ESTRUTURA E BIOLOGIA DAS PLANTAS

Carlos Aguiar

EDIÇÕES **LISBOA CAPITAL VERDE EUROPEIA 2020**
BOTÂNICA EM PORTUGUÊS 1

IMPRENSA NACIONAL

IMPRENSA NACIONAL

© DISTRIBUIÇÃO GRATUITA. NÃO É PERMITIDA COMERCIALIZAÇÃO

Imprensa Nacional
é a marca editorial da

Imprensa Nacional Casa da Moeda, S. A.
Av. de António José de Almeida
1000-042 Lisboa

www.incm.pt
www.facebook.com/ImprensaNacional
prelo.incm.pt
editorial.apoiocliente@incm.pt

© Câmara Municipal de Lisboa, 2020

Título
Estrutura e Biologia das Plantas

Autor
Carlos Aguiar

Produção, impressão e acabamento
Imprensa Nacional Casa da Moeda

Edição: Afonso Reis Cabral
Revisão: Carlos Jesus
Capa, conceção gráfica e paginação: Rui Henrique
Paginação das figuras: Eva Vinagre
© Fotografias: indicado nas legendas

1.ª edição: outubro de 2020
ISBN: 978-972-27-2841-6
Depósito legal: 472435/20
Edição n.º: 1024213

Obra publicada no âmbito da distinção de Lisboa
como Capital Verde Europeia 2020

ÍNDICE

9 **Prólogo**

19 I. A NATUREZA E A ESTRUTURA DAS PLANTAS

20 **1. A natureza das plantas**
20 Conceito de planta
24 Organização do corpo das plantas com semente
24 Desenvolvimento e senescência
25 Órgãos fundamentais
26 O corpo de plantas e animais: análise comparativa
26 Fotoautotrofia *vs.* heterotrofia
27 Transportes de fluídos aquosos e mobilidade celular
27 Perceção das condições ambientais e comunicação
28 Volume e superfície nas plantas
28 Os animais como seres unitários
29 Estrutura modular das plantas. Totipotência celular
32 Simetria
32 Crescimento indeterminado nas plantas
33 Sexualidade e ciclo de vida das plantas
34 Interações ecológicas com plantas
37 Mimetismo e camuflagem

38 **2. Temas introdutórios de histologia, anatomia e morfologia vegetais**
38 Célula vegetal
38 Parede celular
39 Outras características da célula vegetal
40 Orientação da divisão celular
40 Tecidos vegetais
40 Definição de tecido vegetal. Planos de corte
41 Classificação
41 Meristemas
41 Tipos celulares meristemáticos
43 Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário
45 Tecidos definitivos simples
45 Parênquima
46 Colênquima
46 Esclerênquima
48 Tecidos complexos
48 Tecido de proteção
48 Epiderme
49 Periderme
49 Tecido fundamental
49 Tecido vascular
49 O transporte de água e nutrientes
50 Xilema
52 Floema
53 Tecidos e estruturas secretoras
53 Tricomas glandulares e glândulas
53 Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos
54 Produção de resinas
55 Produção de látex
56 Emergências. Indumento
57 Galhas
59 Alguns conceitos e termos essenciais de organografia vegetal e evolução
60 Homologia e analogia. Princípio da homologia
61 Carácter taxonómico

62 **3. Raiz**
62 Natureza e funções da raiz
63 Anatomia da raiz
63 Estrutura primária da raiz
63 Meristemas e tecidos
63 Epiderme e córtex
65 Cilindro central
66 Morfologia da extremidade radicular e ramificação
67 Estrutura secundária da raiz
69 Morfologia externa da raiz
69 Tipos de raízes
69 Situação, consistência e direção
69 Tipos de radicação
71 Metamorfoses da raiz
71 Tipos
71 Raízes estranguladoras
72 Raízes tuberosas
73 Raízes proteoides
73 Rizobainha
73 Modificações da raiz causadas por microrganismos
73 Micorrizas
74 Mutualismos com bactérias diazotróficas

77 **4. Caule**
77 Natureza e funções do caule
77 Anatomia do caule
77 Estrutura primária do caule
77 Meristemas e tecidos
77 Epiderme e córtex
79 Cilindro central
81 Estrutura secundária do caule
81 Primeiras etapas do crescimento secundário
83 Sistemas radial e axial
84 Floema secundário
85 Xilema secundário
86 Anatomia das madeiras (breve referência)
87 Periderme e ritidoma
90 Espessamento do caule nas monocotiledóneas
90 Reparação de feridas. Resposta ao corte

91 Morfologia externa do caule
91 Situação e consistência do caule
91 Superfície do caule lenhoso
94 Tipos de caule (metamorfoses)
94 Clarificação de conceitos
94 Multiplicação de alguns tipos caulinares
95 Espinhos
96 Tronco e espique
98 Caules subterrâneos
98 Adaptações à perturbação pela herbivoria e pelo fogo a nível caulinar
99 Caules suculentos
100 Hábito lianoide

101 **5. Folha**
101 Natureza e funções da folha
101 Filomas
101 Microfilos *vs.* megafilos
101 Tipos de filomas
102 Anatomia da folha (nomofilo)
102 Crescimento e desenvolvimento da folha
103 Epiderme
104 Mesofilo
105 Feixes vasculares
106 Anatomia de Kranz
106 Morfologia externa da folha
107 Situação e diferenciação
108 Posição da folha
109 Nervação do limbo
111 Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo
113 Divisão ou composição da folha
114 Causas da forma da folha
116 Apêndices folheares
117 Cor, superfície e epifilia
118 Consistência da folha
119 Duração da folha
119 Tipologia
120 Perenifolia *vs.* caducifolia: vantagens e desvantagens
121 Filotaxia
122 Ptixia e vernação
123 Heterofilia
123 Metamorfoses da folha
123 Tipos
123 Bolbos e bolbilhos
125 Armadilhas de origem foliar e caulinar

126 **6. Inflorescência**
126 Natureza e funções da inflorescência
126 Definição e função da inflorescência
126 Constituição da inflorescência
126 Eixo, pedúnculo e pedicelo
127 Brácteas e bractéolas
128 Tipos de inflorescência
128 Critérios de classificação das inflorescências
128 Inflorescências simples
130 Inflorescências compostas
133 Tipos especializados de inflorescências
133 Tipos mais relevantes
133 Inflorescências das gramíneas
134 Sexualidade à escala da inflorescência
135 Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses

136 **7. Flor**
136 Ciclos floral e reprodutivo das angiospérmicas
136 Conceito de flor. Estrutura e função da flor
136 O que é uma flor?
137 Constituição da flor
138 Expressão sexual
138 Filotaxia e simetria
138 Filotaxia floral
139 Simetria floral
140 Recetáculo
141 Perianto
141 Definição. Merismo e ciclicidade
141 Orientação
142 Concrescência
142 Estrutura do perigónio
143 Estrutura do perianto duplo
143 Cálice
143 Corola
146 Ptixia e estivação
146 Hipanto
147 Androceu
147 Estrutura e função dos estames
148 Número, forma, inserção, arranjo e posição
149 Conivência, concrescência e adnação
150 Deiscência das anteras
150 Pólen
151 Gineceu
151 Conceito, estrutura e função do carpelo e pistilo
152 Número e concrescência dos carpelos
152 Tipologia
153 Vantagens da sincarpia
153 Ovário
153 Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário
155 Placentação
156 Estilete
156 Estigma
156 Primórdio seminal
158 Nectários florais e osmóforos
158 A flor das gramíneas e das leguminosas
158 Gramíneas
159 Leguminosas faboídeas
159 Fórmulas florais

161 **8. Fruto**
161 Natureza e funções do fruto
161 Estrutura do fruto
162 Classificação dos frutos
162 Critérios de classificação dos frutos *s.l.*
162 Tipos de frutos *s.l.*
165 Partes edíveis nos frutos

167 **9. Semente**
167 Estrutura da semente
167 Episperma
169 Reservas nutritivas da semente
170 Embrião
170 Apêndices nutritivos
170 Estrutura da semente de gramíneas e leguminosas
170 Gramíneas
172 Leguminosas

177 **II. CRESCIMENTO, ARQUITETURA, FENOLOGIA E FISIONOMIA DAS PLANTAS**

178 **1. Crescimento e arquitetura do sistema radicular**
178 Importância do estudo do sistema radicular
178 Interação genoma/ambiente a nível do sistema radicular
179 Sistema radicular aprumado *vs.* sistema fasciculado
180 Sistema radicular do arroz
181 Sistema radicular das árvores dicotiledóneas
182 Plasticidade fenotípica do sistema radicular

184 **2. Crescimento e arquitetura da canópia**
184 Gemas
184 Estrutura e tipologia
188 Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação
188 Quiescência e dormência dos gomos
190 Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes
190 Repouso e crescimento vegetativos nos trópicos
190 Regiões equatoriais e tropicais húmidas
191 Regiões tropicais com estação seca
192 Repouso e crescimento vegetativos nas regiões extratropicais
193 Crescimento contínuo e crescimento rítmico
194 Alongamento rameal
194 Noções de unidade de extensão e de vigor
195 O início do alongamento rameal
195 Alongamento monopodial e simpodial
196 Intensidade do alongamento
198 Ramificação do caule
198 Tipos de ramificação
198 A ramificação a nível anatómico
201 Grau de ramificação
202 Direção, orientação e ângulo de inserção
203 Prolepsia e silepsia
203 Ramos epicórmicos
205 Reiteração
205 Dominância e controlo apicais
205 Dominância apical
206 Controlo apical
206 Interações entre a dominância e o controlo apicais
207 Arbustos
207 Árvores
209 Cladoptose
209 Posição das inflorescências nos caules
209 Posição das inflorescências nas plantas lenhosas
209 Plantas com pelo menos uma estação de repouso vegetativo anual
212 Plantas sem uma sincronização ambiental do crescimento e da floração
213 Posição das inflorescências nas plantas herbáceas
213 Órgãos de frutificação das plantas lenhosas
216 Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas
216 Diferenciação e crescimento da folha e do pseudocaule
217 Afilhamento
217 Rizomas e estolhos
218 Fase reprodutiva
219 Modelos arquiteturais
220 Genes ananicantes e revolução verde. Ideotipo

222 **3. Fenologia**
222 Ciclo fenológico. Utilidade da fenologia
223 Escalas fenológicas

226 **4. Tipos fisionómicos**
226 Tipos fisionómicos
227 Sistema de Raunkjær

231 **III. BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DAS PLANTAS**

232 **1. Reprodução sexuada nas angiospérmicas**
232 Noções introdutórias
232 A descoberta da sexualidade nas plantas
232 Meiose e fecundação
232 Etapas da reprodução sexual
233 O porquê da sexualidade
233 Juvenilidade. Indução e diferenciação florais
233 Transição da fase juvenil para a fase adulta
234 Indução, iniciação e diferenciação florais
234 Clarificação de conceitos
234 Estímulos exógenos da floração
237 Regra de Hofmeister
237 Esporogénese e gametogénese
237 Microsporogénese e microgametogénese
238 Megasporogénese e megagametogénese
238 Sistemas de reprodução
238 Definição de sistema de reprodução
238 Sistemas sexuais
240 Sistemas de cruzamento
241 Vantagens e desvantagens da polinização cruzada

242 Polinização
242 Conceitos de biologia floral e de polinização
242 Modos de autopolinização
242 Cleistogamia
243 Autogamia facilitada
243 Autogamia autónoma
244 Geitonogamia
244 Mecanismos de promoção da autopolinização
245 Polinização cruzada
245 Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia
247 Sistemas de autoincompatibilidade
248 Xenia e metaxenia
248 Vetores e sistemas de polinização
250 Polinização abiótica
251 Polinização biótica
254 Polinização entomófila
254 Importância
254 Os principais grupos de insetos polinizadores
254 Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores
256 Seleção de polinizadores ao nível da flor
257 Condições ambientais e polinização entomófila
257 Importância económica da polinização entomófila
258 Coevolução polinizador animal-planta polinizada
258 Evolução das relações mutualistas
259 Mutualismo especializado
260 Mutualismo obrigatório
261 Conflito polinizadores-plantas polinizadas. Ladrões de pólen e néctar
263 Polinização por engano
266 Síndromes de polinização
267 O homem como vetor de polinização
268 Viabilidade polínica. Período efetivo de polinização
269 A flor depois de polinizada
269 Fase progâmica
269 Da aderência do pólen ao tubo polínico
270 Competição do pólen. Seleção de gâmetas
270 Fecundação
271 Desenvolvimento da semente e do fruto
271 Etapas do desenvolvimento da semente
271 Embriogénese
271 Diferenciação do embrião
273 Diferenciação do endosperma
273 Diferenciação do tegumento
273 Tamanho da semente
274 Formação do fruto
274 Fases da formação do fruto
275 Partenocarpia
275 Frutificação sincrónica, em massa e alternante
276 Dispersão
276 Vantagens e desvantagens da dispersão
276 Unidades e vetores de dispersão
278 Sistemas e síndromes de dispersão
282 A dispersão das plantas e o homem
283 Dormência e germinação da semente
283 Tipos e vantagens da dormência
283 Quebra de dormência
286 Germinação da semente
287 Semente e germinação do milho-graúdo
288 Semente e germinação do feijoeiro-comum

289 **2. Reprodução assexuada**
289 Vantagens e desvantagens da reprodução assexuada
290 Estímulos exógenos da reprodução assexuada
290 Tipos de reprodução assexuada
290 Apomixia
294 Multiplicação vegetativa
295 Afinidade e compatibilidade em enxertia
295 Multiplicação vegetativa a nível anatómico
295 Estacaria e mergulhia
295 Enxertia
296 Quimeras

299 **IV. CICLOS DE VIDA**

300 **1. Conceitos fundamentais**
300 Tipos de ciclo de vida
300 Ciclos haplonte, diplonte e haplodiplonte
301 Terminologias alternativas
301 As células reprodutoras
302 Alternância de gerações nas plantas terrestres

304 **2. Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'**

307 **3. Ciclos de vida das plantas com semente**
307 Ciclo de vida dos espermatófitos atuais: estudo comparado
309 Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais
309 Órgãos de suporte, estruturas reprodutivas e estróbilos
311 Interpretação evolutiva do estróbilo feminino
314 Pólen e primórdios seminais
314 Polinização e fecundação
318 Frutificações e sementes
320 Ciclo de vida das angiospérmicas

324 **Referências**
335 **Anexo. Nomes de plantas cultivadas**
336 **Índice remissivo**





PRÓLOGO

Os vários autores da coleção «Botânica em Português» quiseram escrever um conjunto de obras que abarcasse o mundo da Biologia das Plantas em diversos níveis. Por um lado, cientes de que na tradição de notáveis escritos de naturalistas botânicos portugueses do passado – Félix de Avelar Brotero, Conde de Ficalho, Júlio Henriques, António Xavier Pereira Coutinho, Gonçalo Sampaio, Rosette Batarda Fernandes, João A. do Amaral Franco e António Rodrigo Pinto da Silva, para citar apenas alguns dos mais notáveis – haveria que voltar a escrever, no presente, sobre Botânica numa lógica para além da produção académica. Por outro lado, esta seria uma forma também, não de se lhes comparar, mas de fazer alguma justiça ao seu trabalho, continuando-o em moldes contemporâneos. A premência de proceder ao inventário da biodiversidade vegetal é inegável e autoevidente no contexto atual da crise ambiental e da procura de soluções baseadas no conhecimento científico. Deste modo, é fundamental que haja mais e mais botânicos, desde cidadãos amadores, aos técnicos com deveres operacionais complexos, a investigadores académicos produzindo boa investigação aplicada e fundamental. Podemos pensar nalgumas fases de interregno ou menor interesse na Botânica, mor de modismos científicos diversos ou de necessidades de sobrevivência académica diversas. Ainda assim, são atualmente várias as gerações de botânicos ativos em Portugal que desenvolvem atividade nos diversos campos científicos da Botânica: Sistemática, Florística, Ecologia das plantas e da vegetação. Esta atividade ocorre em contextos que extravasam em muito a academia, e em particular a Universidade, sendo que a Botânica nunca foi um exclusivo desta; ao invés e frequentemente, a Ciência Botânica viu a sua vitalidade maior no contexto de outras instituições dedicadas à investigação que não as universitárias, como laboratórios do Estado, jardins botânicos, institutos politécnicos, organizações não-governamentais e cidadãos individuais. Este facto é característico da história da Botânica desde o começo da sua formulação científica em finais do século XVI, onde herbários, jardins botânicos e sociedades científicas tiveram o papel maior nesta Ciência. De igual modo, a situação atual da Botânica não difere muito deste carácter polifacetado e de ciência democrática.

O conjunto de livros que agora almejamos fazer chegar ao público pretende fixar os principais desenvolvimentos contemporâneos da Ciência Botânica num discurso relativamente informal, mas sem concessões a simplismos. Entendemos que a divulgação pode casar, ainda assim, com riqueza de discurso e conteúdo. Deste modo, os volumes da coleção cobrem desde as áreas científicas de base, como a Morfologia, a Sistemática e a Evolução, aos Ecossistemas portugueses e à caracterização da sua Flora e Vegetação, culminando na Conservação das espécies ameaçadas de extinção e dos seus habitats. Pretendemos fazê-lo, como se disse, com recurso a um mínimo de linguagem académica que será sempre acessível a um público com alguma cultura científica e técnica genérica ou apenas interesse em Biologia e Ecologia. Os volumes percorrerão os temas de forma explicativa e autocontida, isto é, explanando, na medida que o consigamos, todos os conceitos necessários para a compreensão consecutiva dos temas constantes nos volumes seguintes. Queremos que as obras tenham conteúdo, sejam didáticas e úteis; ao mesmo tempo que possam chamar a atenção para o fascínio de conhecer as Plantas e a Biosfera e para a importância de as proteger.

FIGURA PÁG. 7
Limoniastrum monopetalum (Plumbaginaceae). [Lagos, Portugal; fotografia do autor.]

FIGURA PÁG. 8
Embondeiro (*Adansonia digitata*, Malvaceae, Bombacoideae). [Kwanza Sul, Angola; fotografia do autor.]

OS VOLUMES DA COLEÇÃO

A organografia vegetal, **morfologia vegetal** (*plant morphology*) ou fitomorfologia, a componente maior do volume I, *Estrutura e biologia das plantas*, tem por objeto a forma das plantas e a sua alteração ao longo do ciclo de vida (**mudanças ontogénicas**) ou durante o processo evolutivo (**mudanças filogenéticas**). A descrição de tipos celulares e tecidos e da estrutura[1] interna dos órgãos vegetais, que acompanha a descrição da morfologia das plantas, concentra-se no essencial. A arquitetura de plantas, discutida na parte II do volume I, é uma área especializada da morfologia vegetal raramente abordada em publicações congéneres. O volume I estende-se ainda por temas de reprodução vegetal e de fenologia, e pelo estudo dos ciclos de vida das plantas terrestres, com especial ênfase na reprodução das plantas com semente, dada a sua importância em ecologia e ciências agrárias, e para compreender a biologia evolutiva das plantas.

O volume II, *Evolução das plantas*, principia com uma introdução à biologia da evolução. A teoria da evolução é a teoria fundamental que organiza toda a biologia. Julgamos preocupante que profissionais que usam a ecologia e a biologia no seu dia a dia demonstrem um completo e persistente desconhecimento dos mecanismos básicos da evolução da vida e da especiação. Aprendem-se, ao pormenor, a estrutura da célula e os mecanismos moleculares da hereditariedade sem interiorizar as bases do pensamento populacional

e adaptativo (*sensu* Mayr). A agricultura como atividade humana não pode ser adequadamente compreendida sem as ferramentas conceptuais de biologia da evolução. Como escrevia o evolucionista norte-americano de origem ucraniana Theodosius Dobzhansky em 1973: «Nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução» (Futuyma 2005).

