemon*: estróbilo ♂ com verticilos de microsporofilos encimados por verticilos de primórdios seminais estéreis que, apesar de tudo, produzem uma gota de polinização (visível na figura). **C)** *Ephedra fragilis* subsp. *fragilis* (Ephedraceae): pormenor de estróbilo ♀ com

primórdios seminiais revestidos com brácteas; a hipótese de que as peças bracteolares de uma gnetácea estão na origem do perianto floral é tentadora, mas falsa (volume II). **D)** Na mesma espécie, estróbilos maduros constituídos, neste caso, por uma semente madura rodeada por brácteas carnudas e vermelhas; *n.b.*: caules articulados. [**A)**<http://www.prota.org>; **B)** cortesia de Kevin C. Nixon e <http://www.plantsystematics.org>; **C** e **D)** cortesia de Miguel Porto e de Flora-on].

Biologia da reprodução

O ciclo de vida das plantas do género *Pinus* é, muitas vezes e de forma muito redutora, assumido como a referência estrutural e evolutiva para todas as gimnospérmicas (Figura IV.C.2.13). É importante ter presente que, embora formem um grupo monofilético, as gimnospérmicas atuais constituem um conjunto de plantas com semente extremamente heterogéneo e antigo (muito anterior à emergência das plantas com flor), com clados que divergiram entre si há centenas de milhões de anos. Nos parágrafos que se seguem, resumem-se algumas das diferenças da biologia da reprodução, e implicitamente, do ciclo de vida, que separam os cinco grandes grupos de gimnospérmicas atuais: Cycadidae, Ginkgoidae, Cupressidae, Pinidae e Gnetidae. Mas antes de prosseguir, recomenda-se uma leitura atenta do ciclo genérico da Figura IV.C.2.13.

Micro e megasporogénese. Primórdio seminal

Os grãos de pólen (n) diferenciam-se por meiose, e em enorme número, a partir de microsporócitos ($2n$) no interior de sacos polínicos. Nas angiospérmicas, o micrósporo sofre uma primeira mitose (seguida frequentemente de uma segunda mitose restrita à célula generativa), pelo que o pólen é libertado com 2 ou 3 células e, no momento da fecundação, o gametófito ♂ tem invariavelmente 3 células. As contas são mais complexas nas gimnospérmicas, porque o seu gametófito ♂ (pelo menos no momento da fecundação) é bastante menos reduzido do que o das angiospérmicas. O pólen é libertado com 1 a 5 células, com a notável exceção das podocarpáceas, cujo pólen pode ultrapassar as 40 células no momento da dispersão. O grão de pólen das Taxaceae, por outro lado, é libertado contendo apenas uma célula; para todos os efeitos, é um micrósporo puro, um caso único entre as plantas com semente (Anderson & Owens, 2000).

No momento da libertação dos gâmetas (i.e., já às portas dos arquegónios), o microgametófito maduro tem, por exemplo, 3 células nas Cupressaceae, 4 nas Taxaceae, 5 nas Cycadidae, 6 na *Ginkgo* e nas Pinaceae, e dezenas nas Podocarpaceae (Fernando et al., 2009). Ao invés do que sucede nas angiospérmicas, os especialistas conseguem ainda reconhecer no microgametófito das gimnospérmicas (exceto nas cupressáceas) resíduos evolutivos do protalo (1 ou 2 células protaliais estéreis) e do anterídio (1 célula anteridial). Contudo, à semelhança das angiospérmicas, ocorre sempre a diferenciação de uma célula do tubo e de uma célula generativa (que dará origem, após a polinização, a 2 gâmetas ♂, com raras exceções) (Fernando et al., 2009).

Como será detalhado no volume II, nas plantas com semente o saco embrionário (megagametófito ou gametófito ♀) resulta da germinação de um megásporo confinado pelas próprias paredes do esporo (endomegasporia). Por seu turno, o gametófito ♀ germinado fica retido de forma

permanente (endoprotaia) no interior do megasporângio (nucelo). Adicionalmente, megasporângio é externamente envolvido por um ou dois tegumentos de origem caulinar (um nas gimnospérmicas, um ou dois nas angiospérmicas), constituindo um primórdio seminal. Esta acumulação de camadas de proteção sobre os primórdios seminais é uma forte tendência evolutiva partilhada pelas plantas e pelos animais (Grant, 1950).

Ao contrário do que se verifica nas angiospérmicas, na esmagadora maioria das gimnospérmicas a diferenciação funcional dos megasporócitos ($2n$) depende do estímulo químico da polinização: é, portanto, posterior a esta. O megasporócito gera, por meiose, 4 megásporos (n), um dos quais (geralmente, o calazal, i.e., o mais afastado do micrópilo) sobrevive, germina e dá origem ao gametófito ♀. O gametófito ♀ maduro das gimnospérmicas contém milhares de células e diferencia múltiplos arquegónios: 2 a 5 nas 'coníferas', geralmente em muito maior número nas Ginkgoideae e Cycadidae, e 1 a 3 em *Ephedra* (o mais basal dos três géneros de Gnetidae) (Fernando et al., 2009). Curiosamente, as células do gametófito ♀ das Ginkgoideae são clorofiladas (verdes). Cada arquegónio tem à sua custódia uma única oosfera. O desenvolvimento de arquegónios típicos, contudo, não é claro em dois géneros muito derivados de Gnetidae — *Welwitschia* (Figura 7) e *Gnetum* —, tal como, aliás, acontece nas angiospérmicas (Carmichael & Friedman, 1995).

Nas Ginkgoideae e nas Cycadidae, o primórdio seminal tem a mesma dimensão da semente madura, que é atingida logo depois da polinização, mas antes da fecundação ocorrer. Este padrão de crescimento constitui um investimento reprodutivo de elevadíssimo risco energético, pois, se o primórdio não for fecundado e abortar, a planta deita a perder um imenso investimento em biomassa e reservas. As 'coníferas' (Cupressidae + Pinidae) são mais eficientes porque, embora também acumulem reservas no gametófito ♀ antes da fecundação, a maior parte desta acumulação é, geralmente, desencadeada pela polinização. As 'coníferas' conseguem ainda abortar precocemente primórdios não polinizados, realocando atempadamente parte da sua energia. As angiospérmicas, contudo, otimizaram este processo ao extremo da eficiência, uma vez que só começam a acumular reservas no endosperma (através da dupla fecundação) se a singamia for bem-sucedida (Baroux et al., 2002).

Polinização

Embora, por causa dos *Pinus*, a monoiccia seja a condição mais comum na natureza em termos de biomassa, a maioria das espécies de gimnospérmicas é, na verdade, dioica. A dioiccia é um mecanismo radical para forçar a polinização cruzada. Como não possuem os sistemas genéticos de autoincompatibilidade pré-zigótica das angiospérmicas, as gimnospérmicas monoicas reduzem o risco de autopolinização posicionando as estruturas reprodutivas ♀ nos ramos mais altos da canópia, por cima das estruturas ♂ (Niu et al., 2016).

Os grãos de pólen são transportados massivamente pelo vento (polinização anemófila), sendo diretamente capturados pelos primórdios seminais, os quais, para o efeito, secretam para o exterior do micrópilo uma **gota de polinização**, frequentemente visível a olho nu (Figura IV.C.2.8-B). Nas 'coníferas', a conjugação aerodinâmica da forma dos ramos, folhas e estróbilos gera pequenos vórtices de ar que conduzem os grãos de pólen diretamente em direção ao micrópilo dos primórdios seminais (Niklas, 1984). As Cycadidae e as Gnetidae são, contudo, secundariamente

polinizadas por insetos (e.g., coleópteros nas cicas). Em algumas espécies destes dois grupos, a própria gota de polinização funciona como recompensa alimentar açucarada.

Os açúcares dissolvidos na gota de polinização reduzem as perdas de água por evaporação e, ao aumentarem drasticamente a viscosidade do líquido, diminuem a probabilidade da gota se soltar do micrópilo pela ação direta do vento e da agitação mecânica dos ramos (Lunau, 2002). Ainda assim, a folhagem de géneros como *Chamaecyparis* e *Cupressus* fica frequentemente pegajosa devido à acumulação de gotas que se destacam dos primórdios seminiais no pico do período de polinização. Os grãos de pólen afundam-se na gota de polinização (ou são arrastados ativamente quando esta é fisiologicamente reabsorvida pela planta) e entram no primórdio. Em seguida, a porção da gota que fica exposta ao exterior seca e sela hermeticamente o micrópilo. O microgametófito fica assim protegido no interior da câmara polínica (Chamberlain, 1935), num ambiente mantido mais ou menos assético pela ação de proteínas antimicrobianas previamente dissolvidas na gota de polinização (Poulis et al., 2005).

Fase progâmica e fecundação

No interior da câmara polínica, o pólen germina na superfície do nucelo, rompe a esporoderme (exina) e diferencia um tubo polínico. O tubo penetra o nucelo de forma intercelular (digerindo a lamela média), ao mesmo tempo que o microgametófito vive uma sequência final de mitoses que desemboca na formação dos gametas ♂. O tubo polínico tem de vencer uma barreira mecânica de 0,1 a 3 mm de espessura de nucelo, um tecido que já não diferencia uma barreira nas angiospérmicas (Williams, 2008). O tubo polínico das gimnospérmicas mantém uma continuidade citoplásmica total entre a sua extremidade de crescimento e o grão de pólen original; por essa razão, é muito mais curto do que o tubo das angiospérmicas (Fernando et al., 2009). Em contraste, no tubo polínico das angiospérmicas diferenciam-se, a cada passo do seu avanço, tampões isolantes de calose que mantêm as células espermáticas e o citoplasma ativo sequestrados apenas na extremidade distal do tubo, permitindo que este atinja comprimentos assinaláveis (e.g., descendo ao longo de todo o estilete do milho) (Lord, 2000).