O volume II contém ainda uma introdução à história evolutiva das plantas terrestres. Pode parecer estranho que algo tão especializado e volátil seja desenvolvido num livro de botânica que se pretende aplicado. As plantas, ao longo da sua evolução, foram tanto agentes de mudança como sujeitos passivos das alterações climáticas, da composição química da atmosfera terrestre, ou dos ciclos biogeoquímicos. Sem noções sobre evolução das plantas é impossível aprofundar estes três temas-chave das ciências do ambiente (*cf.* Berling 2007). O solo, tal como hoje o entendemos, é uma criação das plantas terrestres. Por fim, a história evolutiva das plantas é indispensável para desenvolver uma visão integrada da planta e dos ecossistemas terrestres.

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

O estudo das matérias destes três primeiros volumes pode ter diferentes pendores. Por exemplo, pode ter uma abordagem descritiva formal, uma perspetiva histórico-evolutiva ou insistir em aspectos funcionais. Buscamos uma abordagem híbrida, que cremos mais satisfatória e de leitura mais agradável para o universo dos leitores desta obra. A Botânica, conforme é abordada neste texto, é uma disciplina de charneira entre a evolução, a biogeografia, a etnobiologia e a agronomia.

O volume IV, *Vegetação e habitats de Portugal*, é dedicado ao nível de complexidade correspondente ao Ecossistema, ou seja, ao estudo da composição, estrutura e função dos sistemas complexos que resultam da ocorrência organizada das plantas na Biosfera. Evidentemente que os ecossistemas são sistemas abertos, mas é possível identificar relações funcionais entre as populações de organismos seus componentes que são internamente muito mais intensas e frequentes do que as relações que atravessam as fronteiras do ecossistema e, por isso, os podemos individualizar: florestas, prados, lagoas, matagais, etc. Falamos de: fluxos de energia, como sendo a luz; de matéria, como é o caso dos nutrientes ou da matéria orgânica que circula de produtores (as plantas) para herbívoros e de todos para decompositores; e de informação, genética nos fenómenos reprodutivos, nas recém-descobertas redes de trocas de compostos químicos de regulação e interação entre as plantas através de raízes. Também existem nos ecossistemas importantes relações funcionais derivadas da competição, por espaço vital, luz, água e nutrientes; e da facilitação, que será o equivalente nas plantas à cooperação humana que é a base das relações sociais. O nível mais elementar da descrição dos ecossistemas é a caracterização da composição, isto é, do elenco de espécies, de uma comunidade vegetal. Assim, as comunidades vegetais caracterizadas por combinações definidas e estatisticamente repetitivas de plantas são o objeto primário da Ciência da Vegetação, que historicamente também se designou e designa por Fitossociologia, termo que faz jus às relações funcionais intensas entre as plantas que ocorrem num mesmo local. À descrição da composição e da estrutura da comunidade vegetal – Que espécies? Em que quantidade? Como se organizam espacialmente? – acrescenta-se a caracterização do ambiente da comunidade: solo, clima, relações com a ação humana e ainda a história do uso do solo, da agricultura e da floresta. A este compartimento ecológico, contendo, num sentido virtual, a comunidade de plantas chamamos *habitat*. Por extensão do conceito, tem-se chamado *habitat* ao conjunto «comunidade de plantas + habitat». É exemplo disto mesmo a classificação dos Habitats Naturais e Seminaturais do Anexo I da importante Diretiva Habitats (Diretiva n.º 92/43/CEE, do Conselho, de 21 de maio, transposta para a ordem jurídica nacional pelo Decreto-Lei n.º 140/99, de 24 de abril). Assim, por exemplo, o *habitat* 6210 * *Prados secos seminaturais e fácies arbustivas em substrato calcário* (*Festuco-Brometalia*) (* *importantes habitats de orquídeas*) é usado neste sentido lato, definindo a comunidade de plantas e a sua correlação com um tipo de substrato geológico. Deve notar-se que *habitat*, no sentido que lhe dá a Diretiva Habitats, em termos científicos, é formalmente uma biocenose: comunidade + ambiente, isto é, onde o ambiente corresponde ao habitat no sentido restrito, mas tal termo não é usado exceto na literatura científica e, como se disse, é substituído por *habitat* num sentido que abrange comunidade e também o seu ambiente. Por fim, considerando as funções do *habitat sensu lato*, exemplificadas acima, temos então o Ecossistema; isto é: Ecossistema = comunidade + ambiente (*habitat sensu stricto*) + funções.

O objetivo do volume IV é partir da apresentação das comunidades vegetais, da sua composição, estrutura, distribuição no território de acordo com as grandes ordens de fatores ambientais (clima, geologia) e as suas relações com o uso do território (agricultura, floresta, pastorícia, urbanismo) para chegar a uma tipologia de ecossistemas, os quais, por corresponderem a uma visão composicional e estrutural estática, são de facto «habitats». Pretende-se, ainda, fazer a relação com as tipologias de habitats mais correntes e relevantes nas figuras de Ordenamento do Território e de Conservação

da Natureza: as constantes do Anexo I da Diretiva Habitats e as da classificação EUNIS – European Nature Information System.

O volume V, *Sítios de Interesse Botânico de Portugal Continental*, desce a um nível mais particular e concreto do terreno: é uma viagem pelas áreas floristicamente mais ricas, valiosas e fascinantes de Portugal, contada por vários autores com percursos muito diferentes na «vida botânica», e por isso com perspetivas diferentes, desde as mais pessoais às mais técnicas ou científicas, sobre os muitos temas que se podem levantar em torno de cada área. Cada autor apresenta uma área e explica-nos a sua singularidade: os valores botânicos que encerra, as particularidades desse território, aquilo que de mais único ele tem e as razões dessa unicidade, e demais temas que lhe suscitem curiosidade ou mistério. Não espere, por isso, o leitor encontrar coerência, mas sim o contrário: diversidade de perspetivas e de abordagens, diversidade de formas de viver e pensar a botânica, desde o prazer imediato e intrínseco do primeiro encontro com uma espécie rara, ao prazer que se vai construindo à medida que se vão ligando as inúmeras peças de conhecimento de variados campos, nas quais as plantas e os habitats são os atores principais. São aqueles locais de passagem obrigatória (e de demora obrigatória) para qualquer interessado em plantas, que podíamos também chamar de Maravilhas Botânicas de Portugal. Ironicamente, várias têm os dias contados por aqueles que não as entendem, e este volume surge também nesse sentido, de dar a conhecer o património florístico único que estamos a perder a cada dia, por um litro de azeite barato, um quilo de laranjas, de abacates ou de framboesas.

O volume VI, *Guia da flora de Portugal continental*, é um volume eminentemente prático. Disfarça-se sob o nome de um Guia da Flora, mas a sua motivação fundamental não é tanto a identificação das espécies de plantas que existem em Portugal – para isso, as ferramentas digitais, como o portal Flora-On, prestarão certamente um serviço mais célere –, mas sim a apresentação estruturada da flora que por este País podemos encontrar. A diferença não está no conteúdo, mas sim na organização, que aqui se optou por ser principalmente baseada na sistemática (isto é, segundo o grau de parentesco das espécies), sem oferecer, assim, obstáculos à pura navegação do livro pelo prazer não só de conhecer mas também de entender. Que carvalhos existem em Portugal? Em que ambientes e em que regiões? Que estevas, quais as mais frequentes e mais raras, onde e como? Que tojos, *idem*? E não tanto «que flor branca é esta»? A motivação desta opção surge em contracorrente com a abordagem cada vez mais «desinteressada» das pessoas que se «interessam» pelas plantas, e para as quais saber o nome da espécie é o fim da viagem, quando na verdade deveria ser o início. Esta abordagem é possivelmente um reflexo da moda das aplicações de identificação automática de fotografias ou mesmo do hábito comum de «postar» fotografias para que alguém as identifique. Na realidade, tais facilidades, embora úteis de certos pontos de vista, são antididáticas: desaprende-se a observar os padrões dos pequenos detalhes morfológicos escondidos que ligam as espécies entre si em géneros, que ligam os géneros em famílias, as famílias em ordens, e daí em diante. E, com isso, deixa-se escapar o entendimento da complexa organização das plantas que tantas histórias antigas tem para contar, e perde-se o espanto que a observação minuciosa de uma planta reiteradamente causa, mesmo a mais comum das plantas, e mesmo para quem já tantas plantas viu.

Mas o volume VI vem também ajudar a suprir (não totalmente) uma necessidade que há muito se verifica: a não existência de uma obra acessível a todo o público que permita conhecer e identificar corretamente as plantas que existem em Portugal continental. De facto, cada país tem uma flora única, e a prática comum de usar guias de flora estrangeiros ou generalistas para aplicar à realidade portuguesa é fonte de muitas incorreções, por vezes graves, que se tendem a perpetuar. Com este guia, pretende dar-se o primeiro passo para desfazer alguma desta desinformação coletiva, ao mostrar que a realidade da flora portuguesa é bem diferente, bem mais complexa e diversa do que aquilo que os guias generalistas nos fazem pensar. Vivemos num País repleto de plantas estranhas, restritas ou mesmo únicas (só no continente, temos mais de 130 endemismos lusitanos, isto é, plantas que, no mundo, só existem em Portugal continental). Mas uma grande parte das plantas (várias centenas de espécies!) vive em pequenos recantos do País, em áreas muito restritas e distantes, e, se não as soubermos procurar, se não arriscarmos os pés fora dos mesmos trilhos de sempre para ir até ao «campo» digno desse nome, nem saberemos que elas existem – consulte-se a página https://flora-on.pt?q=quadriculas%3C5 e veja-se a quantidade imensa de plantas que existe apenas em pequeníssimas áreas do País. E essa é também uma das missões deste guia, dar voz às inúmeras plantas que não a têm. Estamos certos de que o leitor irá surpreender-se frequentemente, ao folhear os capítulos deste guia, e aperceber-se gradualmente da extrema diversidade «silenciosa» que, por esses motivos, passa despercebida a tantos.

A coleção culmina no volume VII, *Lista Vermelha da Flora Vascular de Portugal Continental*, a obra aguardada há cerca de três décadas que caracteriza o estado de conservação e o risco de extinção das plantas vasculares nativas do território nacional. Este volume é uma síntese do produto final de um projeto homónimo iniciado em 2016, em que, pela primeira vez, foi avaliado o risco de extinção de 630 espécies de plantas através dos critérios da UICN – União Internacional para a Conservação da Natureza. Com ele, Portugal fica dotado de um documento-chave para a definição e a implementação de políticas de gestão da conservação da biodiversidade e de ordenamento do território. Nesta obra singular é revelada a beleza e a fragilidade das 381 espécies

que se encontram atualmente ameaçadas de extinção em Portugal continental. O habitat da maioria destas plantas está a ser rapidamente destruído, sobretudo pela expansão da agricultura intensiva em larga escala, pela proliferação de espécies exóticas invasoras e pelo desenvolvimento urbano e turístico, ameaças que, na última década, atingiram um ritmo insustentável e já colocaram largas dezenas de espécies à beira da extinção (as que estão classificadas como «Criticamente Em Perigo»). O livro pretende, assim, dar a conhecer o património natural valioso que está a desaparecer silenciosamente, bem como aquele que já desapareceu (19 espécies foram consideradas extintas em Portugal continental!), e sensibilizar toda a sociedade para a necessidade urgente de o conservar. Afinal, temos o dever moral, enquanto espécie, de impedir que outras centenas de espécies se extingam devido às nossas próprias ações, e com elas se percam patrimónios genéticos únicos, se quebrem as inter-relações funcionais vitais que cada planta mantém com a sua comunidade e com todo o ecossistema, e assim se abale o equilíbrio da rede invisível de interdependências que sustém a biodiversidade no planeta, da qual também nós, humanos, dependemos para sobreviver.

BREVE REFLEXÃO EPISTEMOLÓGICA

A organização dos seres vivos desenvolve-se em diferentes **níveis de complexidade** (Figura 1). As células, as unidades elementares da vida, organizam-se em tecidos, os tecidos em órgãos e em sistemas, e estes, por sua vez, integram organismos. Os indivíduos ocupam nichos ecológicos e trocam informação genética entre si no âmbito de uma população. As espécies são constelações de populações reprodutivamente isoladas, ou quase. Por outras palavras, os indivíduos agrupam-se em populações, e populações similares (o significado desta similaridade é discutido no volume II) estão organizadas em unidades biológicas mais ou menos discretas a que chamamos espécies. A componente viva dos ecossistemas, a biocenose, compreende indivíduos de diferentes espécies. Finalmente, os ecossistemas organizam-se em sistemas ecológicos de complexidade variável (*e.g.*, comunidade vegetal e bioma). Os diferentes níveis de complexidade interatuam entre si de forma tanto mais intensa quanto mais próximos estiverem na escala de complexidade (Wilson 1998), e, às escalas que mais interessam para os três primeiros volumes desta coleção – do tecido à espécie –, ajustam-se às flutuações e variações direcionais do ambiente abiótico e biótico (*e.g.*, plasticidade fenotípica dos indivíduos ou rearranjos da estrutura genética e etária das populações).

A biologia e a ecologia, à semelhança de outras ciências fundamentais, procuram explicar e prever a estrutura e a função de cada nível de complexidade, em função dos imediatamente anteriores. Constata-se, no entanto, que, a cada «salto de complexidade», este esforço esbarra na emergência de novas propriedades (*e.g.*, leis, funções e estruturas), não previstas nos níveis de complexidade inferiores. Por exemplo, a estrutura do genoma é insuficiente para uma compreensão total do funcionamento celular, ou a autoecologia das espécies não explica e prevê adequadamente o funcionamento de um ecossistema. Os epistemólogos – os especialistas em filosofia da ciência –, cremos, repartem-se, *grosso modo*, em dois grupos para explicar a emergência de novas propriedades. Muitos são de opinião que a ignorância é a causa das insuficiências do **reducionismo**[2] – a seu tempo, muitas propriedades ditas emergentes serão desclassificadas pelo progresso da ciência, outras serão artefactos de limitações epistémicas insanáveis da mente humana. Os holistas, pelo contrário, admitem que a emergência de propriedades é uma característica constitutiva dos sistemas complexos, sem solução – as leis que regem o funcionamento das partes não explicam (determinam) o funcionamento dos sistemas complexos, portanto, uma parte (substancial?) do mundo que nos rodeia não é predizível.

O chamado **compatibilismo** – uma espécie de caminho do meio, bem mais interessante do que os radicalismos holistas e reducionistas – reconhece a existência de causalidade entre níveis de complexidade sem defender um fundamentalismo causal (determinismo absoluto); há um elemento de estocacidade[3] na vida (acaso e probabilidade) que não impede antever, parcialmente, com maior ou menor certeza (probabilidade) e profundidade, os efeitos das conexões causais entre diferentes níveis de complexidade do vivo (*vd.* Wolfe 2012).

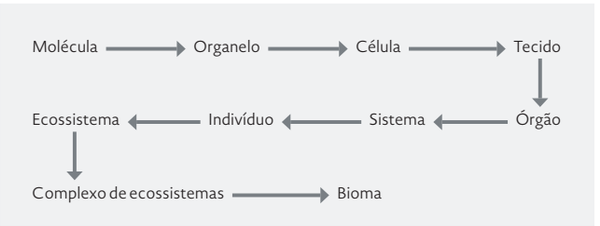


FIGURA 1
Níveis de complexidade do vivo. [Original.]

Portanto, atividades humanas tão complexas como a agronomia, a silvicultura , a biologia da conservação ou a restauração ecológica[4], todas elas partes de uma grande disciplina que poderíamos denominar por **biologia aplicada**, podem aproveitar-se das abordagens reducionistas-mecanicistas[5] próprias da ciência moderna, mas a vida (e, implicitamente, a biologia) é irredutível à genética. Uma botânica dirigida à sistematização e à explanação das formas e da diversidade do mundo vegetal, conforme se segue neste texto, oferece informação indispensável para a prática da biologia aplicada, inatingível noutros domínios da biologia. *Isto é*, o acervo de informação e os métodos da organografia e anatomia vegetais, da botânica sistemática ou da biologia de reprodução de plantas, por exemplo, são insubstituíveis, embora insuficientes, para o agrónomo, o silvicultor, o biólogo, o ecólogo ou o engenheiro do ambiente exercerem a sua atividade de forma eficaz e eficiente.

É impossível desenhar sistemas de produção agrícola ou florestal sustentáveis ou programas de conservação de espécies e ecossistemas – um propósito incontornável das sociedades contemporâneas – sem um conhecimento íntimo das plantas, entre outros saberes. Compreender para assim ganhar competências é uma das características dos modernos sistemas de ensino-aprendizagem.

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

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

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

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

Em ciência, os conceitos são mais ou menos consistentes, e as teorias e as hipóteses[6] corroboradas (confirmadas) ou refutadas (eliminadas) com base na evidência observacional e/ou experimental. O vaivém «teoria/hipótese-refutação» característico da ciência é uma elaboração da «tentativa e erro» intrínseca à aquisição de conhecimento, desde a incorporação da informação sobre o nicho ecológico no código genético por seleção natural, ao conhecimento científico, passando pelos saberes empíricos do caçador recoletor. Como refere Karl Popper (1972), «From the amoeba to Einstein, the growth of knowledge is always the same: we try to solve our problems, and to obtain, by a process of elimination, something approaching adequacy in our tentative solutions»[7].

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

A investigação das correlações forma-função e forma-habitat nas plantas serve para ilustrar a natureza do conhecimento científico e a humildade que deve caracterizar a atitude científica. Toda a informação em ciência tem um propósito. A botânica não se fica pela descrição de padrões morfológicos das plantas, procura uma explanação para as descrições ou coleções de factos, respostas à pergunta «porquê»?[8] A função de muitas formas, internas e externas, das plantas é autoevidente: os tubos ocos do xilema transportam seiva e as gavinhas servem para ancorar as plantas aos seus suportes. A função das formas é progressivamente mais difícil de deslindar quanto maior a complexidade biológica (definida como o número de tarefas que um organismo desempenha de modo a crescer, sobreviver e reproduzir-se) e o número de *trade-offs* evolutivos em jogo (o número de características cuja evolução compromete o desenvolvimento de outras). Mostra a teoria que, nestas situações, é possível mais do que uma solução fenotípica bem-sucedida para o mesmo ambiente seletivo, as quais, por sua vez, podem dar origem a plantas com aspecto (hábito) totalmente distinto (Niklas 1988, Niklas 2004). Por essa razão, numa savana ou numa floresta tropical coexistem árvores com uma arquitetura da canópia ou com folhas tão diferentes. Por outro lado, algumas formas atuais foram evolutivamente adquiridas num passado remoto, e no presente não desempenham qualquer função ou têm uma função distinta da função primordial[9]. As formas podem até nunca ter desempenhado qualquer função e a sua retenção ser uma obra do acaso.

Relacionar a forma com o desempenho de uma dada função exige uma ampla base indutiva observacional e, se possível, corroboração experimental. Proposições teleológicas do género «as plantas desenvolveram espinhos para evitar a herbivoria» devem ser evitadas, a menos que explicitadas como hipóteses ou fortemente suportadas pela evidência. A especulação em torno das relações forma-função envolve, por conseguinte, incertezas. Pedimos, por isso, que o utilizador deste texto mantenha uma atitude de permanente reserva crítica em relação a muitos dos temas adiante discutidos. De qualquer modo, este tipo de raciocínio, o **raciocínio adaptacionista** (*adaptationism* ou *adaptive thinking*), «... não é opcional; é o coração e a alma da biologia evolutiva» – a «exclusão do adaptacionismo... conduziria ao colapso de todas as ciências da vida» (Dennett *cit.* Godfrey-Smith 2001). Muitos estudos (e modelos matemáticos) de forma-função vão ainda mais longe quando admitem *a priori* (como ponto de partida teórico) que a *fitness* darwiniana (sucesso reprodutivo) conferida por uma determinada característica em estudo está maximizada ou quase, *i.e.*, foi optimizada pela seleção natural (*vd.* Maynard-Smith 1978). Veremos alguns exemplos nos pontos sobre polinização (*e.g.*, o movimento dos polinizadores numa inflorescência ou a produção de néctar de uma flor).