Nas Ginkgoidae e nas Cycadidae, o tubo polínico (que tem uma função meramente haustorial/alimentar) rompe-se na proximidade da câmara arquegonial: cada tubo liberta dois gametas flagelados (anterozoides) que nadam ativamente no fluido rumo às oosferas (zooidogamia ou sifonogamia imperfeita). A observação de gametas ♂ flagelados nestas plantas de semente estabeleceu uma conexão evolutiva entre os 'pteridófitos' e as gimnospérmicas, sendo considerada uma das mais importantes descobertas científicas botânicas do século XIX. Nas Cupressidae, Pinidae e Gnetidae — i.e., no grosso das gimnospérmicas atuais —, o tubo polínico conduz e coloca as células espermáticas imóveis em contacto direto com as oosferas (sifonogamia verdadeira).

No *Ginkgo biloba*, o intervalo que medeia entre a polinização e a fecundação é de 4 a 5 meses, caindo em seguida os primórdios recém-fecundados ao solo (Del Tredici, 2007). Este intervalo ronda os 6 a 12 meses nas Cycadidae, e pode estender-se de 3 meses a uns impressionantes 24 meses nalgumas 'coníferas' (Singh, 1978 cit. em Williams, 2009). Nas Gnetidae, a dinâmica é muito mais rápida: decorre apenas 1 semana em *Gnetum* e 10 a 36 horas em *Ephedra* (Fernando et al., 2009). Cada oosfera é fecundada por um único núcleo espermático. Em dois géneros de Gnetidae (

Gnetum e *Ephedra*) foi descoberto um esboço evolutivo de dupla fecundação; contudo, o tecido nutritivo de reserva permanece invariavelmente haploide, tal como nos restantes grupos de gimnospérmicas, não se formando um endosperma verdadeiro (Carmichael & Friedman, 1995; Friedman, 2014).

Na maior parte das espécies atuais — excetuando o género *Cycas*, o *Ginkgo* e a maioria das Taxaceae —, logo após a polinização, os primórdios fecundados, como se referiu, são rapidamente envolvidos pelo crescimento de estruturas adjacentes provenientes do estróbilo ♀ (escamas), as quais os isolam do exterior e os protegem de agentes bióticos e abióticos durante o longo desenvolvimento do embrião (Figura IV.C.2.6-B).

Poliembrionia

A existência comum de múltiplos arquegónios num único megagametófito gera frequentemente mais do que um embrião viável (poliembrionia simples; *simple polyembryony*) e, implicitamente, vários embriões em cada primórdio seminal. Este fenómeno é quase universal nas gimnospérmicas. Sobretudo em alguns géneros de Pinaceae, ocorre também, e com grande frequência, um outro tipo de embrionia, a **poliembrionia por clivagem** (*cleavage polyembryony*), que se verifica quando um único embrião jovem se cinde vegetativamente em vários outros embriões idênticos. Em *Pinus*, é comum o início da formação de até 8 embriões. Em ambos os sistemas, porém, a competição interna dita que geralmente apenas um embrião sobrevive até à fase final — as sementes maduras de gimnospérmicas raramente contêm mais do que um embrião viável.

Não se conhecem nas gimnospérmicas sistemas genéticos de autoincompatibilidade pré-zigótica (antes da fecundação) nem mecanismos de seleção de gâmetas (competição de tubos polínicos) similares aos que ocorrem no estilete das angiospérmicas (vd. «Sistemas de autoincompatibilidade» e «Competição do pólen. Seleção de gâmetas»). Foi proposto que a poliembrionia simples e por clivagem funciona, nestas plantas, como um mecanismo alternativo de seleção (pós-zigótico) da melhor descendência (Zavada & Taylor, 1986). Este sistema de triagem competitiva atua internamente enquanto os embriões são ainda muito pequenos, mas, ainda assim, é substancialmente menos eficiente do que os sistemas pré-zigóticos das angiospérmicas e acarreta custos energéticos incomparavelmente superiores para a planta materna.

Semente

As gimnospérmicas não têm cotilédones com função de reserva, não produzem endosperma e o nucelo (*i.e.*, o megasporângio diploide materno, $2n$) tem um papel transitório na nutrição dos tubos polínicos e na diferenciação do gametófito ♀ (na semente madura da esmagadora maioria das gimnospérmicas, o nucelo resume-se a um vestígio ensanduichado entre o tegumento e o corpo do gametófito ♀). As reservas nutritivas da semente são exclusivamente constituídas por tecido gametofítico (haploide) de origem materna, *i.e.*, pelo próprio saco embrionário (gametófito ♀ ou megagametófito). Portanto, durante a germinação, o embrião das gimnospérmicas consome o gametófito ♀. Estão em causa um tecido de reserva e um processo evolutivo sem paralelo nas

angiospérmicas. Os modernos manuais de botânica evitam a designação obsoleta de **endosperma primário** para o gametófito ♀, porque esta cria uma falsa ideia de homologia morfológica e evolutiva (v. Raven *et al.*, 2014; Simpson, 2019).

O intervalo total entre a polinização e a maturação final das sementes ronda 1 ano na grande maioria das gimnospérmicas. É um pouco mais curto no *Ginkgo biloba* (Del Tredici, 2007). Em algumas espécies de *Cycas* (Cycadidae), o processo estende-se por impressionantes 2,5 anos (Pant, 2002). As sementes dos pinheiros (*Pinus*) amadurecem tipicamente em 2 anos (e.g., pinheiro-bravo, *Pinus pinaster*) ou até 3 anos (e.g., pinheiro-manso, *Pinus pinea*). É igualmente frequente as sementes caírem ao solo de forma ainda imatura (e.g., *Ginkgo*, cicas e *Gnetum*), terminando o desenvolvimento embrionário já na folhada. Como se referiu, as angiospérmicas reproduzem-se, por oposição, com uma enorme rapidez. No *Ginkgo* e nas Cycadidae, ao contrário das 'coníferas', as sementes maduras não suportam a desidratação — são sementes recalcitrantes. As sementes das gimnospérmicas apresentam geralmente dois cotilédones embrionários (embora sejam numerosos verticilados no género *Pinus*; Figura IV.C.2.10) e são extremamente ricas em lípidos e proteínas.

As sementes do ginkgo e dos teixos diferenciam-se e amadurecem sem qualquer proteção estrobilar lenhosa. As sementes de ginkgo desenvolvem uma sarcotesta carnuda e espessa, com um odor desagradável a ácido butírico na maturação (assemelhando-se a manteiga rançosa) — razão pela qual o planeamento urbano evita a plantação de árvores ♀ em passeios e jardins. Os ancestrais dos ginkgos foram certamente dispersos endozoocoricamente por dinossauros herbívoros no Mesozoico e pela megafauna mamífera no Plistocénico (Del Tredici, 1989). Hoje em dia, o *Ginkgo biloba* (a única espécie atual sobrevivente de toda a sua subclasse) é um fóssil vivo que depende do Homem para se propagar e dispersar (antropocoria). Nos teixos, as sementes nuas surgem basalmente envolvidas por uma estrutura carnuda e vermelha (arilo), muito doce e comestível para as aves (embora a semente em si, e toda a folhagem da árvore, sejam mortalmente tóxicas para a maioria dos mamíferos). O arilo atua assim como a recompensa perfeita para a dispersão endozoocórica (Figura IV.C.2.12-A). Anatomicamente, esta estrutura tem origem foliar (resulta da fusão de duas folhas modificadas), não cabendo, num sentido botânico estrito, no conceito clássico de arilo (Dörken *et al.*, 2019).



Figura IV.C.2.10. Cotilédones nas gimnospérmicas. Plântula de pinheiro-bravo com 11 cotilédones. [Cortesia de Nuno Gomes].

Frutificações

Designa-se por **frutificação** (Figura IV.C.2.12) o estróbilo ♀ maduro, mono ou plurispérmico, das gimnospérmicas. O fruto, num sentido botânico estrito, resulta exclusivamente do desenvolvimento das paredes de um ovário após a fecundação (tem origem carpelar): o fruto é, portanto, uma sinapomorfia (característica exclusiva) das angiospérmicas. As frutificações lenhosas das gimnospérmicas são, assim, estruturas análogas (e não homólogas) aos frutos secos das plantas com flor.

Nas 'coníferas' reconhecem-se dois tipos fundamentais de frutificações:

- **Gálbulos** (ougábulas): estróbilos de forma tendencialmente globosa, compostos por brácteas normalmente peltadas (em forma de guarda-chuva ou escudo) que se inserem mais ou menos no mesmo ponto do eixo central; e.g., frutificações lenhosas dos ciprestes (*Cupressus*, Cupressaceae). Apresentam um subtipo ecológico particular: os **gálbulos baciformes** — gálbulos de brácteas intimamente fundidas e carnudas, morfologicamente muito semelhantes a uma baga ou drupa (funcionando como tal para atrair aves), característicos dos zimbros (*Juniperus*, Cupressaceae) e de membros das Podocarpaceae;
- **Pinhas**: estróbilos alongados ou cónicos, compostos por escamas ovulíferas lenhosas imbricadas (e.g., pinhas de pinheiro [*Pinus*, Pinaceae]) ou brácteas espessas (e.g., cones das araucárias [*Araucaria*, Araucariaceae]) que se inserem ao longo de um eixo central desenvolvido.