Os caracteres moleculares são, hoje, tão ou mais valorizados do que os caracteres morfológicos na modelação das interações genótipo-ambiente, no estabelecimento de filogenias, na investigação de padrões filogeográficos e na delimitação de *taxa*. Mas se o fenótipo é um produto direto da expressão génica, então a aprendizagem da morfologia externa e interna ou da biologia da reprodução das plantas deve preceder a «descida» à fisiologia e ao gene, e os estudos de *up-scaling* do gene à estrutura. A aplicação de ferramentas de ponta de melhoramento de plantas como o desenho de ideotipos e a modelação funcional-estrutural (de Vos *et al.* 2010) dependem de um perfeito domínio da forma das plantas. A filogenia e a sistemática molecular ganharam, nas últimas décadas, uma importância acrescida em biologia, sendo, no entanto, consensual entre os especialistas que a morfologia e os dados moleculares são complementares – um tipo de informação não dispensa o outro (Ronse De Craene e Wanntorp 2011).

Basear a explicação do sucesso ecológico de uma linhagem – medido, por exemplo, pela proporção da biomassa ou de recursos capturados num dado ecossistema – em função das características ecofisiológicas (*e.g.*, eficiência fotossintética ou de utilização da água) em detrimento da morfologia é outra idiossincrasia da ciência atual. De facto, excetuando ambientes muito particulares ou extremos (*e.g.*, solos salinos), a fisiologia vegetal é, por si só, incapaz de explicar o sucesso ecológico (e evolutivo) porque o crescimento e a competição estão correlacionados com características estruturais (Küppers 1994).

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

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

Ronse De Craene & Wanntorp (2011) criticam duramente o efeito negativo que o fascínio pelo molecular está a ter na persistência e no progresso do conhecimento sobre a morfologia das plantas e a sua sistemática, *i.e.*,

na botânica dita geral ou clássica. Insidiosamente, a universidade (assim como o ensino não universitário) está a eliminar a botânica geral dos *curricula*, quebrando, de forma irreparável, uma cadeia secular de transmissão de saberes, trocando-os por conhecimentos hiperespecializados, sem uma imediata aplicação prática ou uma contribuição significativa para melhor compreender o mundo. Faz sentido saber de cor os ciclos de Krebs e de Calvin-Benson ou a mecânica do DNA sem perceber o corpo das plantas? De acordo com os mesmos autores, a falta de investimento na botânica clássica está em contraciclo com a crise da biodiversidade que ameaça as sociedades modernas. A sobrevalorização do molecular reduz a utilidade social do sistema de ensino. As novas gerações perderam o contacto com o mundo biológico e, como se não bastasse, a escola aprofunda ainda mais este défice com nefastas implicações no bem-estar humano (Wilson 1984, Gullone 2000).

Uma tendência análoga percorre atualmente a Ecologia, enquanto disciplina científica, no que respeita à matematização que muitos académicos parecem esgotar em si mesma e com pouca correpondência no investimento em conhecimento ecológico e taxonómico profundo. Este último é entendido como uma fase da ciência ecológica dita «de Naturalismo», em que se investiu no conhecimento taxonómico e na descrição de organismos, ecossistemas e territórios por via da recolha intensa de grandes volumes de dados. As capacidades computacionais e de recolha distribuída de dados em rede, desde sequências de bases de genomas inteiros de inúmeros organismos a bases de dados de inventários de vegetação, facilitam uma intensa atividade numa fase científica de síntese e procura de padrões biológicos e ecológicos universais. Falamos do *Big Data* e das capacidades de modelação e simulação que derivam da disponibilidade de dados biológicos, ecológicos e ambientais globais. São exemplos de bases de dados de parcelas de inventários de vegetação, a nível ibérico e macaronésico, o SIVIM – Sistema de Información de la Vegetación Ibérica y Macaronésica; a nível europeu, o European Vegetation Archive (EVA); e, a nível mundial, o sPlot – The Global Vegetation Database. O problema não é, evidentemente, o desenvolvimento da bio- e da ecoinformática; é, ao invés, um subinvestimento material e humano em equipas capazes de dominar simultaneamente a ciência dos dados e conter valências de conhecimento biológico (taxonómico) e ecológico de campo profundo, de modo a poder responder a problemas e hipóteses científicas relevantes e prementes, sejam as ligadas às perdas de biodiversidade ou às alterações climáticas.

A ciência da vegetação ou fitossociologia contemporânea, felizmente, tem demonstrado um equilíbrio entre o conhecimento taxonómico e ecológico de base, dito naturalístico, e a sofisticação e vanguarda nos métodos de análise de dados, nos campos da estatística multivariada, modelação, análise espacial, da ciência dos dados e, mais recentemente, incluindo a informação evolutiva e filogenética na análise da vegetação. Tais desenvolvimentos têm tentado, sem renegar o legado científico passado, prosseguir a par da tendência eminentemente quantitativa e computacional das restantes ciências ecológicas.

CONVENÇÕES DE NOMENCLATURA E TERMINOLOGIA

Os nomes dos grupos taxonómicos (ou *taxa*, singular *taxon*) foram grafados em fonte romana ou itálica, dependendo da categoria. Apenas os nomes genéricos, específicos e infraespecíficos foram grafados em itálico (*e.g.*, *Celtis australis*), tendo-se optado por não italicizar os nomes dos *taxa* de categoria superior à do género, como os da família (*e.g.*, Ulmaceae), ordem, classe e divisão. De qualquer modo, o Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas, abreviado como ICN (do inglês, International Code of Nomenclature), não impõe regras a este respeito: «typography is a matter of editorial style and tradition, not of nomenclature» (Turland *et al.* 2018).

As categorias taxonómicas foram abreviadas da seguinte forma, de acordo com a Recomendação 5A do ICN:

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

Para evitar redundâncias fonéticas, os nomes das espécies foram, por vezes, abreviados, reduzindo a primeira palavra (*i.e.*, o nome do género) à primeira letra (*e.g.*, Q. *robur* para *Quercus robur* e C. *fuscatum* para *Chamaemelum fuscatum*).

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

- *phyta* em «-fitas» (divisão ou filo);
- *phytina* em «-fitinas» (subdivisão ou subfilo);
- *opsida* em «-ópsidas» (classe);
- *idae* em «-idas» (subclasse);

• *ales* em «-ales» (ordem);
• *ineae* em «-íneas» (subordem);
• *aceae* em «-áceas» (família);
• *oideae* em «-oídeas» (subfamília);
• *eae* em «-eas» (tribo);
• *inae* em «-inas» (subtribo).

Alguns exemplos: angiospérmicas, liliópsidas, 'coníferas', fabales, asteráceas, mimosoídeas.

O *PhyloCode* – Código Internacional de Nomenclatura Filogenética admite o uso de nomes informais e formais na designação dos clados (grupos monofiléticos) e estabelece regras de ortografia para o efeito. Uma vez que o *PhyloCode* não passou ainda a fase de rascunho, no presente texto todos os clados foram designados de forma informal, escritos em cursivo e iniciados com minúsculas. Nas publicações de filogenética vegetal em língua inglesa, os nomes informais dos clados geralmente terminam em «ids». Na sua tradução para português, optou-se por substituir «ids» por «ídeas» (*e.g.*, *rosids* em rosídeas e *lamids* em lamiídeas). De momento, parece ser esta a prática mais comum em língua portuguesa.

Os grados (grupos parafiléticos) estão em minúsculas cursivas e assinalados geralmente com aspas simples (*e.g.*, 'briófitos' e 'coníferas'). As relações filogenéticas entre os grupos que constituem os clados foram pontualmente expressas em formato Newick (*e.g.*, clado fixador de azoto das fabídeas = Fabales, (Rosales [Cucurbitales,Fagales]).

Em acordo com Louro (1943) e Font Quer (1985), tomaram-se como esdrúxulas e masculinas as palavras de etimologia grega derivadas de *fito* (transliteração de Φυτό), «planta», ou de *filos* (transliteração de φίλος), «amigo». Alguns exemplos: xerófito (planta adaptada a ambientes secos), heliófilo (que aprecia a luz), fitófilo (aquele que ama as plantas), espermatófito (planta com semente) e gametófito (indivíduo haploide parte integrante do ciclo de vida haplodiplonte característico das plantas terrestres). Pela mesma razão, desde que não se refiram a um *taxon* com a categoria de divisão, são incorretos os termos espermatófita, briófita e pteridófita, tão comuns na bibliografia botânica em língua portuguesa. As palavras compostas com a raiz grega *phyllo* ou *filo* (transliteração do grego moderno φύλλο), «folha», são graves, não tendo acento gráfico, como, por exemplo, esporofilo (estrutura foliar que suporta esporângios) e mesofilo (interior parenquimatoso da folha).

Segundo Louro (1943), gimnospermos, angiospermos, monocotilédones e dicotilédones são melhores do que gimnospérmicas, angiospérmicas, monocotiledóneas e dicotiledóneas, respetivamente. Nestes casos, usaram-se as versões no feminino porque estão consagradas pelo uso.

Na bibliografia portuguesa e internacional, as vernaculizações de *Magnoliophyta* e de muitos outros nomes originalmente criados de acordo com as regras do ICN para apelidar *taxa* estão a ser usadas para designar clados sem categoria taxonómica definida. Então, o sufixo *-phyta* deveria ser vernaculizado no masculino quando designar um grupo de plantas sem categoria taxonómica definida, e no feminino se se referir a um *taxon* com a categoria «divisão». Consoante o contexto, os termos espermatófitos e espermatófitas poderão estar ambos corretos. Como se defenderá, por mais de uma vez, ao longo do volume III, à escala dos grandes grupos de seres vivos não é prioritário precisar a categoria taxonómica – importante é sim identificar as hipóteses filogenéticas implícitas no seu uso. Portanto, será usado o vocábulo masculino «magnoliófitos».

Os nomes vulgares das plantas foram escritos em minúsculas e hifenizados (*e.g.*, lódão-bastardo).

A grafia dos nomes de cultivares, em acordo com o Código Internacional de Nomenclatura das Plantas Cultivadas, abreviado pela sigla inglesa ICNCP (Brickell *et al*. 2009), obedeceu a três regras (volume II): (i) primeira letra do nome em maiúscula; (ii) hifenização de todas as palavras nos nomes compostos; (iii) intercalação entre aspas simples ou, então, precedidos da abreviatura «cv.». Dois exemplos: alface 'Orelha-de-mula' e macieira cv. Starking.

AGRADECIMENTOS: VOLUME I

Estou grato aos colegas Ana Maria Carvalho, José Alberto Pereira, Paula Minhoto, Rubim Almeida da Silva, Helena Hespanhol, Henrique Pereira dos Santos, Luís Miguel Moreira e Ana Francisco pela leitura crítica de alguns capítulos. O João Lourenço alertou-me para algumas ingenuidades nas partes mais filosóficas do texto.

Endereço um agradecimento particular aos responsáveis pela edição deste volume na Imprensa Nacional-Casa da Moeda, aos colegas Luís Santos (ESAB-IPB) e Tiago Monteiro Henriques, e muito em especial, à minha professora no Instituto Superior de Agronomia no longínquo ano letivo de 1981/82, Profª Lisete Caixinhas, pelo esforço dedicado ao melhoramento do texto.

É-me impossível enumerar todos os comentários, referências bibliográficas e palavras de apoio recebidas nestes últimos anos. A todos, muito obrigado.

Agradeço penhoradamente à Câmara Municipal de Lisboa, na pessoa do Sr. Vereador de Ambiente, Estrutura Verde, Clima e Energia, José Sá Fernandes, a oportunidade de divulgar esta publicação junto do grande público.

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

Dedico ao meu gineceu...

ABREVIATURAS, SIGLAS E EXPRESSÕES LATINAS

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

QUADRO 1
Abreviaturas, siglas e expressões latinas

ca. – *circa*, aproximadamente, cerca de. Com o mesmo sentido utiliza-se o símbolo «~»
CBE – Conceito Biológico de Espécie
cf. – *confer*, conferir, ver
cv. – cultivar
e.g. – *exempli gratia*, por exemplo
et al. – *et alia*, e outros
excl. – *excluso*, excluído
fam. – família
gen. – género
ID – identificação
i.e. – isto é
ICN – Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas *
ICNCP – Código Internacional de Nomenclatura das Plantas Cultivadas**
inc. – *incluso*, incluído
lat. – em latim
M.a. – milhões de anos antes do presente
MS – matéria seca
n.b. – *nota bene*, preste atenção
o.m.q. – o mesmo que
pCO_2 – concentração atmosférica de CO_2
pO_2 – concentração atmosférica de O_2
p.p. – *pro parte*, uma parte
s.d. – sem data
s.l. – *sensu lato*, num sentido alargado do termo
s.str. – *sensu stricto*, num sentido estrito do termo
sin. – sinónimo
sing. – singular
sp. – espécie não determinada
spp. – várias espécies
subsp. – subespécie
subspp. – várias subespécies
vd. – *vide*, ver
v.i. – *vide infra*, ver mais adiante
v.s. – *vide supra*, ver antes
vs. – *versus*, contra

* Desde junho de 2018 em vigor o código de Shenzhen (Turland *et al.* 2018)
** Em vigor a oitava edição publicada em 2009 (Brickell *et al.* 2009)

Os Editores

NOTAS

1. Considerou-se sinónimos os conceitos de estrutura, morfologia e forma.
2. O **reducionismo** é uma doutrina filosófica que sustenta que a segmentação em partes da realidade é necessária, e suficiente, para explicar o todo. Para os reducionistas, sistemas tão complexos como os seres vivos ou os ecossistemas mais não são do que a soma das suas partes.
3. O porquê desta estocacidade – se ela é real ou um produto da nossa mente – fica como mote de reflexão para os leitores mais propensos à inquirição filosófica.
4. Especialidade da ecologia que tem por objeto o retorno de ecossistemas danificados (*e.g.*, pela perturbação antrópica) à estrutura, composição específica, função e processos próximos dos sistemas ecológicos menos perturbados originais.
5. A ciência é intrinsecamente reducionista-mecanicista. Do mesmo modo que o funcionamento de uma máquina é explorado pelo estudo das peças que a compõem e das forças que nelas atuam, na prática da ciência a realidade é decomposta em níveis de complexidade, e cada um destes níveis é explorado *per se*, com métodos e instrumentos próprios, procurando-se estabelecer conexões causais entre eles. O **mecanicismo biológico** parte do princípio de que seres vivos são sistemas materiais – pacotes concentrados de matéria e energia – regulados pelas mesmas leis físicas da matéria inerte. Portanto, o funcionamento do vivo é (total ou em grande parte) redutível a regras causais como o deslocamento de um líquido num tubo sob pressão.
6. As **teorias** são coleções de factos e de hipóteses bem testadas que podem ser usadas para explicar um conjunto alargado de observações e fazer predições seguras. As **hipóteses** são declarações explanatórias que fazem predições suficientemente específicas que obrigam a sua rejeição caso as predições falhem (Denison 2012).
7. Propositadamente não traduzido para evitar perdas de significado.
8. Em biologia, o «porquê?» é uma pergunta ambígua porque comporta duas questões independentes: «para quê?» e «como?» (Dennett 2017). O «para quê?» refere-se à função, cuja descrição é independente da narrativa evolucionária exigida pela pergunta «como?».
9. Exaptações *sensu* Gould & Vrba (1982).



I.
A NATUREZA E A ESTRUTURA DAS PLANTAS

1. A NATUREZA DAS PLANTAS

CONCEITO DE PLANTA

No século IV a.C., Aristóteles dividiu os seres vivos em dois grandes grupos, que, depois de Carl Linnaeus (1707-1778), foram categorizados ao nível do reino: os reinos Plantae e Animalia (= Metazoa). Em 1866, o zoólogo alemão Ernst H. Haeckel (1834-1919) reconheceu que nem todos os seres vivos são animais ou plantas e sugeriu, então sem grande sucesso no meio académico, a criação de um novo reino – o reino Protista – para absorver os atuais procariotas, os protozoários, as algas e os fungos. Durante boa parte do século XX, os livros-texto de botânica, além das plantas terrestres, incluíram no reino das Plantas todo o tipo de algas, os fungos e até alguns grupos de bactérias (Hagen 2012). Somente em 1962, quase cem anos depois da proposta de E. Haeckel, os microbiologistas R. Y. Stanier e C. B. van Niel clarificaram a dicotomia fundamental da vida entre procariotas e eucariotas, identificada na década de 1920 pelo biólogo francês Édouard Chatton (1883-1947), eliminando, em definitivo, a clássica oposição planta-animal.

Robert Whittaker (1920-1980) propôs, com um enorme êxito, um sistema de classificação alternativo à aproximação lineana, com cinco reinos (Whittaker 1969): Monera, Protista, Animalia, Fungi e Plantae. Este conhecido sistema tem uma índole funcional e ecológica – R. Whittaker era um ecólogo de vegetação. Baseia-se em três critérios:

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

As plantas são seres eucariotas, pluricelulares, autotróficos e produtores.

O sistema de Whittaker não expressa qualquer tipo de relação evolutiva: uma alface-do-mar (*Ulva lactuca*) é uma planta; outra alga verde fotossintética unicelular evolutivamente próxima da alface-do-mar, um protista. Os conhecimentos de bioquímica, fisiologia, genética e biologia evolutiva acumulados nas últimas décadas, a par da progressiva aceitação do **princípio da monofilia** (*principle of monophyly*) – os *taxa* têm de incluir todos, e apenas, os descendentes de um ancestral comum (volume II) –, implicaram uma redução significativa da circunscrição do conceito de planta e a progressiva substituição do sistema ecológico/funcional de R. Whittaker por sistemas de classificação filogenéticos. Afinal nem todas as plantas são pluricelulares, e nem todos os seres multicelulares autotróficos são plantas.

As plantas são eucariotas (domínio Eukaryota), um dos três domínios (= super-reinos) da vida celular[1] definidos por Carl Woese *et al.* (1990). Embora a origem dos eucariotas permaneça um enigma, e seja um dos maiores desafios da biologia evolutiva atual (Lane 2015), as relações filogenéticas entre os grandes grupos de eucariotas estão a convergir num consenso, entretanto incorporado nos sistemas mais atuais de classificação de grandes grupos.

O sistema de classificação de Adl *et al.* (2012) reconhece cinco supergrupos[2] de eucariotas: Opisthokonta, Amoebozoa, Excavata, SAR e Archaeplastida. *Grosso modo*, os Opisthokonta incluem, entre outros seres, os fungos (Fungi) e animais (Metazoa); as Amoebozoa e as Excavata reúnem essencialmente seres unicelulares; os oomicetas[3] (Peronosporomycetes, = Oomycetes), as algas castanhas (Phaeophyceae) e as diatomáceas (Diatomea, = Bacillariophyta) são os grupos de SAR[4] mais conhecidos; as plantas encontram-se nas Archaeplastida.

Na bibliografia atual, o nome Plantae, nem sempre com a categoria de reino, é aplicado a um agregado constituído pelas plantas terrestres e um conjunto variável de linhagens de algas. Outros autores restringem o conceito às plantas terrestres (Plantae *s.str.*). Neste texto, adoto a taxonomia do *Tree of Life* (Figura 2):

- **Plantae (plantas)** = glaucófitos (Glaucophyta) + algas vermelhas (Rodophyta) + plantas verdes (Viridiplantae) (Figura 2).

Infelizmente, o nome Plantae é equívoco porque, desde a fundação da moderna nomenclatura biológica por Linnaeus, nos meados do século XVIII, foi usado com demasiados sentidos. A solução mais parcimoniosa para este inconveniente talvez fosse substituí-lo pelo nome **Archaeplastida**[5], sem concretizar a categoria taxonómica (Adl *et al.* 2005, Adl *et al.* 2012).

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

- **Plantas verdes (Viridiplantae**[6]; *green plants*) = cloró-fitos (Chlorophyta) + estreptófitos (Streptophyta).

As **Streptophyta**, por sua vez, são constituídas por um grupo de 'algas verdes', as Charophyta[7], mais as plantas terrestres, seus descendentes diretos. Então:

- **Estreptófitos** (*streptophytes*) = 'carófitos' + plantas terrestres.