Figura IV.C.2.11. Cone ♀ de Podocarpaceae (Pinidae). Cone maduro de *Podocarpus angustifolius*, uma árvore endêmica de Cuba. O cone das podocarpáceas tem geralmente apenas um primórdio; cada primórdio está envolvido por uma escama ovulífera carnuda, o epimácio. Algumas brácteas situadas na base do cone são carnudas na maturação, muitas vezes vermelhas, para atraírem dispersores. [Fotografia do autor].

Figura IV.C.2.12. Frutificações das 'coníferas'. **A)** Semente solitária de teixo (*Taxus baccata*, Taxaceae) envolvida por um arilo vermelho; *n.b.*: bractéolas a revestir o caule que suporta a semente. **B)** Estrutura de uma pinha de pinheiro-manso (*Pinus pinea*, Pinaceae). **C)** Pinha de pseudotsuga (*Pseudotsuga menziesii*, Pinaceae); *n.b.*: brácteas tetrizes exsertas na axila das quais se inserem escamas ovulíferas arredondadas, cada uma com duas sementes apenas (não visíveis na fotografia). **D)** Gálbulos de cipreste-do-óregon (*Chamaecyparis lawsoniana*, Cupressaceae); *n.b.*: sementes aladas na axila de brácteas peltadas (em forma de guarda-chuva). **E)** Gálbulos baciformes de sabina-das-praias (*Juniperus turbinata*, Cupressaceae). [Fotografias do autor].

Dispersão e dormência

A dispersão das 'coníferas' faz-se, sobretudo, sob a forma de semente libertada a partir de estróbilos deiscentes. Nos abetos (*Abies*) e nos cedros (*Cedrus*), os estróbilos lenhosos maduros desintegram-se completamente na própria árvore, libertando-se em simultâneo do eixo central (e caindo ao solo) as escamas ovulíferas e as sementes. Nas restantes espécies de pináceas, as escamas ou brácteas do estróbilo abrem higroscopicamente na maturação (afastando-se do eixo) para que a semente possa ser arrastada e dispersa pela força do vento (anemocoria). Algumas frutificações de gimnospérmicas (particularmente no género *Pinus*) são marcadamente **serotinas**, i.e., mantêm-se seladas com resina durante anos e apenas abrem as escamas para dispersar as sementes em resposta a um estímulo térmico extremo, concretamente pela ação da passagem do fogo de um incêndio florestal (como acontece com os cones fechados do pinheiro-bravo) (Tapias et al., 2001).

Para auxiliar a sua aerodinâmica, géneros como *Araucaria*, *Agathis*, *Pinus*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Abies*, *Picea* e tantos outros clados de coníferas, desenvolvem **sementes aladas**, cuja asa membranosa não é mais do que o resultado da expansão lateral das camadas superficiais do tegumento durante a maturação. Uma notável adaptação à anemocoria por semente alada ocorre também na *Welwitschia mirabilis* [Gnetidae], que usa o vento do deserto da Namíbia para dispersar as suas sementes.

Por outro lado, nas 'coníferas' que desenvolveram frutificações de textura carnuda, não se dispersa a semente nua; dispersa-se a frutificação inteira através da ingestão e transporte por animais frugívoros (zooecoria). Exemplos clássicos são os já referidos zimbros (*Juniperus*, Cupressaceae), os *Cephalotaxus* (Taxaceae) e as espécies de Podocarpaceae. Estruturas carnudas de origem foliar (brácteas modificadas) de ajuda à dispersão zoocórica ocorrem também nos gnetófitos dos géneros *Ephedra* e *Gnetum*. Da mesma forma ecológica, as sementes primitivas dos cicadófitos, por estarem providas de uma espessa e nutritiva sarcotesta, são ativamente procuradas e dispersas por mamíferos terrestres ou morcegos frugívoros, havendo também espécies insulares cujas sementes esponjosas flutuam eficazmente na água do mar (hidroecoria) (Dehgan & Yuen, 1983).

À semelhança das angiospérmicas, as sementes de muitas gimnospérmicas não germinam imediatamente após a dispersão, recorrendo a diversos mecanismos de dormência para sincronizar a germinação e a emergência com condições ambientais propícias (a maior parte das espécies temperadas e mediterrânicas exibe uma dormência fisiológica quebrada pelo frio).

Ciclo de vida das gimnospérmicas

A Figura IV.C.2.13 resume o ciclo de vida dos briófitos, tomando como modelo o pinheiro-bravo (*Pinus pinaster*, Pinaceae).