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

- **Plantas terrestres (Embryopsida**[8], **embriófitos**; *terrestrial plants, embryophytes*) = 'briófitos' + 'pteridófitos' + plantas com semente.

Sendo (Figura 3):

- '**Briófitos**'[9] (*bryophytes*) = hepáticas (*hepatics, liverworts*) + antóceros (*hornworts*) + musgos (*mosses*);
- '**Pteridófitos**' (*pteridophytes*) = licófitos (*lycophytes, lycopods*) + fetos (*ferns*);
- **Plantas com semente** (*seed plants*) = gimnospérmicas (*gymnosperms*) + angiospérmicas (**plantas com flor**; *flowering plants, angiosperms*).

Os 'briófitos' são um **grupo parafilético** (= **grado**, *paraphyletic group, grade*) porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum. As hepáticas são basais relativamente às restantes plantas terrestres. Como se verá no volume II, as primeiras plantas a colonizarem a *terra firma*, algures no final do Câmbrico (541-485 M.a.) ou no início do Ordovícico (485-458 M.a.), eram provavelmente hepáticas ou pertenciam a um grupo que as precedeu, hoje extinto (Edwards *et al.* 2014, Morris *et al.* 2018). Os 'pteridófitos' são também parafiléticos; incluem os licófitos e os fetos propriamente ditos. Os 'briófitos', os licófitos e os fetos são '**plantas de esporulação livre**' (*free sporing plants*), i.e., disseminam-se por esporos. Nas plantas com semente, os esporos ♀ estão retidos no interior do primórdio seminal e em sua vez dispersam-se sementes. As plantas com semente são o objeto deste livro.

No Quadro 2, faço um enquadramento taxonómico dos principais grupos de plantas terrestres (relações evolutivas explicitadas na Figura 3). Embora tenha optado por uma categorização formal dos grandes grupos de plantas terrestres, antecipo desde já que as categorias formais entre o domínio e a classe, inclusive, são, na prática, dispensáveis (volume II). Por essa razão, como se refere no «Prólogo», optei por aplicar de forma quase indiscriminada o sufixo «fitos» na designação dos grandes grupos de plantas terrestres.

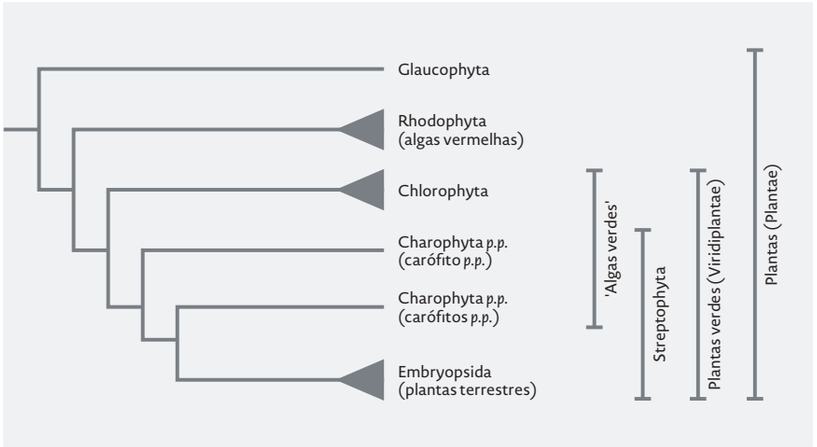


FIGURA 2
Relações evolutivas entre os grupos basais de plantas
As aspas simples assinalam os grupos parafiléticos. N.b.: as algas verdes são um grupo parafilético porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum (excluem as plantas terrestres) estando, por isso, grafados entre aspas simples. [Filogenia baseada em Leliaert *et al.* (2012) e Figueroa-Martinez *et al.* (2019).]

QUADRO 2
Enquadramento taxonómico da classe Embryopsida (plantas terrestres). Baseado em Adl *et al.* (2005), Chase & Reveal (2009), Christenhusz *et al.* (2011) e Schuettpelz *et al.* (2016)

Categoria taxonómica	*Taxa*	Nome vulgar
Sem categoria formal	Eukaryota	Eucariotas
Sem categoria formal	Archaeplastida	Linhagem verde ou plantas
Sem categoria formal	Viridiplantae	Plantas verdes
Sem categoria formal	Streptophyta	Estreptófitos
Classe	Embryopsida	Plantas terrestres, embriófitos
Subclasse	Marchantiidae	Hepáticas
Subclasse	Bryidae	Musgos
Subclasse	Anthocerotidae	Antóceros
Subclasse	Lycopodiidae	Licófitos, licopódios
Subclasse	Equisetidae	Equisetidas, equisetófitos, equisetas, cavalinhas
Subclasse	Ophioglossidae*	Ophioglossidas, ophioglossófitos, psilotófitos**
Subclasse	Marattiidae	Marattiidas, marattiófitos
Subclasse	Polypodiidae	Polipodiidas, polipodiófitos, fetos verdadeiros, fetos leptoesporangiados
Subclasse	Ginkgoidae	Ginkgoídas, ginkgófitos, ginkgos
Subclasse	Cycadidae	Cicadidas, cicadófitos, cicas
Subclasse	Cupressidae***	Cupressidas, cupressófitos
Subclasse	Pinidae	Pinidas, pinófitos
Subclasse	Gnetidae	Gnetidas, gnetófitos
Subclasse	Magnoliidae	Angiospérmicas, magnoliófitos, magnoliidas, plantas com flor

* Psilotidae até há bem pouco tempo.
** Designação mais corrente na bibliografia.
*** Pinidae s.l. (Pinales + Araucariales + Cupressales) é provavelmente parafilética (Li *et al.* 2017; Ran *et al.* 2018). A solução passa por recuperar a subclasse Cupressidae (Araucariales + Cupressales) não admitida por Christenhusz *et al.* (2011).

Uma vez que este texto versa as plantas com semente, e as 'plantas de esporulação livre' são ciclicamente recordadas, impõe-se, desde já, uma importante questão: o que é uma planta terrestre? As plantas terrestres são um *taxon* monofilético (= **clado**; *clade*) de plantas adaptadas a ambientes terrestres, secundariamente aquáticas, cujos elementos partilham um conjunto alargado de características herdado de um ancestral comum. O Quadro 3 resume as principais características funcionais e estruturais deste importante grupo de seres vivos, a serem desenvolvidas ao longo deste livro. No Quadro 4, comparo vários grupos de plantas, neste caso incluindo as algas.

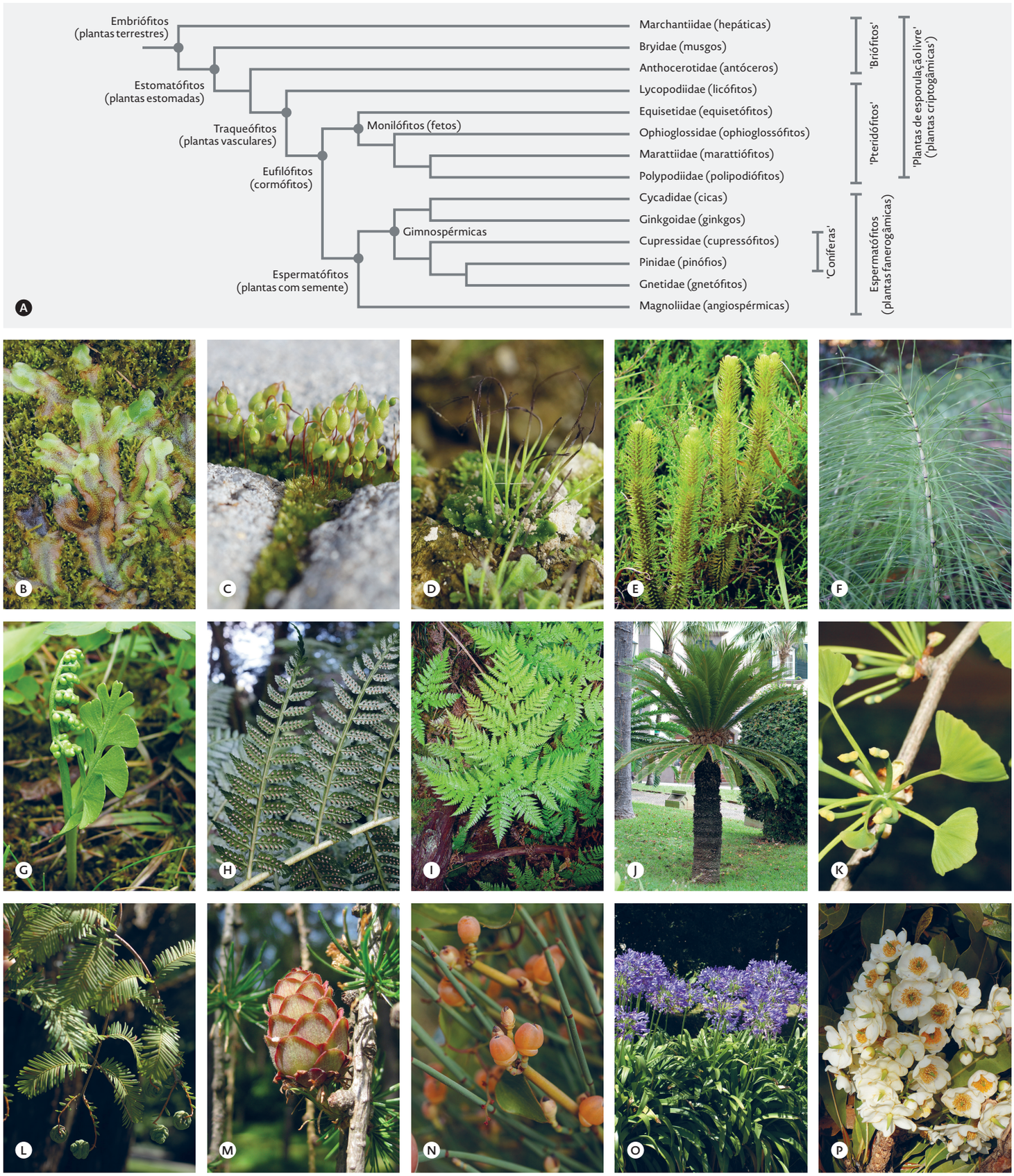


FIGURA 3
Relações evolutivas entre os grandes grupos de plantas terrestres.
A) Filogenia baseada em Liu *et al.* (2014) e Yang *et al.* (2019) para os 'briófitos', Testo & Sundue (2016) e Schuettpelz *et al.* (2016) para os fetos, Ran *et al.* (2018) para as gimnospérmicas e Ruhfel *et al.* (2014) para as angiospérmicas; nomenclatura resumida no Quadro 2. **B)** *Conocephalum conicum* (Conocephalaceae, Marchantiidae). **C)** *Bryum dichotomum* (Bryaceae, Bryidae). **D)** *Phaeocerus sp.* (Notothyladaceae, Anthocerotidae). **E)** *Huperzia dentata* (Huperziaceae, Lycopodiidae). **F)** *Equisetum telmatea* (Equisetaceae, Equisetidae). **G)** *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae, Ophioglossidae). **H)** *Marattia laevis* (Marattiaceae, Marattiidae). **I)** *Culcita macrocarpa* (Culcitaceae, Polypodiidae). **J)** *Cycas revoluta* (Cycadaceae, Cydadidae). **K)** *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoidae). **L)** *Metasequoia glyptostroboides* (Cupressaceae, Cupressidae). **M)** *Larix decidua* (Pinaceae, Pinidae). **N)** *Ephedra fragilis* (Ephedraceae, Gnetidae). **O)** *Agapanthus africanus* (Amaryllidaceae, Magnoliidae). **P)** *Lophira lanceolata* (Ochnaceae, Magnoliidae). [A) original; B-F e H-P) fotografias do autor; G) Wikimedia Commons.]

QUADRO 3
Principais características estruturais e funcionais das plantas terrestres. Baseado em Ingrouille & Eddie (2006) com adições

Característica	Descrição
Estrutura celular eucariótica	Células com um núcleo e outras estruturas intracelulares complexas encerradas por membranas.
Multicelularidade	Indivíduos com mais de uma célula; células com diferentes funções e interdependentes entre si.
Imobilidade	Organismos fixos ao substrato durante grande parte do seu ciclo biológico, com fases de dispersão breves sob a forma de propágulos (*e.g.*, rizomas), esporos ('plantas de esporulação livre'), ou pólen e sementes (espermatófitos).
Estrutura modular	Indivíduos constituídos pela repetição de unidades multicelulares discretas, *i.e.*, por **módulos**, de grande autonomia funcional (semiautónomos) («Estrutura modular das plantas. Totipotência celular»).
Elevada plasticidade fenotípica	Capacidade de um determinado genótipo alterar a sua morfologia em função das condições ambientais («Estrutura modular das plantas. Totipotência celular»).
Crescimento indeterminado	Indivíduos crescem continuamente até à senescência, ainda que este crescimento possa ser interrompido por períodos de quiescência/dormência mais ou menos prolongados («Organização do corpo das plantas com semente»).
Paredes celulares celulósicas	Estrutura rígida que envolve o protoplasma maioritariamente constituída por celulose, um polímero de α-glicose.
Cutícula	Camada externa não celular, cerosa, de proteção dos órgãos aéreos primários («Epiderme»).
Revestimento de algumas estruturas reprodutivas com esporopolenina	Biopolímero complexo, de composição química mal conhecida, muito resistente à agressão química, empregado pelas plantas na proteção de esporos e grãos de pólen contra os raios UV e a dessecação («Pólen»).
Fotoautotrofia	Produzem compostos orgânicos complexos e ricos em energia a partir de moléculas inorgânicas simples (*e.g.*, H_2O, CO_2, K+, e NO_3-), e da energia química (sob a forma de ATP) e do poder redutor (sob a forma de NADPH2) gerados pelas moléculas de clorofila excitadas pela luz solar.
Órgãos assimiladores* com uma elevada relação superfície/volume	Elevada relação superfície/volume conseguida através da redução da espessura das folhas e do diâmetro das raízes; uma consequência da fototrofia e do consumo de alimentos inorgânicos diluídos («Volume e superfície nas plantas»).
Estomas	Pequenas aberturas com células-guarda por onde se processam as trocas gasosas com o exterior na superfície dos órgãos aéreos primários («Anatomia da folha [nomofilo]»). Os estomas são exclusivos do esporófito; não têm estomas os esporófitos das hepáticas e de alguns grupos de musgos e antóceros (Merced & Renzaglia 2017).
Órgãos especializados na absorção de nutrientes do solo	Rizoides (nos 'briófitos' e no protalo dos 'pteridófitos') ou sistema radicular (no esporófito dos 'pteridófitos' e das plantas com semente) («Natureza e funções da raiz»).
Órgãos fotossintetizadores suportados por um sistema tubular rígido	Sistemas de caules com folhas *s.l.*, *i.e.*, com filídios nos musgos, microfilos nos licófitos ou megafilos nos eufilófitos (= fetos + plantas com semente) («Natureza e funções da folha»).
Ciclo de vida haplodiplonte heteromórfico	Com meiose desfasada da fecundação e alternância de duas gerações – fases haploide (gametófito) e diploide (esporófito) – de distinta morfologia («Ciclos de vida das plantas terrestres»).
Anterídios e arquegónios	Órgãos onde se diferenciam, respetivamente, gâmetas ♂ e ♀ (tremendamente simplificados nos espermatófitos; «Ciclos de vida das plantas terrestres»).
Esporângios	Órgãos onde se diferenciam esporos («Ciclos de vida das plantas terrestres»).
Embrião	Rudimento do esporófito; estrutura multicelular protegida por um tecido multicelular haploide (nos 'briófitos', 'pteridófitos' e gimnospérmicas) ou triploide (nas angiospérmicas) («Ciclos de vida das plantas terrestres»).

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

QUADRO 4
Comparação resumida dos grandes grupos de plantas

Grupo	N.º de espécies *	Geração dominante no ciclo de vida	Embrião	Esporulação livre	Estomas no esporófito	Tecidos vasculares	Cormo (raiz, caule e megafilos)	Semente	Flor e fruto
Algas glaucófitos algas vermelhas algas verdes	**>21 000** 15 7000 14 000	Sem alternância de gerações e domínio do gametófito**	Não	Sem esporos	Não	Não	Não	Não	Não
'Briófitos' hepáticas musgos antóceros	**>13 000** 7266 16 000 220	Gametófito (n)	Sim	Sim	 Não Sim** Sim**	Não	Não	Não	Não
Licófitos	**1340**	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não	Não
Fetos ophioglossófitos marattiófitos polipodiófitos	**10 892** 110 120 10 662	Esporófito (2n)	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Não	Não
Gimnospérmicas cicadófitos ginkgófitos cupressófitos pinófitos gnetófitos	**1045** 317 1 390 225 112	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Angiospérmicas	**246 366**	Esporófito (2n)	Sim	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim

* Estimativa do número de espécies extraída de Roskov *et al.* (2019).
** Com exceções.

ORGANIZAÇÃO DO CORPO DAS PLANTAS COM SEMENTE

Desenvolvimento e senescência

O termo **desenvolvimento** (= **ontogénese**; *ontogenesis*) refere-se à história das transformações estruturais vividas por um indivíduo, ou por uma parte de um indivíduo (*e.g.*, um ramo ou uma flor), desde o embrião, ou de um meristema, até à senescência. Por exemplo, diz-se que os espinhos folheares[10] e caulinares têm uma ontogénese distinta porque os primeiros são folhas modificadas e os segundos caules modificados («Homologia e analogia. Princípio da homologia»).

O desenvolvimento das plantas envolve dois processos distintos: (i) crescimento e (ii) diferenciação.

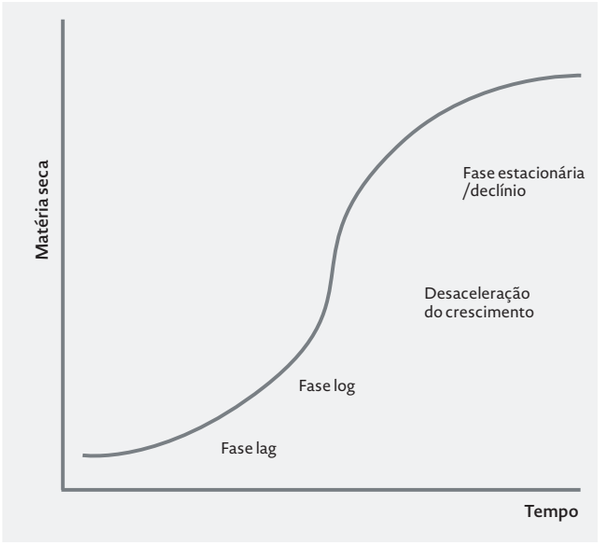


FIGURA 4
Curva de crescimento das plantas. [Original.]

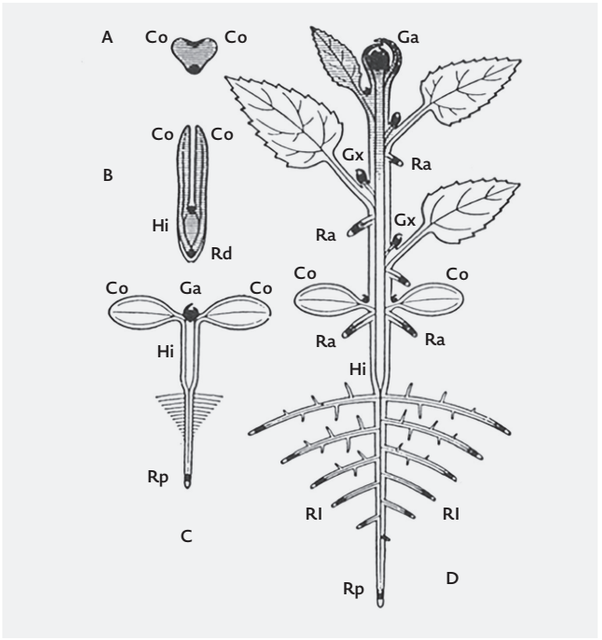


FIGURA 5
Estrutura do embrião (cormo embrionário) e do cormo pós-embrionário de uma 'dicotiledónea'.
A) Embrião jovem: Co – cotilédone.
B) Embrião maduro de uma semente cotiledonar: Hi – hipocótilo; Ra – radícula.
C) Plântula: Rd – raiz primária.
D) Estrutura do cormo de uma angiospérmica: Ga – gema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

O **crescimento** (*growth*) é um acréscimo da massa de células vivas originado pela multiplicação (mitose) e alongamento das células, geralmente associado a um aumento irreversível de tamanho e a um aumento de **matéria seca** (biomassa em verde menos o peso da água). O crescimento é um processo quantitativo no sentido em que pode ser medido diretamente com fitas métricas ou balanças, por exemplo. Entende-se por **velocidade ou taxa de crescimento** o aumento de peso ou da dimensão por unidade de tempo. Distinguem-se quatro fases no crescimento das plantas, sejam elas anuais ou perenes, e às escalas do indivíduo ou da população monoespecífica: (i) um período inicial de crescimento lento (fase *lag*); (ii) crescimento rápido de tipo exponencial (fase *log*); (iii) redução progressiva da velocidade de crescimento; e (iv) a anulação da acumulação de biomassa e eventual declínio (fase estacionária). Estas quatro fases desenham uma sigmoide num gráfico a relacionar tempo com crescimento (Figura 4). Parece que as árvores individuais não seguem este padrão porque a taxa de crescimento não decai com a idade (Stephenson *et al.* 2014).

O crescimento refere-se a mudanças quantitativas no corpo das plantas, enquanto a diferenciação expressa alterações qualitativas. O número de tipos celulares, tecidos, órgãos e, em última instância, a fisionomia

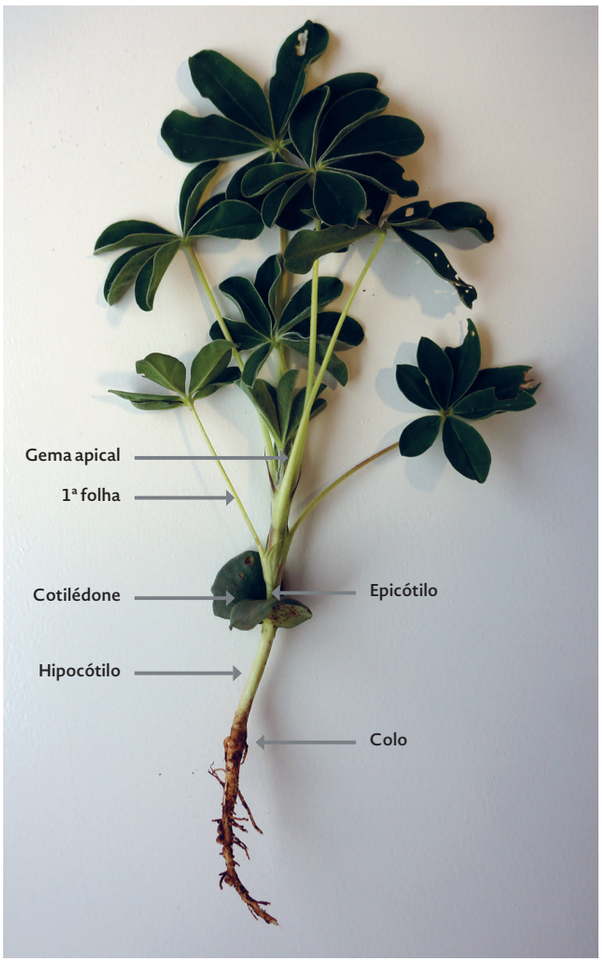


FIGURA 6
Estrutura do cormo. Plântula de *Lupinus albus* (Fabaceae); comparar com a Figura 5. [Fotografia do autor.]

das plantas são uma consequência da **diferenciação**[11] (*differentiation*) celular. A diferenciação é uma especialização das células em determinadas funções, necessariamente precedida pela transição entre diferentes programas genéticos a nível meristemático – a passagem da fase vegetativa à fase reprodutiva é, talvez, o melhor exemplo («Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário»). O estudo da regulação da diferenciação nas plantas é um objeto clássico da fisiologia vegetal que ultrapassa os objetivos deste livro.

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

Órgãos fundamentais

A homogeneidade do ambiente aquático ancestral foi pouco propícia à especialização celular e morfológica das plantas (Niklas 2016). Na *terra firma*, os recursos encontram-se em dois compartimentos distintos, solo e atmosfera, facto que forçou a evolução de estruturas especializadas no corpo das plantas terrestres. O esporófito – a fase diploide do ciclo de vida das plantas terrestres – das plantas vasculares é constituído por três **órgãos fundamentais**: raiz, caule e folhas (Troll 1948 cit. Classen-Bockoff 2001; Figuras 5 e 6). Na planta vascular arquétipo, as raízes absorvem água e nutrientes e ancoram o corpo da planta ao solo; os caules providenciam suporte mecânico e o transporte de substâncias entre a raiz e a parte aérea, e vice-versa; as folhas sequestram carbono da atmosfera sob a forma de moléculas carbonadas complexas com a intervenção da luz solar. Todas as estruturas das plantas resultam de modificações ao longo do ciclo de vida (**mudanças ontogénicas**; *ontogenetic changes*) ou durante o processo evolutivo (**mudanças evolutivas**; *evolutionary changes*) de um destes três órgãos. A flor, por exemplo, é um ramo curto muito modificado, com folhas especializadas na reprodução sexuada.

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

As raízes e os caules exibem a nível anatómico uma simetria radial e, geralmente, têm um **crescimento indeterminado** (*indeterminate growth*). As folhas, pelo contrário, são, salvo raras exceções, determinadas e de simetria bilateral («Interações ecológicas com plantas»).



FIGURA 7
Folhas de crescimento indeterminado. A *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae, Gnetidae) produz dois, eventualmente três, pares de folhas (von Willert 1993). O primeiro par – os cotilédones – é substituído por duas folhas opostas longas (até 4 m) persistentes durante toda a vida da planta (von Willert 1995). A produção de novas folhas cessa em seguida, ficando a planta truncada na extremidade distal. As duas folhas alongam-se continuamente pela base a partir de meristemas intercalares foliares situados na interface da folha com a coroa. A destruição dos meristemas intercalares pela herbivoria compromete irremediavelmente a sobrevivência da planta. [Angola, Deserto do Namibe; fotografia do autor.]



FIGURA 8
Caules articulados de *Casuarina equisetifolia* (Casuarinaceae). N.b.: folhas verticiladas escamiformes, muito curtas. [Cortesia de Paulo Araújo.]

Nos órgãos de **crescimento determinado** (*determinate growth*, «Alongamento rameal»), como sejam as folhas e alguns tipos de caules (*e.g.*, esporões), o crescimento e a diferenciação estão sujeitos a um estreito controlo genético, pouco sensível a fatores ambientais. As folhas representam um caso extremo de determinação porque, concluída a sua diferenciação, mantêm a mesma forma e estrutura interna até à senescência. Estão descritas algumas, muito raras, exceções. As folhas têm crescimento indeterminado na *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae, Gnetidae) (Figura 7) e em vários membros da família das Gesneriaceae.

As raízes inserem-se, geralmente, no **colo** (região de encontro do caule com o sistema radicular) ou em outras raízes. As **raízes adventícias** (*adventitious roots*), por definição, são emitidas por raízes lenhosas ou inserem-se em qualquer ponto da parte aérea, sobretudo nos nós dos caules, imediatamente abaixo da inserção das folhas («Tipos de raízes»). As raízes jamais possuem folhas, embora, por vezes, possam diferenciar gemas adventícias que, mais tarde, dão origem a novos caules e folhas. Os caules de origem radicular são designados, respetivamente, nas plantas lenhosas por **pôlas ou rebentões radiculares**, e nas plantas herbáceas vivazes por **rebentos radiculares** (Quadro 54).

As folhas inserem-se, num padrão regular, obliquamente nos **nós** (= **verticilos caulinares**; *node*) (Figuras 5-D e 6). O **entrenó** (*internode*) corresponde à porção de caule entre dois nós sucessivos. Nas éfedras (Ephedraceae) e nas casuarinas (Casuarinaceae), os entrenós destacam-se com facilidade – são **articulados** (Figura 8). Na axila de cada folha encontra-se, geralmente, pelo menos uma **gema** («Gemas»; *bud*), *i.e.*, um aglomerado de células indiferenciadas com capacidade meristemática («Meristemas»), envolvido por esboços de folhas complementado, ou não, por um revestimento externo de folhas de proteção escamiformes (catafilos, «Tipos de filomas»). A queda das folhas deixa uma **cicatriz foliar** (*leaf scar*) no nó, cuja forma tem valor diagnóstico em algumas famílias de plantas com flor (*e.g.*, Moraceae; Figura 215-E). Na extremidade distal dos ramos situa-se uma **gema apical** (*apical bud*), e no seu interior um **meristema apical caulinar**. As **gemas axilares** (*axilary buds*), e os respetivos **meristemas axilares**, localizam-se, como se depreende do termo, na axila das folhas (Figuras 5-D e 6). Os meristemas apicais alongam os caules; os meristemas axilares ramificam-nos.

Nas plantas com semente, a formação do cormo inicia-se com a germinação da semente e, implicitamente, com a retoma do crescimento do embrião. O cormo embrionário consta de (Figuras 5-B e 203):

- **Radícula** (raiz embrionária; *radicle*) – esboço de raiz;
- **Cotilédones** (*cotyledon*) – filomas embrionários ricos em reservas ou com uma função haustorial («**Embrião**»);
- **Plúmula** ou **gémula** (*plumule*) – esboço de caule com folhas embrionárias a envolverem o meristema apical embrionário.

Nas eudicotiledóneas, os entrenós situados abaixo e acima dos cotilédones são conhecidos, respetivamente, por **hipocótilo** (*hypocotyl*) e o **epicótilo** (*epicotyl*). Nas Poaceae, o primeiro entrenó do caule acima do escutelo[12] («Semente e germinação do milho-graúdo») merece uma designação especial: **mesocótilo** (*mesocotyl*; Figura 307-B). O **colo** corresponde à zona de transição entre a raiz e o caule. Na semente, como se verá, o embrião está acompanhado por tecidos de reserva, e o conjunto «embrião + tecidos de reserva» envolvido por um tegumento.

O corpo de plantas e animais: análise comparativa

As plantas e os animais divergem há *ca.* 1250 M.a. (Gibson *et al.* 2017), desde o momento em que a cianobactéria ancestral de todos os cloroplastos ficou retida e se reproduziu no interior da alga primordial. Enquanto os animais prosseguiram na senda da heterotrofia herdada do último ancestral comum aos dois clados, as plantas exploraram as oportunidades evolutivas abertas pela autotrofia. Estão em causa duas formas antitéticas de obter energia. Não surpreende, por isso, que a ontogénese e a estrutura do corpo dos animais e das plantas sejam tão diferentes. Exploremos, então, o que mais os distingue.

Fotoautotrofia *vs.* heterotrofia

As plantas, e todos os seres vivos que povoam o planeta Terra, são máquinas biológicas e, como tal, sujeitos à segunda lei da termodinâmica: para crescerem, reproduzirem-se ou, simplesmente, para permanecerem

vivos, consomem e dissipam energia. Uma interrupção prolongada no abastecimento de energia traduz-se numa desorganização das células e na morte dos indivíduos. Os animais são heterotróficos: obtêm a energia de que necessitam e constroem o seu corpo a partir de compostos orgânicos complexos adquiridos por ingestão. As plantas têm um metabolismo energético muito distinto – são seres **fotoautotróficos**[13]. Pela intervenção da molécula verde, a clorofila, no processo da **fotossíntese**, sequestra a energia solar sob a forma de energia química (ATP) e poder redutor (NADPH2).

As plantas têm um anabolismo completo: produzem 100% dos seus aminoácidos, proteínas, lípidos, ácidos nucleicos, vitaminas e outras biomoléculas a partir da energia química e do poder redutor produzidos pela fotossíntese, mais a água e 20 substâncias minerais simples (*e.g.*, CO_2, K+, e NO_3-) absorvidas pelas raízes (Wise & Hoober cit. Crang *et al.* 2018). Os animais, pelo contrário, dependem de um vasto número de substâncias extraídas do corpo dos vegetais ou animais que lhe servem de alimento, ou dos resíduos por eles produzidos. Por exemplo, os humanos produzem apenas 11 dos 20 aminoácidos proteinogénicos (que fazem parte das proteínas), todos eles disponibilizados pelas plantas.

Embora seja a fonte primária de toda a matéria orgânica e energia que percorre os ecossistemas, a fotossíntese é um processo de conversão energética pouco eficiente. O máximo teórico da eficiência de conversão da energia solar incidente total em energia armazenada sob a forma de biomassa é de 4,6% nas plantas C3 e 6% nas plantas C4[14] (Zhu *et al.* 2008). Em contrapartida, a eficiência da conversão da energia solar total em energia elétrica em painéis solares fotovoltaicos experimentais ultrapassou a barreira dos 45%, e ronda os 14-19% nos modelos comerciais (Dimroth 2014). Os livros de bioquímica dizem-nos que a oxidação da glucose – o processo fundamental de produção catabólica de energia química da célula eucariota – é mais eficiente: cerca de 40%, um valor superior a um motor a combustão (*ca.* de 30%).

Transporte de fluídos aquosos e mobilidade celular

A água é o constituinte maioritário de todos os seres vivos. Porém, o papel da água na fisiologia das plantas não tem equivalente animal. Por não terem tecidos musculares capazes de gerar força, as plantas evoluíram de modo a tirar partido das propriedades físicas da água. A transpiração resultante da diferença entre a energia da água do solo e da atmosfera é suficiente para pôr em marcha um sistema circulatório, e elevar a água mais de 100 m acima do solo numa *Sequoia*. A manipulação da força gerada pela concentração diferencial de solutos através de membranas semipermeáveis – força osmótica – combinada com o relaxamento diferencial por via enzimática da parede celular controla a expansão celular, o crescimento e várias formas de movimento (Cosgrove 2016). Enquanto os animais usam os músculos para puxar e empurrar, as plantas servem-se da água para empurrar e expandirem células vivas e órgãos (Crang *et al.* 2018).

A **migração celular** a longa distância é característica de vários grupos especializados de células animais – o sangue transporta vários tipos de células, enquanto a seiva das plantas é uma solução aquosa diluída, sem células vivas. Os anterozoides das 'plantas de esporulação livre', do ginkgo e das cicas, e as células constituintes do tubo polínico das restantes gimnospérmicas e das angiospérmicas são as únicas exceções conhecidas («Fase progâmica»). A evolução da parede celular explica, pelo menos em parte, a imobilidade das células vegetais.

A imobilidade das células das plantas faz com que a orientação das divisões celulares, ocorridas a nível meristemático, estabeleça a posição das células filhas no contexto dos órgãos em desenvolvimento. A posição das células produzidas nos meristemas, por sua vez, condiciona a sua diferenciação. As células são capazes de «percecionar» a sua posição relativa nos meristemas e, em face disso, modular o perfil de expressão genética e diferenciar-se num tipo celular adequado (Kwak *et al.* 2005, Singh & Bhalla 2006).

Perceção das condições ambientais e comunicação

Os seres vivos estão expostos a inúmeros fatores de stresse ambientais como a presença de competidores e herbívoros, condições extremas de secura, calor e frio, ou a desequilíbrios nutricionais do solo. A reação ao stresse ambiental depende da perceção do ambiente exterior e da comunicação interna entre as partes (*e.g.*, entre órgãos). A comunicação entre indivíduos é igualmente adaptativa.

As plantas são sensíveis a sinais físicos (*e.g.*, às alterações da qualidade da luz, ao toque e ao consumo de partes) e químicos (*e.g.*, substâncias químicas libertadas por parasitas ou pelos caules e raízes das plantas vizinhas). A comunicação interna da leitura do ambiente exterior envolve a emissão de sinais químicos (*inc.* aumento súbito da disponibilidade de fotoassimilados) que circulam sobretudo pelo floema. Certos mecanismos de comunicação têm características análogas aos impulsos nervosos animais; *e.g.*, sinais de glutamato transmitidos ao longo do floema (Toyota *et al.* 2019). Pese embora a natureza descentralizada do corpo das plantas, só assim se explica que os estragos causados por um inseto gerem respostas por antecipação em outras folhas, ou que o crescimento de uma árvore após a perda de partes se faça de forma equilibrada.

Foi provado que as plantas comunicam entre si, através de exsudados radiculares, até que ponto a vizinhança é constituída por plantas geneticamente próximas e que essa comunicação influencia o crescimento e a

forma (Chen *et al*. 2012). As plantas emitem também compostos voláteis de aviso ao nível da canópia perante um ataque de parasitas e herbívoros (Ueda *et al*. 2012). A comunicação entre as plantas é um tema de ponta de fisiologia vegetal.

A perceção, a comunicação e a resposta a condições ambientais é um pressuposto da vida num planeta em constante mudança. Embora o propósito seja o mesmo, as variáveis ambientais percecionadas e os mecanismos e órgãos envolvidos em animais e plantas são distintos. As plantas não ouvem e os animais não sentem a falta de nutrientes minerais no solo; o fitocromo das plantas e o olho dos vertebrados são sensíveis à luz, mas evoluíram de forma independente e não geram a mesma informação. Mas as plantas não têm um sistema nervoso como os animais e muito menos um cérebro a centralizar o processamento da informação sensorial. O «mundo sensível» das plantas e dos animais tem pouco em comum.

Por falta de vocabulário adequado, a descrição dos «sentidos» das plantas é frequentemente feita com termos importados da zoologia ou da psicologia humana, facto que tem dado origem a sérios equívocos. É mais correto dizer que as plantas percecionam estímulos exteriores, alguns deles sentidos, mas de outra maneira, pelos animais; *e.g.*, temperatura, humidade do ar, comprimento do dia, intensidade da luz. Defender que as plantas têm sentimentos (*e.g.*, medo, compaixão), então, é um abuso grosseiro da metáfora.

Volume e superfície nas plantas

A química da vida é essencialmente uma química do carbono. O CO_2, o principal nutriente carbonado das plantas, é absorvido do ar pelas folhas e caules primários. O ar é uma solução gasosa à base de azoto, com uma concentração muito baixa de CO_2: ~0,04% em volume (400ppm). Os restantes nutrientes que compõem a massa das plantas são maioritariamente absorvidos pelas raízes de uma solução igualmente muito diluída – a **água do solo** –, ou extraídos da superfície dos minerais e da matéria orgânica do solo. A otimização, creio evolutiva da absorção da luz e do CO_2 fez-se através do aumento da superfície em detrimento do volume da parte aérea (maximização da relação superfície/volume). Portanto, as folhas laminares são uma adaptação à captura de luz e, em menor grau, à sequestração de CO_2. Dada a ineficiência intrínseca da fotossíntese, as plantas necessitam de grandes superfícies de coleção e conversão de energia luminosa expostas ao sol para satisfazerem as suas necessidades energéticas.

O sistema radicular foi sujeito a uma pressão evolutiva análoga. A captura de nutrientes, sobretudo dos nutrientes de baixa mobilidade como o fósforo, depende da exploração de um grande volume de solo por uma extensa rede de raízes tubulosas. Neste caso, o aumento da relação superfície/volume fez-se à custa da minimização do diâmetro das raízes.

François Hallé (2002) estimou que a superfície externa da parte aérea (caules + folhas) de uma árvore com 40 m de altura possa ultrapassar 1 ha. A superfície das raízes é ainda maior. A relação superfície da parte aérea/superfície da parte subterrânea é muito variável, Hallé (2002) refere um valor meramente indicativo de 1:130. Assim sendo, a superfície externa das raízes da tal árvore de 40 m pode atingir os 130 ha! Este valor é substancialmente maior se for contabilizada a superfície das hifas dos fungos micorrízicos («Micorrizas»).