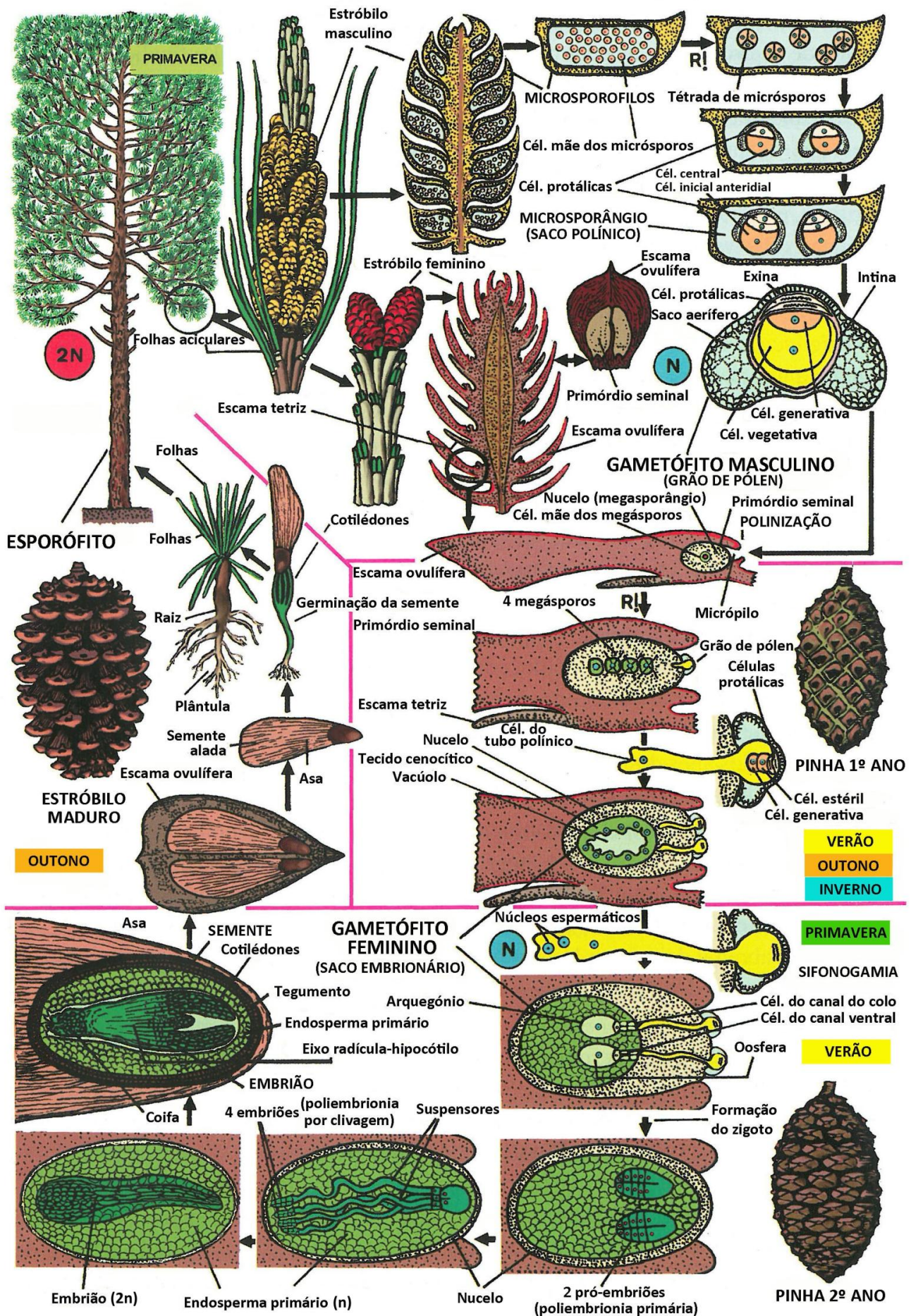


Figura IV.C.2.13. Ciclo de vida das Gimnospérmicas (*Pinus pinaster*, Pinaceae, Pinidae).

Nomenclatura das células do gametófito ♂ de acordo com Fernando et al. (2009). Consoante se refere no texto, endosperma primário é uma designação obsoleta do megametófito. Legenda: R! - meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Díaz González, Univ. Oviedo, Espanha].

3. Ciclo de vida das angiospérmicas

O ciclo de vida das angiospérmicas encontra-se devidamente esquematizado e explicitado na Figura 336 e na Figura 337. O detalhe morfológico das suas estruturas constituintes foi amplamente apresentado nas secções «Androceu», «Pólen», «Gineceu» e «Primórdio seminal», enquanto os intrincados processos fisiológicos envolvidos na sua reprodução foram escalpelizados no primeiro ponto do macrocapítulo «Reprodução sexuada nas angiospérmicas».

Para rematar a comparação evolutiva entre as duas grandes linhagens de espermatófitos, insiste-se apenas na drástica e eficiente simplificação celular dos gametófitos das angiospérmicas face aos maciços gametófitos das gimnospérmicas, e nessa monumental novidade evolutiva exclusiva das plantas com flor que é a **dupla fecundação**. Este processo celular ímpar envolve a ação coordenada de dois gâmetas σ e a ocorrência quase simultânea de duas singamias (fusões nucleares) distintas no interior do mesmo saco embrionário (Figura 337). A primeira singamia (a fusão de um núcleo espermático com a oosfera haploide) dá origem ao zigoto diploide ($2n$); a segunda singamia ocorre quando o outro gâmeta σ se funde com a célula central binucleada do saco embrionário ($n+n$) formando-se assim o núcleo primordial de um tecido de reserva de crescimento rápido: o **endosperma secundário** triploide ($3n$).

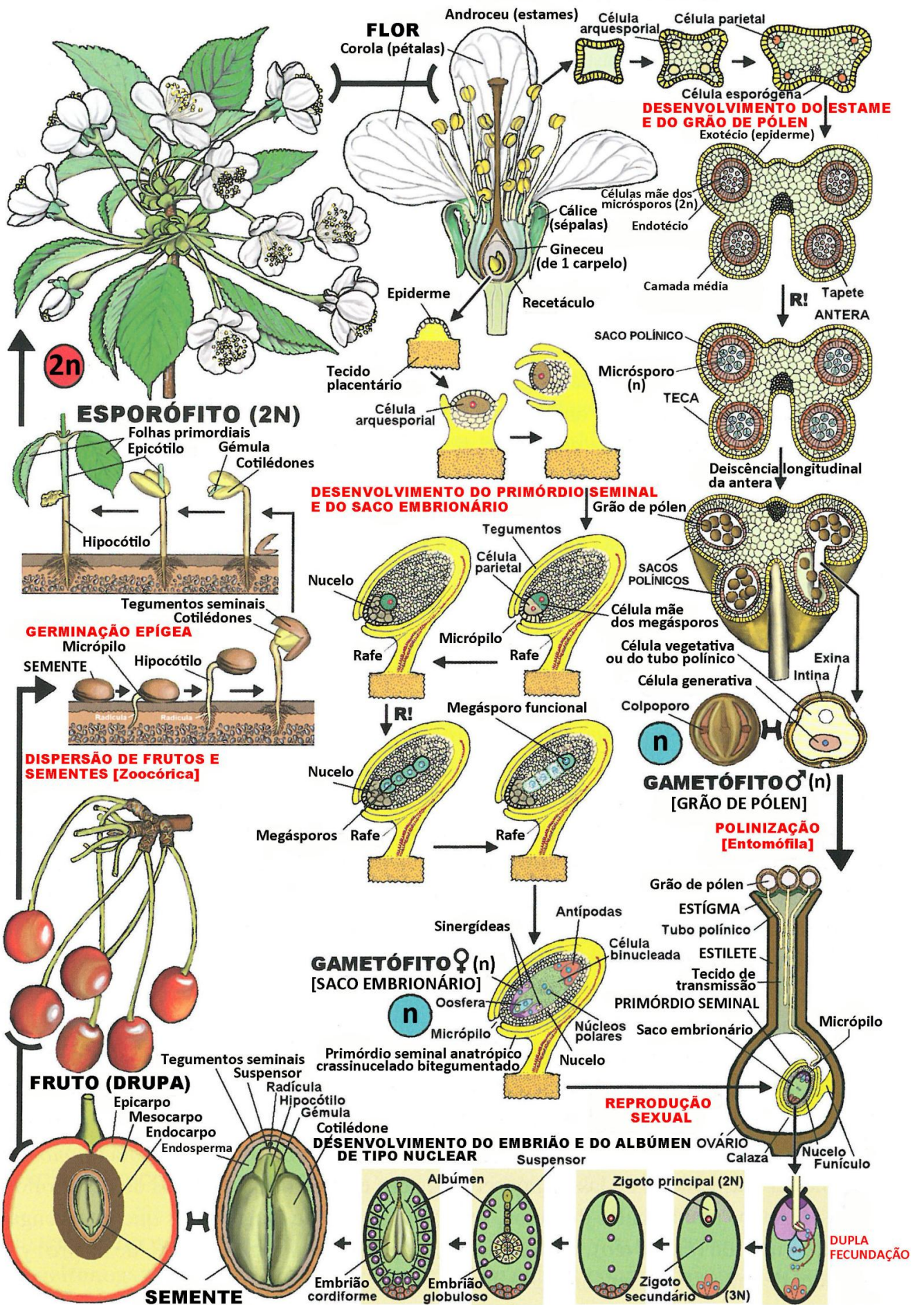


Figura 336. Ciclo de vida das angiospérmicas (*Prunus avium*, Rosaceae). Legenda: R! - meiose. [Tradução e adaptação autorizadas de um original de Tomás Días González, Univ. Oviedo, Espanha].