Os animais como seres unitários

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

O produto da embriogénese animal é uma edição minimalista de um indivíduo adulto, com todos os órgãos já iniciados. As estruturas externa e interna dos animais unitários – *e.g.*, o sistema vascular, o número de membros e a posição espacial do aparelho digestivo ou dos pulmões de um mamífero ou de uma ave – mantêm-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embrionário (Figura 9). E o volume e a massa do corpo estabilizam no estado adulto. Os insetos holometábolos[15], embora sofram modificações estruturais muito profundas durante o desenvolvimento, transitam de forma determinada entre os estádios de ovo, larva, crisálida e adulto, e os adultos são semelhantes entre si e de forma definitiva. As células estaminais animais têm, nos indivíduos adultos, a função de repor células especializadas de duração limitada (*e.g.*, células do sangue ou da pele) (Baürl & Laux *et al*. 2003). Nas plantas, como se verá, as células estaminais geram novos órgãos («Meristemas»).

As partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e têm, aproximadamente, a mesma idade, ainda que coexistam células mais velhas e mais jovens. Hierarquizadas porque são constituídas por um elevado número de tipos celulares especializados (mais de 200 na espécie humana [Oliveira & Valente 2012]), por sua vez, organizados em múltiplos tipos de tecidos, órgãos e sistemas, com funções definidas e permanentes. A organização hierárquica e a interdependência funcional são tão profundas que os indivíduos necessitam de todas, ou de quase todas, as suas partes para se manterem funcionais. Um vertebrado não vive sem coração e a falta de um membro locomotor, por

exemplo, compromete seriamente o seu sucesso reprodutivo. A integração funcional estende-se à morfologia e às relações forma-função, a tal ponto que os paleontólogos de vertebrados estão habituados a reconstruir esqueletos, corpos e ecologias a partir de miscelâneas de poucos ossos e dentes – um luxo raro em paleobotânica (Cronquist 1988).

Há uma correlação inversa universal entre a especialização funcional das células e a totipotência celular[16]: os tipos celulares animais muito especializados, em condições normais, são incapazes de reverter à condição de célula estaminal. Este facto ajuda a explicar por que razão a reposição de partes perdidas por efeito da idade, doença, acidente ou predação (*e.g.*, morte de células cerebrais, tecido cardíaco necrosado, ou a perda de membros ou órgãos) é muito limitada nos grupos animais de simetria bilateral.

A dimensão e as estruturas interna e externa dos seres unitários encontram-se sob um rigoroso controlo do genoma, sendo, por isso, pouco sensíveis a fatores ambientais (Figura 9). O número e a forma dos órgãos reprodutivos nos animais são determinados numa fase embrionária (Graham *et al.* 2010). Com mais ou menos recursos, o número de órgãos e a sua disposição espacial são constantes – nos mamíferos só há um coração, os rins são dois, e quatro os membros, dois superiores e dois inferiores. As plantas produzem **órgãos vegetativos** (*e.g.*, filídios, raízes, caules e folhas) e **órgãos reprodutivos** (*e.g.*, anterídios, cones e flores) em número variável e, frequentemente, de forma escalonada ao longo do tempo. Consequentemente, o corpo dos animais só em parte pode ser ajustado à disponibilidade de recursos. Este ajustamento ocorre antes ao nível da população através de variações da densidade populacional – os animais multiplicam-se com celeridade quando o alimento abunda; na falta de alimento, migram ou morrem de fome em massa.

Estrutura modular das plantas. Totipotência celular

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

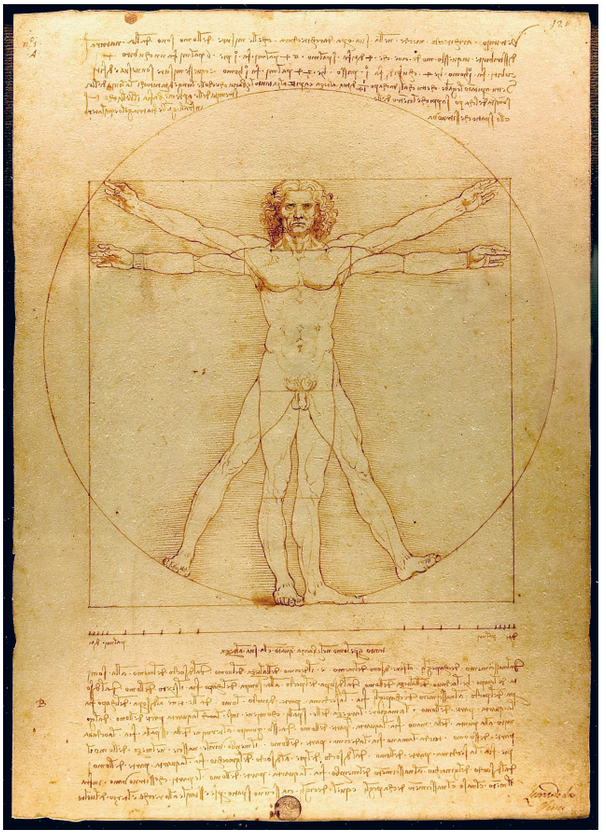


FIGURA 9
O corpo animal. As partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e têm, aproximadamente, a mesma idade. As estruturas externa e interna têm um forte controlo genético e mantêm-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embrionário. Genericamente, os homens adultos são mais semelhantes entre si do que duas plantas coespecíficas. O homem Vitruviano de Leonardo da Vinci (*ca.* 1490) é uma representação fidedigna da forma humana; uma tarefa difícil de realizar com muitas plantas. [Wikimedia Commons.]

A estrutura modular apenas se concretiza na parte aérea do corpo das plantas. As raízes não se decompõem em módulos exteriormente evidentes e têm um crescimento oportunístico, dirigido pelos gradientes de oxigénio, água e nutrientes no solo. Os caules, pelo contrário, são construídos através do «encaixe» sucessivo, como numa construção de lego, de um módulo elementar – o **fitómero** (= **metâmero**; *metamer, phytomer*) – constituído por um entrenó[17], um nó e uma ou mais folhas com os respetivos meristemas axilares[18] (Figura 10). O fitómero, por sua vez, organiza-se em módulos de complexidade crescente; *e.g.*, ramos e sistemas de ramos. O crescimento da parte aérea é menos oportunístico do que o das raízes, caso contrário, a copa das árvores seria fortemente assimétrica, dirigida para onde vem a luz – e, nas latitudes mais elevadas do hemisfério Norte, as árvores tombariam com a idade para sul, e para norte no hemisfério Sul.

As plantas ajustam o **número**, a **disposição espacial** e, como refiro mais adiante, a identidade e a forma dos módulos, às condições ambientais (*e.g.*, temperatura) e à disponibilidade de recursos (*e.g.*, água, luz e nutrientes). Por outras palavras, as plantas ajustam a sua dimensão e arquitetura aos níveis de stresse ambiental. Quando as condições ambientais são propícias e os recursos abundantes, os meristemas caulinares ativos são mais numerosos, o número de módulos produzidos por meristema e o seu comprimento aumentam, os caules são mais ramificados e mais longos, e as inflorescências mais numerosas e com mais flores. Em condições de elevado stresse ambiental, são construídos menos



FIGURA 10
Fitómero.
A) Fitómero nas monocotiledóneas (gramínea): a – fitómero; b – bainha da folha; c – limbo da folha.
B) Fitómero nas dicotiledóneas (*Jasminum fruticans*, *Oleaceae*). [Fotografias do autor.]



FIGURA 11
Plasticidade fenotípica dos módulos. Plantas de trevo-branco (*Trifolium repens*, Fabaceae) não perturbadas **(A)** e intensamente perturbadas pela herbivoria **(B)**. As plantas sujeitas a desfoliação intensa e contínua têm folíolos pequenos, pecíolos curtos frequentemente peludos e estolhos finos com entrenós curtos. Estas características regridem com suspensão do pastoreio (Brougham 1958). N.b.: a dimensão das inflorescências e das flores é largamente independente da pressão de pastoreio – não são plásticas como o corpo vegetativo. [Fotografias do autor.]

módulos e estes são mais curtos, e as plantas têm um hábito mais congesto. Sob uma secura edáfica extrema, as plantas reduzem o número de partes aéreas, rejeitam ramos («Cladoptose») e/ou folhas e, eventualmente, antecipam a produção de flores e frutos. O sistema radicular é igualmente deprimido pela escassez de recursos («Plasticidade fenotípica do sistema radicular»).

Além do número e do arranjo espacial dos fitómeros, o desenvolvimento dos organismos modulares envolve duas outras componentes: a (i) plasticidade dos módulos e a (ii) identidade dos módulos. Comecemos por ver alguns exemplos de **plasticidade dos módulos**. As plantas pratenses sujeitas a uma herbivoria por mamíferos intensa tendem a apresentar folhas pequenas, entrenós curtos e um hábito prostrado (Figura 11). Num mesmo indivíduo, a dimensão dos entrenós e das folhas é influenciada pela exposição à luz: os ramos mais expostos ao sol têm, frequentemente, folhas mais pequenas, enquanto os ramos estiolados exibem entrenós mais longos e folhas maiores e mais delgadas, de cutícula menos espessa, e ricas em clorofila. A falta de água e a infertilidade da terra deprimem o comprimento dos módulos. Todos estes casos são exemplos de **plasticidade fenotípica** (*phenotypic plasticity*) porque as alterações na forma são controladas diretamente pelo ambiente.

A **identidade dos módulos** depende do programa genético expresso a nível meristemático. A mudança de programa é controlada por uma combinação diversa de fatores endógenos (*e.g.*, determinados pela idade ou a direção dos ramos) ou exógenos (*e.g.*, determinados pela qualidade da luz, fotoperíodo ou temperatura) (Mathews & Kramer 2012). Um meristema pode começar por produzir folhas juvenis; em seguida, folhas maduras; depois, brácteas e, finalmente, peças da flor. Os novos fitómeros de um caule podem surgir engrossados e diferenciar um tubérculo, ou serem muito curtos e organizarem-se numa roseta de folhas,

por exemplo. Geralmente, o câmbio de identidade dos módulos é gradual na conversão das folhas juvenis em adultas e abrupto na diferenciação da flor («Juvenilidade. Indução e diferenciação florais»).

O corpo das plantas contém um vasto número de células totipotentes concentradas nos meristemas e no tecido fundamental parenquimatoso que enche os seus órgãos («Tecidos definitivos simples»). A capacidade de reversão para uma condição meristemática das células parenquimatosas, conjugada com a estrutura modular, explica a facilidade com que as plantas repõem ou compensam a perda de partes. Quando uma árvore, por qualquer motivo, perde uma fração significativa da sua copa, ativam-se gemas dormentes, ou diferenciam-se gemas adventícias, que iniciam a reconstrução da região danificada. Em casos extremos, a copa de uma árvore pode ser totalmente eliminada e restaurada em seguida. Rolam-se as copas dos castanheiros infetados com doença da tinta (*Phytophthora cinnamomi*, Heterokontophyta) para estimular a emissão de raízes sãs e conter o avanço da doença no sistema radicular; poucos anos depois, as árvores têm uma nova copa e um sistema radicular parcialmente renovado. Muitas das árvores seculares de parques históricos passaram por vários ciclos de eliminação e reposição da canópia através de ramos epicórmicos («Ramos epicórmicos»).

Mecanismos análogos explicam a facilidade com que se propagam vegetativamente as plantas com fragmentos de caules, de raízes ou folhas, com gomos isolados ou com pequenos aglomerados de células nas técnicas de micropropagação. Algumas espécies lenhosas, e as plantas herbáceas com intensa propagação vegetativa (*e.g.*, por rizomas ou bolbos), são virtualmente imortais porque as partes que, por qualquer razão, colapsam são continuamente substituídas por outras novas. A resistência à herbivoria das gramíneas pratenses resulta, também, da sua estrutura modular: os animais herbívoros consomem biomassa aérea que posteriormente é restituída por meristemas intercalares e/ou por meristemas axilares («Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas»). Em alternativa ou em complemento à reposição, as partes perdidas podem ser compensadas por um crescimento mais vigoroso, mais ou menos descentralizado, de outras. Os frutos das árvores de fruto comerciais têm maior calibre e mais sementes, se um número significativo de flores for eliminado com uma poda em verde, por métodos químicos ou por uma geada tardia.

O crescimento por módulos e duas das suas consequências – a cladoptose e a totipotência celular – são essenciais para as plantas ultrapassarem a heterogeneidade ambiental espacial e temporal e as limitações impostas à captura de recursos pela sua natureza séssil, *i.e.*, pela imobilidade. Pela mesma razão, os animais sésseis geralmente também têm uma estrutura modular (*e.g.*, corais). A dormência («Quiescência e dormência dos gomos», «Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes») e outros mecanismos (*e.g.*, ciclo de vida anual) têm uma função similar. Em face da escassez, os animais movem-se em busca de alimento ou morrem; as plantas fazem-se pequenas, deprimem o metabolismo, aquietam-se e, eventualmente, contraem a biomassa viva.

Em resumo, as plantas têm um corpo flexível em massa, volume e forma. Consoante a sua história de vida, indivíduos coespecíficos com a mesma idade podem ter um tamanho e fisionomias muito distintas. A plasticidade fenotípica do corpo das plantas não tem paralelo no reino animal. A plasticidade é uma componente essencial do ajustamento da forma ao meio num ser séssil que não pode deslocar-se em busca de condições mais propícias. Por outro lado, a plasticidade fenotípica amplia o nicho ecológico porque permite a ocupação de novos habitats sem um período de ajustamento genético por evolução por adaptação. Explica, por exemplo, porque certas espécies são invasoras bem-sucedidas em ambientes distintos dos ambientes originais (Levin 2010). As plantas com flor são mais plásticas do que as restantes plantas vasculares ('pteridófitos' + gimnospérmicas), facto que ajuda a explicar o seu sucesso evolutivo (volume II).

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

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

Simetria

A **simetria** (*simetry*), por definição, consiste na repetição regular, geneticamente determinada, de elementos estruturais iguais ou similares (Figura 12). A maioria dos animais, mais concretamente os *taxa* do clado dos Bilateria (*inc.* artrópodes e vertebrados), tem uma simetria bilateral dorsiventral definida nas primeiras fases da embriogénese que emerge diretamente da direcionalidade do seu movimento sob o efeito da força da gravidade (Westerkamp & Claßen-Bockhoff 2007). As patas dos insetos estão sempre dirigidas para a interface com o substrato numa posição ventral. As asas, necessariamente, estão inseridas por cima das patas. As simetrias externas das plantas são bem mais complexas (Quadro 5).

QUADRO 5
Tipos de simetria

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

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

Crescimento indeterminado nas plantas

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

As plantas estão «condenadas» a crescer, com interrupções cíclicas, é certo, até à senescência/morte. Uma planta pode ter centenas de anos, mas, todos os anos, é reabastecida de tecidos jovens provenientes dos

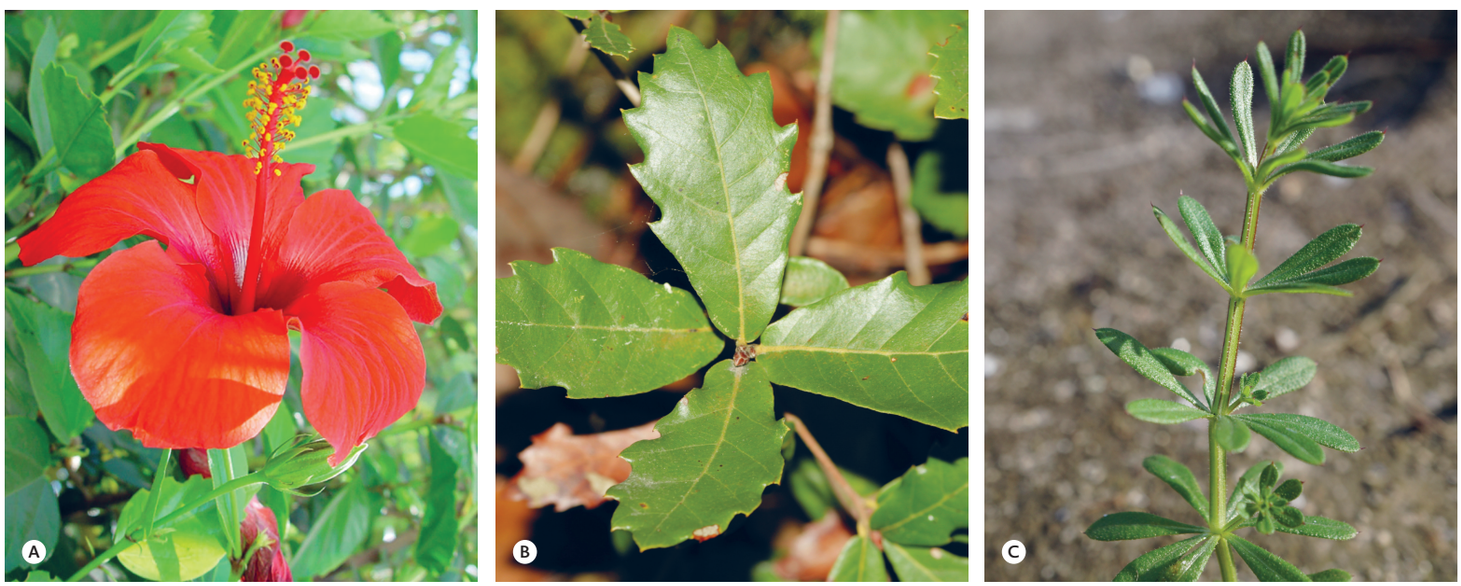


FIGURA 12
Simetria. A) Simetria radial: flor de *Hibiscus rosa-sinensis* (Malvaceae); *n.b.*: estames monadelfos. **B) Simetria bilateral**: folhas dorsiventrais de *Quercus lusitanica* (Fagaceae). **C) Simetria por metameria**: caule de amor-de-hortelão (*Galium aparine*, Rubiaceae). [Fotografias do autor.]

meristemas. Entre outras, destaco seis causas para o crescimento indeterminado nas plantas: a (i) herbivoria (fitofagia) e (ii) parasitismo, a (iii) competição pela luz, a (iv) depleção dos nutrientes no solo e a degradação dos sistemas (v) fotossintético e (vi) vascular.

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

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

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

- Fotodegradação do sistema fotossintético – a incidência da luz nas folhas induz a formação de radicais livres que danificam as membranas cloroplásticas e os fotopigmentos; a **eficiência fotossintética**[19] começa a decrescer logo após a expansão das folhas, muito antes destas entrarem em senescência;
- Degradação mecânica, herbivoria e parasitismo das folhas – as folhas estão sujeitas a abrasão (*e.g.*, danos causados por grãos de areia ou sais transportados a grande velocidade pelo vento) e rasgam-se, sendo consumidas ou parasitadas com alguma facilidade;
- Ensombramento das folhas por efeito do crescimento – uma vez que os ramos, enquanto funcionais, se alongam continuamente, as folhas mais velhas vão ficando relegadas para as camadas mais profundas da copa, cada vez mais ensombradas, até que os seus consumos respiratórios de energia ultrapassam os ganhos fotossintéticos;
- Acumulação de substâncias tóxicas – as folhas degradam-se naturalmente pela acumulação de substâncias tóxicas transportadas dissolvidas na corrente respiratória a partir do solo, ou produzidas pelo metabolismo secundário.

A produção de novas folhas implica, mais tarde ou mais cedo, a eliminação das folhas mais velhas disfuncionais. O *turnover* das raízes finas é também muito elevado («Crescimento e Arquitetura do sistema radicular»). Parte dos caules é eliminada por cladoptose («Cladoptose»). Ainda assim, as plantas retêm uma vasta massa de partes não vivas com uma função de suporte, concretamente xilema e tecidos associados, nas camadas mais profundas do seu corpo («Xilema secundário»). Este mecanismo, pelo menos com esta dimensão, não existe nos animais.

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

Sexualidade e ciclo de vida das plantas

O **ciclo de vida** é diplonte nos animais, e haplonte (tipo ancestral característico de muitos grupos algais) ou haplodiplonte nas plantas («Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'»). Os animais possuem um único tipo de célula reprodutiva: os gâmetas. O ciclo haplodiplonte característico das plantas terrestres envolve a alternância de dois tipos, morfologicamente distintos, de corpo multicelular – o esporófito e o gametófito –, especializados na produção de distintas células reprodutoras unissexuais, respetivamente, esporos e gâmetas. O gametófito e o esporófito têm histórias evolutivas distintas.