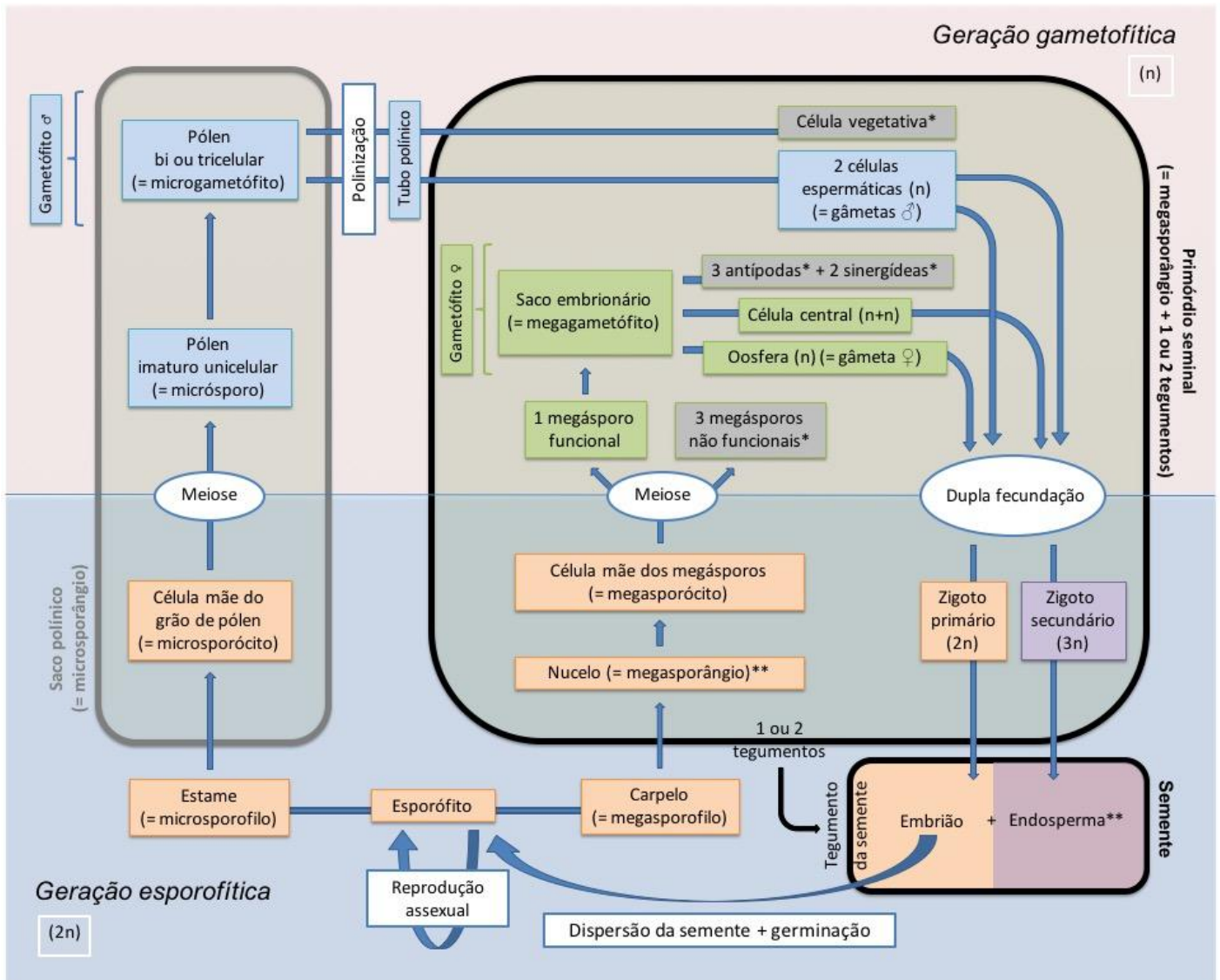


Figura 337. Representação esquemática do ciclo de vida das angiospérmicas. Legenda: caixas brancas - processos; caixas azuis-claras - estruturas gametofíticas ♂; caixas verdes - estruturas gametofíticas ♀; caixas cor de laranja - estruturas esporofíticas diploides; caixas lilases - estruturas esporofíticas triploides; molduras em preto - tegumentos; (*) estruturas degeneradas nas primeiras fases da reprodução sexual; (**) estrutura absorvida até ao final da maturação da semente (em sementes cotiledonares) ou durante a germinação (em sementes endospérmicas). [Original].