Num estádio inicial do ciclo de vida dos animais diferencia-se um grupo especializado de células – as **células germinais** (*germ cells*) – do qual derivarão os gâmetas. Nas plantas terrestres, as células precursoras dos gâmetas não estão predeterminadas no embrião – o destino das células produzidas nos meristemas é flexível (Hallé 2002). Nos animais, as **mutações somáticas** (em células não reprodutivas) não são transmitidas à descendência. Nas plantas terrestres, nada impede que uma mutação ocorrida num meristema situado num determinado ponto da copa possa ser transmitida, por via assexual ou sexual, à descendência (Hallé 2002)[20].

As células da canópia das plantas com semente estão expostas a doses elevadas de radiações UV. As radiações mutagénicas incrementam a variação genética e aceleram as taxas de evolução, em particular nas espécies em que prepondera a reprodução assexuada. Em contrapartida, representam um risco de envelhecimento genético (acumulação de mutações deletérias) precoce, sobretudo nas plantas mais longevas como as grandes árvores. Quanto mais tempo vive uma planta, mais prolongada a exposição à radiação, maior o número de divisões celulares (a maior parte das mutações ocorre durante a mitose), e maior a probabilidade de se acumularem mutações deletérias. Os catafilos ou os esboços foliares, que envolvem as células meristemáticas apicais e axilares, e a formação de um ritidoma por fora do câmbio contêm as radiações ionizantes, mas não chegam. O **envelhecimento genético** nas plantas é compensado, entre outros, por dois mecanismos: (i) meiose e (ii) células iniciais. A meiose, o mais importante dos dois, é comum a plantas e animais (mecanismo discutido no volume II). A taxa mitótica das células meristemáticas não é constante: as células ditas iniciais dividem-se, raramente dando origem a outras células, essas sim que proliferam em grande número («Tipos celulares meristemáticos»). Portanto, a ocorrência de um grupo de células iniciais reduz a acumulação de mutações deletérias, efeito confirmado experimentalmente em grandes árvores seculares (Schmid-Siegert *et al*. 2017). As células iniciais nas plantas e as células germinais nos animais são duas soluções para um mesmo problema: o envelhecimento genético.

Os animais movem-se, os sexos encontram-se; nos grupos mais avançados, a escolha dos melhores parceiros, e, implicitamente, dos melhores genes, envolve complexos rituais e uma pormenorizada avaliação do fenótipo (seleção sexual); por fim, realiza-se a transferência de gâmetas – o ato sexual. A imobilidade das plantas fá-las, em grande medida, dependentes de vetores (*e.g.*, insetos, vento ou a água) para o transporte de pólen, *i.e.*, dos gâmetas masculinos. A seu tempo veremos que a flor é entendida como uma adaptação à polinização («Polinização»). A seleção dos melhores genes faz-se através da competição do pólen ao nível do estigma ou do pistilo («Competição do pólen. Seleção de gâmetas») (Skogsmyr & Lankinen 2002).

A embriogénese das plantas desemboca numa estrutura simples – o embrião –, um rudimento do esporófito que se resume a um meristema apical radicular, uma raiz embrionária, o hipocótilo, um ou dois cotilédones, o epicótilo e a plúmula que contém o meristema apical caulinar (Figura 5-B). Ao contrário da maioria dos animais, o embrião pode permanecer dormente um longo período de tempo. Todos os órgãos das plantas adultas são diferenciados durante a vida pós-embrionária por meristemas que produzem órgãos completos (raiz, caules, folhas e flores). As células, os tecidos e os órgãos das plantas adultas, ao contrário do ocorrido nos animais unitários, não têm a mesma idade. As células diminuem de idade de dentro para fora nos caules com crescimento secundário (Figura 81); as folhas e os tecidos caulinares proximais são mais velhos do que os distais.

INTERAÇÕES ECOLÓGICAS COM PLANTAS

Os organismos interatuam uns com os outros no interior dos ecossistemas. Propriedades ecossistémicas tão importantes como a diversidade específica, a ciclagem dos nutrientes ou a produção de biomassa emergem diretamente da interação entre indivíduos pertencentes (**interações intraespecíficas**), ou não (**interações interespecíficas**), à mesma espécie. Veremos ao longo deste livro que a história evolutiva e a biologia das plantas estão profundamente marcadas por três interações ecológicas fundamentais: competição, herbivoria e simbiose.

Diz-se que há **competição** (*competition*) quando um indivíduo condiciona a aquisição de recursos[21] por parte de outro indivíduo **coespecífico** (da mesma espécie) ou **heteroespecífico** (de uma espécie distinta). A competição interespecífica por recursos pode desembocar na extinção local de uma espécie (**exclusão de competidores inferiores**). Por exemplo, o fecho da canópia de uma floresta elimina as plantas heliófilas características da vegetação de orla e clareira florestal. O mesmo acontece quando através da aplicação de fertilizantes numa pastagem de solos nutricionalmente pobres, as **espécies oligotróficas** (de solos pobres) são substituídas por **espécies eutróficas**, mais competitivas sob as novas condições ecológicas. Sobretudo em ecossistemas estáveis, os indivíduos coespecíficos e ou de espécies com nichos ecológicos similares, geralmente, competem ferozmente entre si (*vd*. Connell 1983). A competição favorece a inovação, o uso de novos recursos, ou um uso mais eficiente de outros. A luta por recursos é uma força determinante na evolução por **seleção natural**, mas não é a única (*e.g.*, predação, parasitismo, herbivoria, e condições ambientais). Entre outros exemplos, veremos no volume II que a competição pela luz nos primeiros ecossistemas de plantas vasculares determinou a evolução das primeiras árvores e das primeiras florestas no Devónico (419-360 M.a.).

Ocorre **herbivoria** (fitofagia; *herbivory*) quando um organismo ingere um organismo fotossintético ou parte dele. A herbivoria é classificada em função das partes consumidas: os **mamíferos ramejadores** (*browsers*; *e.g.*, girafas, corços e cabras) e os **mamíferos forrageadores** (*grazers*; *e.g.*, búfalos, vacas e ovelhas) alimentam-se, respetivamente, de **renovos**[22] e de **erva**[23]; as espécies **granívoras** comem sementes, e as **frugívoras** frutos. Os **fitófagos de flores** foram importantes na história evolutiva da flor. Num sentido lato, a herbivoria inclui alguns tipos de parasitismo; *e.g.*, consumo de seiva floémica por insetos com armadura bucal picadora-sugadora (*e.g.*, afídeos), a formação de galhas («Galhas») ou a ingestão do mesofilo das folhas por lagartas mineiras.

Nas florestas tropicais, 10-25% da superfície foliar é anualmente consumida por insetos (Janzen 1981). Este valor é ainda superior nas **pastagens**[24] (*grasslands*) **naturais** e **seminaturais**[25]. Para reduzir os efeitos da herbivoria, as plantas desenvolveram diversos sistemas de defesa, como sejam a acumulação de compostos secundários repelentes ou tóxicos, pelos glandulares, espinhos, ou, como refiro em seguida, mutualismos de proteção. A atual diversidade e abundância de mamíferos ungulados (*e.g.*, bovídeos e cervídeos) e de ecossitemas-pastagem é produto de um longo processo coevolutivo entre gramíneas e mamíferos herbívoros *grosso modo* iniciado na segunda metade do Cenozoico (volume II).

O termo **simbiose** (*symbiosis*)[26] tem origem na palavra grega *symbioun*, que quer dizer «viver junto». Apropriadamente, em ecologia, designa as interações fisicamente próximas, por vezes de estreita dependência (absoluta ou não), entre indivíduos de duas espécies distintas (Lang & Benbow 2013). Reconhecem-se três tipos maiores de relações simbióticas (Figura 13): (i) comensalismo, (ii) parasitismo e (iii) mutualismo. O **comensalismo** implica vantagens para uma espécie, sem vantagens ou desvantagens para outra. Uma carraça[27] vigilante na extremidade de uma folha a aguardar o contacto de um mamífero, um líquen incrustado no tronco de uma árvore, muitas espécies de bactérias que vivem das exsudações radiculares, e as bromélias e as orquídeas **epífitas**[28] são exemplos



FIGURA 13
Simbiose. A) Mutualismo nutricional – cultura de centeio em Trás-os-Montes (Portugal). **B) Comensalismo** – bromélia epífita do género *Tillandsia* (Bromeliaceae) numa floresta tropical da Colômbia. **C) Hemiparasitismo** – *Buchnera sp.* (Orobanchaceae) na savana angolana. **D) Hemiparasitismo** – a *Striga hermonthica* (Orobanchaceae) parasita do milho (na figura), sorgo, milheto e arroz de sequeiro, quatro das mais importantes culturas agrícolas de África, com um impacto gravíssimo na agricultura familiar africana (perdas de produção que podem atingir os 100%) (Runo & Kuria 2018). **E) Parasitismo** – *Orobanche rapum-genistae* (Orobanchaceae) a parasitar giesta-branca (*Cytisus multiflorus*, Fabaceae) no Norte de Portugal; *n.b.*: ausência de clorofila. [A), B) e E) Fotografias do autor; C) Angola, cortesia de António Martins; D) Quénia, cortesia de Abdullahi Ibrahim.]

de comensalismo. No **parasitismo**, uma espécie (parasita) tem vantagens em detrimento de uma outra (hospedeiro). Geralmente, os parasitas enfraquecem o seu hospedeiro, sem o matar, mas nem sempre. As **plantas hemiparasitas** complementam o parasitismo com fotossíntese – são verdes.

O **mutualismo** é uma interação ecológica com ganhos mútuos. No **mutualismo obrigatório**, a sobrevivência de uma ou de todas as espécies envolvidas depende da interação mutualista; no **mutualismo facultativo** há ganhos sem dependência. Seguindo a mesma lógica, fala-se em parasitas obrigatórios e em parasitas facultativos. O conceito de mutualismo é hoje bastante lato, não implicando dependência ou uma história evolutiva comum (coevolução). O mutualismo evolui mais rapidamente se envolver organismos evolutivamente distantes, com capacidades complementares que podem ser usadas em benefício mútuo. As relações mutualistas colapsam se um dos mutualistas começa a fazer batota, i.*e.*, se beneficia da relação sem dar nada em troca (Leigh Jr. 2010).

As relações mutualistas são tão frequentes quanto diversas. 19-50% das interações ao nível do ecossistema são de tipo mutualista (Stone & Roberts 1991). Bronstein (2015) organiza do seguinte modo as interações mutualistas: (i) mutualismos nutricionais; (ii) mutualismos de transporte; (iii) mutualismos de proteção. As micorrizas e as infeções de bactérias diazotróficas, dois tipos fundamentais de **mutualismo nutricional** no mundo das plantas, têm uma expressão morfológica evidente a nível da raiz, razão pela qual são detalhadas no capítulo «Raiz». A relação dos humanos com os cereais convergiu em pouco menos de 10 000 anos num mutualismo de tipo obrigatório – o trigo, o milho e o arroz, e outras espécies, são incapazes de se reproduzir sem a intervenção do homem, e sem cereais seria impossível alimentar a população humana atual (mais de 7 mil milhões de indivíduos). Foi proposto, faz meio século, que a terrestrialização das plantas tenha sido facilitada pela interação com fungos micorrízicos (Nicolson 1967, volume II). Uma fagocitose mal sucedida de uma proteobactéria por uma arqueobactéria há mais de 1600 M.a. converteu-se no mais decisivo caso de mutualismo na história de vida terrestre: a célula eucariota (volume II) (Lane 2015).



FIGURA 14
Mutualismo de proteção com formigas (mirmecofilia). Espinhos ocos de *Vachellia* (*Acacia*) *cornigera* (Fabaceae, Mimosoideae). As rainhas recém-fecundadas de formigas *Pseudomyrmex* voam ao encontro da *V. cornigera*. Selecionam um espinho e escavam com as mandíbulas uma abertura, ou usam uma abertura preexistente, põem ovos e fundam um novo formigueiro. [Cortesia de M. J. Raupp.]

Na polinização entomófila («Vetores e sistemas de polinização») e na dispersão zoocórica («Sistemas e síndromes de dispersão»), são transportados por vetores animais, respetivamente, pólen e diásporos. As plantas têm ganhos de *fitness* através do aumento da polinização cruzada («Polinização cruzada») e da dispersão a longa distância («Vantagens e desvantagens da dispersão»), em troca, os vetores recebem uma **recompensa alimentar** na forma de néctar, pólen, sementes, excrescências de sementes, ou polpa de frutos carnudos. A polinização das figueiras (*Ficus*, Moraceae) por vespas da família Agaonidae é um caso extremo em que o **mutualismo de transporte** evoluiu num mutualismo obrigatório. No volume II, mostra-se que a facilidade com que as plantas com flor desenvolvem mutualismos de transporte com insetos explica, pelo menos em parte, a extraordinária diversificação dos insetos e das angiospérmicas no Cretácico Inferior.

Para escapar aos efeitos detrimentais da herbivoria e do parasitismo, as plantas adquiriram mecanismos diversos de defesa química (*e.g.*, acumulação vacuolar de compostos secundários) e física (*e.g.*, cutícula espessa, espinhos, e indumento). Adicionalmente, algumas espécies desenvolveram **mutualismos de proteção** sobretudo com formigas (**mirmecofilia**) e microrganismos endófitos.

As formigas expulsam insetos fitófagos (*e.g.*, afídeos e larvas de borboletas) e ladrões de néctar (Nepi *et al.* 2009, Rudgers & Gardener 2004). Para cativar as formigas as plantas oferecem em troca locais adequados para a instalação de formigueiros (*e.g.*, espinhos com perfurações) ou recompensas alimentares (*e.g.*, néctar produzido em nectários extraflorais e corpos nutritivos, «Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos»). Por exemplo, as formigas sul-americanas do género *Pseudomyrmex* constroem formigueiros em espinhos ocos e consomem corpos nutritivos situados no ápice dos folíolos de algumas *Vachellia* (Fabaceae); em contrapartida, defendem a árvore do ataque de insetos e mamíferos herbívoros, eliminam folhas e caules de outras espécies de plantas que contactem com a árvore colonizada, e suprimem as plantas que germinem na sua vizinhança (Figura 14, Rickson 1975). Caules ocos para alojar formigueiros são frequentes em espécies pioneiras das florestas tropicais; *e.g.*, *Macaranga* (Euphorbiaceae) em África. Descobriu-se que certas formigas suprimem doenças infeciosas fúngicas ou bacterianas, supõe-se que pela ação de substâncias antibióticas por elas segregadas (Offenberg & Damgaard 2019).

Os **endófitos** (*endophytes*) são fungos ou bactérias que habitam os tecidos vegetais, intra ou intercelularmente, sem originarem estruturas macroscópicas nem causar sintomas de doença no hospedeiro. Sabe-se que alguns fungos endófitos protegem as plantas hospedeiras contra vírus, fungos e bactérias patogénicos (Gond *et al.* 2010).

MIMETISMO E CAMUFLAGEM

O **mimetismo** (similaridade visual com outras espécies; *mimicry*) e a **camuflagem** (morfologia semelhante ao meio envolvente; *camouflage*) são menos frequentes nos vegetais do que entre os animais. A camuflagem não é uma interação ecológica porque não envolve a interação entre diferente espécies. Desde Darwin que ambos são usados como evidências dos efeitos da seleção natural.

Em Angola, observei plantas parasitas do género *Tapinanthus* (Loranthaceae) a mimetizar as folhas das espécies parasitadas, provavelmente para escapar à herbivoria (os *Tapinanthus* são muito apetecidos pelos grandes herbívoros). Estão descritas trepadeiras a mimetizar as plantas que lhe servem de suporte com o mesmo objetivo (Gianoli & Carrasco-Urra 2014). Refiro mais adiante («Polinização por engano») que, na polinização por engano alimentar, espécies sem recompensas alimentares produzem flores morfologicamente similares a espécies com néctar abundante. Muitas plantas usam a camuflagem para se confundirem com objetos irrelevantes do meio ambiente e dessa forma se esquivarem aos seus inimigos (Liu *et al.* 2018) (Figura 15).

O **mimetismo vaviloviano** (*vavilovian mimicry*) tem um particular interesse para o agrónomo e para o arqueólogo. Este tipo peculiar de mimetismo, originalmente descrito pelo grande agrónomo russo Nikolai Vavilov (1887-1943), refere-se à convergência de características das plantas infestantes em direção às plantas cultivadas em resultado da pressão de seleção imposta pelas práticas agrícolas (McElroy 2014). O mimetismo vaviloviano toma diferentes formas consoante o momento do ciclo de vida da infestante em que a seleção atua. As técnicas de limpeza de sementes (*e.g.*, crivos ou volteio no ar) explicam a evolução de sementes similares, na forma ou na densidade, com as sementes de várias plantas cultivadas. Na cultura tradicional do linho ocorriam várias infestantes, hoje praticamente extintas, com sementes miméticas, categorizadas pelos taxonomistas clássicos, consoante os casos, desde a forma até à espécie (Castro & Sequeira 1995). Em consequência de um processo milenar de seleção artificial através da monda manual – as plantas similares ao arroz não foram erroneamente mondadas e multiplicaram-se –, o corpo vegetativo da *Echinochloa crus-galli* var. *oryzicola* (Poaceae) é praticamente idêntico ao do arroz cultivado, e muito distinto do corpo vegetativo dos ecótipos selvagens da espécie (Barrett 1983). A resistência de uma infestante ao herbicida glifosato na cultura da soja transgénica com genes de resistência ao mesmo herbicida é um caso de mimetismo vaviloviano a nível fisiológico.

Pese embora a divergência morfológica frente às populações selvagens, a maior parte dos exemplos conhecidos de mimetismo vaviloviano não estão isolados reprodutivamente – são hoje em dia entendidos como **ecótipos**, mais concretamente **agroecótipos**.



FIGURA 15
Camuflagem nas plantas. Várias aizoáceas do Sul de África – *e.g.*, géneros *Lithops*, *Argyroderma* ou *Pleiospilos* (*Pleiospilos nelii*, na figura) – passam desapercebidas em solos pedregosos (Kellner *et al.* 2011). [Fotografia do autor.]

2. TEMAS INTRODUTÓRIOS DE HISTOLOGIA, ANATOMIA E MORFOLOGIA VEGETAIS

CÉLULA VEGETAL

A célula foi descrita pela primeira vez pelo inglês Robert Hooke (1635-1703), em 1665, a partir de cortes finos de cortiça. Ao holandês Antonie van Leeuwenhoek (1632–1723) cabe a honra da primeira observação de células vivas e de microrganismos unicelulares. As evidências observacionais subsequentemente acumuladas, assistidas pelos progressos da microscopia ótica, culminaram século e meio depois na **teoria celular**. Esta teoria fundamental da biologia, originalmente proposta pelo botânico Matthias Schleiden (1804-1881) e pelo fisiologista Theodor Schwann (1810-1882), ambos de nacionalidade alemã, em 1839, postula que: (i) todos os seres vivos são constituídos por células; (ii) a célula é o elemento fundamental da organização da vida; (iii) todas as células descendem de outra célula (Mazzarello 1999).

A vida, tal como a conhecemos, evoluiu uma única vez – todos os seres vivos têm, em última instância, um ancestral comum, cujas características quedam por clarificar (Lane 2015). A natureza celular do primeiro ser vivo é, porém, inequívoca – a célula é uma **plesiomorfia**, *i.e.*, um carácter ancestral, neste caso de toda a vida terrestre. A estrutura da célula vegetal foi razoavelmente conservada pela evolução, *i.e.*, varia pouco de *taxon* para *taxon* e, por isso, o estudo aprofundado da citologia vegetal tem em muitas formações académicas um interesse marginal.

Parede celular

O LECA (*Last Eukaryotic Common Ancestor*), o ancestral de todos os eucariotas, era heterotrófico. Provavelmente, alimentava-se de procariotas ingeridos por fagocitose (Martin *et al.* 2017). Com a aquisição, por endossimbiose, de um plastídeo fotossintético há cerca de 1250 M.a., os componentes orgânicos da célula vegetal passaram a ser produzidos no seu interior, a partir dos esqueletos carbonados fornecidos pela fotossíntese (Gibson *et al.* 2017). A célula vegetal pôde, então, especializar-se no consumo de substâncias minerais simples, capazes de penetrar na célula por absorção – e a fagocitose volveu inútil. A fagocitose, ao contrário da absorção, é incompatível com o desenvolvimento de uma parede celular. A autotrofia está, portanto, à cabeça da longa cadeia causal que explica o aparecimento de uma parede rígida com a função de proteger o protoplasto contra animais fitófagos ou em ambientes hipotónicos[29].

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

No final da citocinese, forma-se uma delgada camada rica em pectinas – a **lamela média** (*middle lamella*) – com a função de aglutinar as células recém-diferenciadas. Nas células adultas, a lamela média posiciona-se por fora da parede primária. Tem um papel crucial na integridade dos tecidos e órgãos porque previne que as células escorreguem umas nas outras (Zamil & Geitmann 2017).

A maioria das células parenquimatosas, incluindo as de clorênquima (parênquima com cloroplastos), mantém uma parede de natureza primária. O mesmo acontece com as células meristemáticas, os elementos crivosos e o colênquima. Os restantes tipos celulares têm parede primária enquanto jovens; concluído o período de alongamento celular, constroem uma parede celular secundária por dentro da parede primária. A **parede celular secundária** resulta da acumulação de compostos que a enrijecem, sobretudo de celulose (que pode atingir os 94% do seu peso seco), em geral combinada com **lenhina**, um polímero aromático complexo hidrófobo, que confere resistência estrutural, proteção contra os raios UV, melhora a condutividade hidráulica (do xilema) e participa nas defesas das plantas contra os seus inimigos. Como adiante explico, as células da endoderme («Estrutura primária da raiz») e do felema («Periderme») acumulam **suberina**, uma outra substância hidrofóbica anti-UV, desta feita de natureza cerosa (Krizková *et al.* 1999).

Interrompem as paredes celulares, tanto primárias como secundárias, pequenas aberturas conhecidas por **pontuações** (*pits*). As pontuações podem ser **simples**, ou mostrar uma aréola (**pontuações areoladas**) («Tecido vascular»). As pontuações de duas células vizinhas geralmente opõem-se. Nos tecidos vivos, são percorridas por cordões microscópicos de protoplasma com origem no retículo endoplasmático – os **plasmodesmos**[30]. A continuidade membranar e protoplasmática das células vegetais não tem paralelo nos animais, embora não seja caso único entre os seres vivos (evoluiu de forma independente nas algas verdes e nos fungos). Os plasmodesmos permitem o transporte polar de grandes moléculas, o que facilita a nutrição de células especializadas (*e.g.*, elementos crivosos) e o controlo fisiológico da diferenciação celular (*e.g.*, através do transporte polar da auxina), um regulador de crescimento.

Porém, a parede celular celulósica característica das plantas verdes dificulta a excreção de subprodutos tóxicos do metabolismo. Uma das soluções evolutivas encontradas para este problema consistiu na sua acumulação num **vacúolo**, que, nas células mais velhas, ocupa a quase totalidade do protoplasma (~80%), e comprime o citoplasma e o núcleo para a periferia da célula. Além da acumulação de resíduos, o vacúolo foi trabalhado pela evolução para conferir rigidez estrutural às células, acumular químicos tóxicos para os inimigos das plantas, ou armazenar substâncias de reserva ou certos pigmentos hidrossolúveis (*e.g.*, antocianinas de pétalas e folhas). O vacúolo participa ainda no processo de alongamento celular e é determinante na proteção das células contra a desidratação nas plantas vasculares.

A parede celular e o vacúolo são duas das muitas características que diferenciam a célula vegetal da célula animal, descritas ao pormenor nos livros-texto de biologia.

Outras características da célula vegetal

Além do citoplasma, núcleo e organitos celulares (inc. vacúolo)[31] (Figura 16), as células vegetais contêm, frequentemente, **inclusões** de vária ordem; *e.g.*, grânulos de amido e cristais de oxalato de cálcio. Dizem-se ergásticas as substâncias de reserva ou os subprodutos do metabolismo constituintes de acumulações intracelulares ou inclusos na parede celular. As células com **substâncias ergásticas** caem, muitas vezes, no conceito de idioblasto (*v.i.*).

As **ráfides** são inclusões cristalinas alongadas em forma de agulha de oxalato de cálcio ou de carbonato de cálcio, comuns e de fácil observação microscópica, que se admite terem algum efeito na contenção da herbivoria. Por exemplo, são abundantes na *Oxalis pes-caprae* (Oxalidaceae), no *Chlorophytum comosum* (Asparagaceae, Agavoideae) e nos inhames da família das aráceas (*e.g.*, *Colocasia esculenta* e *Xanthosoma sagittifolium*; Figura 17).

Muitas gramíneas e cucurbitáceas, entre outras plantas com semente, sobretudo nas células da epiderme, depositam grande quantidade de sílica, intra e/ou extracelularmente sob a forma de acumulações microscópicas conhecidas por corpos de sílica ou **fitólitos** (*phytoliths*). As células com estas propriedades são designadas por **células silicificadas** (*silicified cells*). Os fitólitos têm valor taxonómico e acumulam-se no solo – são uma valiosa fonte de informação na reconstrução paleoclimática e no estudo da domesticação das plantas (Piperno 2006). Alguns investigadores admitem que as deposições de sílica sejam o resultado do transporte inadvertido de ácido silícico a partir do solo, uma vez que este tende a acumular-se nos tecidos vasculares e nas células epidérmicas localizadas no final da corrente respiratória (Motomura *et al.* 2000). Foi demonstrado em gramíneas tropicais que a formação de corpos de sílica nas folhas é maior nas plantas provenientes de pastagens sujeitas a uma herbivoria intensa e nas plantas intensamente desfoliadas. Aparentemente, a silicificação dos limbos das gramíneas é adaptativa e tem a função de deter a herbivoria (McNaughton & Tarrants 1983). O silício tem um vasto papel de proteção das plantas contra o stresse e as radiações ionizantes (Luyckx *et al.* 2017).

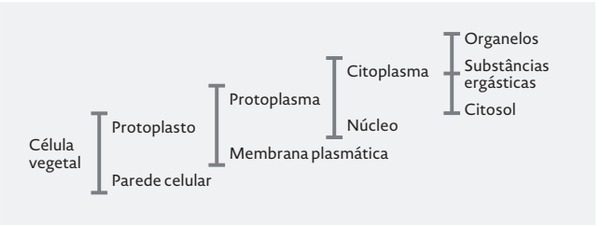


FIGURA 16
Constituintes da célula vegetal. [Original.]



FIGURA 17
Ráfides. As folhas de *Xanthosoma sagittifolium* (Araceae) acumulam grandes quantidades de ráfides de oxalato de cálcio que se espetam facilmente na pele causando um intenso prurido. Deambular numa plantação de *Xanthosoma* não é uma boa ideia. As folhas e os rizomas são edíveis após cozedura. [Wikimedia Commons.]

Orientação da divisão celular

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

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

As células vegetais dividem-se por mitose, outro tema abordado em detalhe nos livros de biologia geral. A meiose é um evento constante, mas raro no ciclo de vida das plantas terrestres, sempre associado com a produção de esporos («Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'»). Nas plantas, a individualização das células filhas (**citocinese**) resultantes de mitose é de imediato sucedida pela formação de parede celular.

As células vegetais estão cingidas por uma parede celular rígida, portanto, a forma dos órgãos vegetais reflete os planos de orientação das mitoses e do crescimento celular durante o processo de desenvolvimento. As divisões celulares paralelas à superfície de um órgão – **divisões periclinais** (Figura 19-A) – aumentam a sua espessura. As **divisões anticlinais** são perpendiculares à sua superfície. Nos **órgãos cilíndricos** (= axiais) – raiz e caule –, as **divisões celulares anticlinais**, por sua vez, podem ser transversas (perpendiculares ao eixo longitudinal) (Figura 19-B) ou radiais (decorrem num plano longitudinal). As **divisões anticlinais transversas** alongam os órgãos. As **divisões anticlinais radiais** ocorrem, por exemplo, no câmbio vascular e na felogene («Meristemas») em resposta às tensões resultantes do aumento do diâmetro de raízes ou caules causado pelo crescimento secundário.

TECIDOS VEGETAIS

Definição de tecido vegetal. Planos de corte

Os **tecidos** são aglomerados de células com uma origem, estrutura e funções principais similares. São estudados no âmbito da **histologia**; a sua disposição espacial nos órgãos é o objeto da **anatomia**[32].

Os cortes histológicos com técnicas de coloração diferencial[33] continuam a ser a técnica microscópica base da histologia e da anatomia vegetais. No estudo histológico-anatómico dos órgãos cilíndricos distinguem-se três **planos de corte**, consoante a sua orientação em relação ao **eixo longitudinal** (= eixo maior) (Figura 18):

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

Vocábulos similares são usados para precisar a topografia das paredes celulares: **parede transversal**, **parede tangencial** (= **periclinal**) e **parede radial** (Figura 18). As paredes tangenciais podem ser internas ou externas, e as paredes transversais anteriores (= proximais) ou posteriores (= distais).

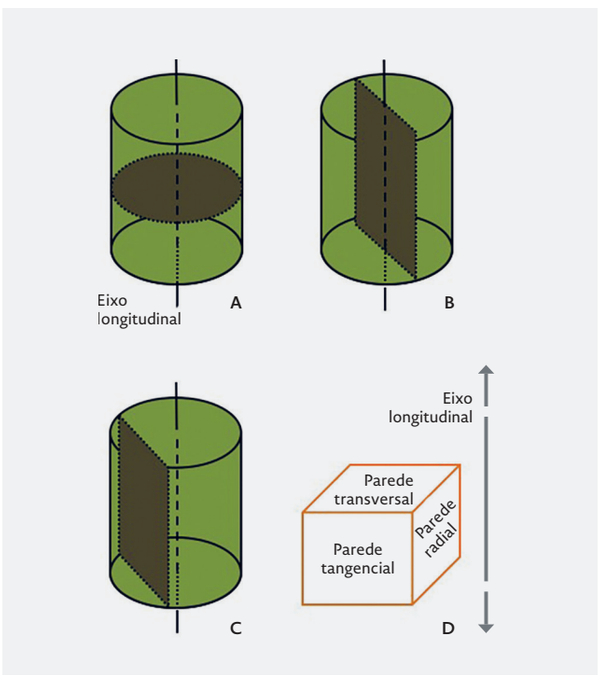


FIGURA 18
Planos de corte em órgãos cilíndricos. **A)** Plano transversal. **B)** Plano radial ou longitudinal. **C)** Plano tangencial. **D)** Qualificação das paredes celulares tendo o eixo longitudinal por referência. [Original.]

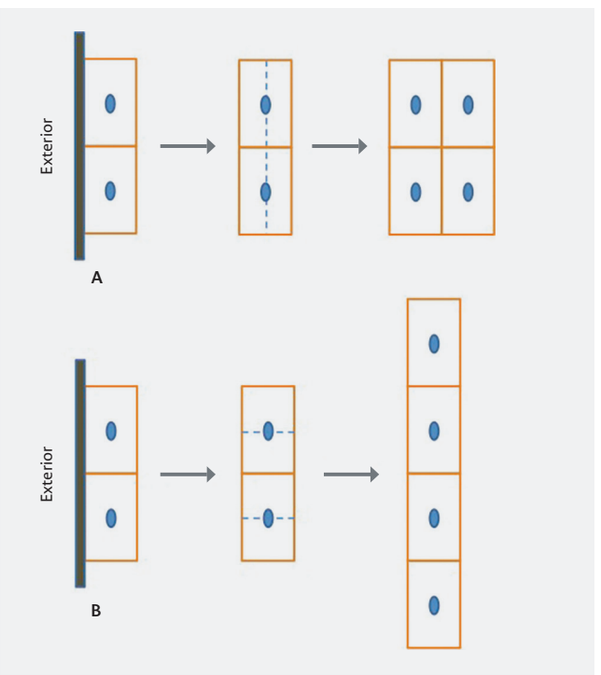


FIGURA 19
Representação esquemática da orientação das divisões celulares em corte radial. **A)** Divisão periclinal. **B)** Divisão anticlinal transversa. [Original.]

Classificação

Os tecidos das plantas vasculares dividem-se em dois grandes grupos: (i) **tecidos meristemáticos** e (ii) **tecidos definitivos** (Figura 20). As células dos tecidos meristemáticos multiplicam-se ativamente por mitose e, por diferenciação, dão origem a tecidos definitivos. Os tecidos definitivos das plantas repartem-se por três grandes grupos:

- Tecidos simples;
- Tecidos complexos;
- Tecidos especiais (secretores).

Os **tecidos simples** são constituídos por um único tipo celular, pontualmente interrompido por células com características únicas (**idioblastos**), frequentemente de natureza secretora (**idioblastos secretores**). São tecidos simples o parênquima, o colênquima e o esclerênquima. Cada um, por sua vez, é dividido em múltiplos subtipos de acordo com a sua função principal. Os **tecidos complexos** envolvem mais de um tipo celular. A epiderme, a periderme, o xilema e o floema são tecidos complexos. No final deste capítulo, faço uma introdução muito breve aos tecidos secretores.

Em corte transversal, na raiz, no caule e nas folhas das plantas vasculares reconhecem-se três **sistemas de tecidos definitivos**, contínuos entre órgãos (da raiz para o caule e do caule para as folhas), e distintos na função, origem meristemática (ontologia) e na combinação e arranjo de tecidos simples e complexos. Para os designar, recupero, com pequenas simplificações, a terminologia original do grande botânico alemão Julius von Sachs (1832-1897) (Sachs 1874): (i) sistema tegumentar (= sistema de proteção)[34]; (ii) sistema vascular; (iii) sistema fundamental.

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

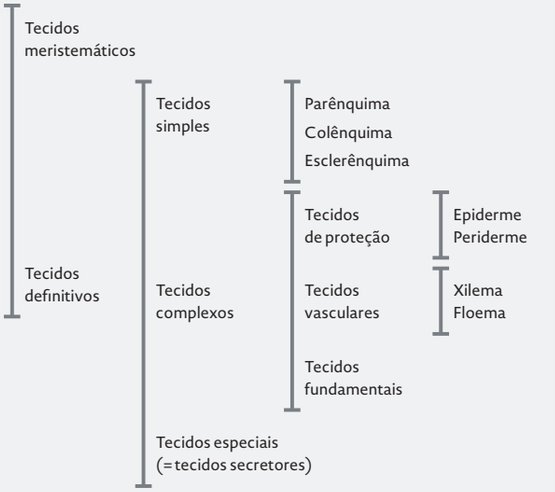


FIGURA 20
Tipologia dos tecidos vegetais adotada nesta publicação. [Original.]

secreção. A Figura 20 compatibiliza as duas funções ora apresentadas.

Há outras formas de classificar os tecidos definitivos das plantas alternativas à proposta da Figura 20. Uma delas baseia-se na função dominante do tecido, assim teremos **tecidos de suporte** (colênquima e esclerênquima), **tecidos de transporte** (xilema e floema), **tecidos de proteção** (epiderme e periderme), **tecidos de reserva** (vários tipos de parênquima), **tecidos de elaboração** (clorênquima) e **tecidos secretores**, e outros.

Antes de escalpelizar os vários tipos de tecidos, uma nota introdutória sobre a anatomia das raízes e caules primários. Nas raízes e nos caules primários, constitui o **cilindro central** (= **cilindro vascular** ou **estela**) o conjunto do tecido vascular mais o tecido de suporte e fundamental a ele associados (Figuras 56 e 76; «Cilindro central»). Sobretudo nos caules primários das eudicotiledóneas, por dentro do anel definido pelos feixes vasculares, ocorre uma outra massa de tecido fundamental, a **medula**, que pela sua posição topográfica é parte integrante do cilindro central. O **córtex** corresponde à massa de tecido fundamental entre o cilindro central e a epiderme.

Meristemas

Tipos celulares meristemáticos

Todas as células vivas da semente em germinação dividem-se por mitose. A progressiva diferenciação celular que acompanha o desenvolvimento da planta compromete paulatinamente esta capacidade. A produção de novas células nas plântulas recém-germinadas pronto fica restringida a um tipo particular de tecido indiferenciado: os **meristemas** (*meristems*).

Algumas células diferenciadas, sobretudo nos tecidos definitivos parenquimatosos, podem, pontualmente,

QUADRO 6
Tipologia dos meristemas vegetativos indeterminados

Critério/Tipo	Descrição	Subtipos
QUANTO À ORIGEM		
Meristemas primários* (*primary meristems*)	A sua origem remonta às células embrionárias, sem que tenha ocorrido uma interrupção da atividade meristemática; o adjetivo «primário» explicita a continuidade meristemática entre as células embrionárias e as células iniciais dos meristemas primários. Constroem o corpo primário das plantas.	**Meristema apical caulinar** (*shoot apical meristem*) (*inc.* **meristemas axilares** [*axillary meristems*]**), **meristema apical radicular** (*root apical meristem*), **meristema de espessamento*** primário** (*primary thickening meristem*) e **meristemas intercalares** (*intercalary meristems*).
Meristemas secundários (*secondary meristems*)	Resultam da desdiferenciação celular (*e.g.*, de células parenquimatosas), ou da reativação de células com capacidade meristemática temporariamente interrompida (*e.g.*, células procambiais) que ocorrem em regiões do caule e da raiz primários dominadas por células diferenciadas. Constroem o corpo secundário das plantas.	**Câmbio vascular** (*vascular cambium*) (= câmbio libero-lenhoso ou, simplesmente, câmbio), **felogene** (*phellogen*) (= câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico; *cork cambium*) e **meristema de espessamento secundário** (*secondary thickening meristem*).
QUANTO À POSIÇÃO		
Meristemas apicais (*apical meristems*)	Localizados nos ápices de caules ou raízes.	Meristema apical caulinar** (*inc.* meristema axilar) e meristema apical radicular.
Meristemas laterais (*lateral meristems*)	Revestem em extensão variável os órgãos axiais (caule e raiz) promovendo o aumento em diâmetro (câmbio) ou a sua proteção (felogene).	Câmbio vascular, felogene, meristema de espessamento primário e meristema de espessamento secundário.
Meristemas intercalares (*intercalary meristems*)	Meristemas primários próprios das monocotiledóneas, embutidos entre tecidos já diferenciados.	**Meristemas intercalares folheares** (*leaf intercalar meristems*); **meristema intercalar caulinar** (*stem intercalar meristem*).

* São também primários os **meristemas das inflorescências e das flores** que resultam da diferenciação dos meristemas apicais caulinares.
** Num sentido amplo, os meristemas apicais caulinares incluem os meristemas axilares do caule.
*** Ou «de engrossamento».

desdiferenciar-se e dividir-se em órgãos não danificados, geralmente sem grande impacto na estrutura e no funcionamento do corpo das plantas. O retorno de células diferenciadas à condição meristemática, pelo contrário, é determinante na sobrevivência das plantas em caso de acidente, parasitismo ou velhice («Reparação de feridas. Resposta ao corte») e nos processos de «Multiplicação vegetativa».

Todas as células meristemáticas procedem de um grupo restrito de células estaminais, conhecidas em anatomia vegetal por **células iniciais** (*initial cells*) (Veit 2006). Duas propriedades caracterizam as **células estaminais** (*stem cells*)[35/36], tanto vegetais como animais: (i) a capacidade de se autoperpetuarem, produzindo novas células estaminais; (ii) a capacidade de se diferenciarem em tipos especializados de células. A divisão celular nos meristemas tem, então, a dupla função de manter o meristema repleto de células estaminais e de diferenciar tecidos e órgãos (Figura 21).

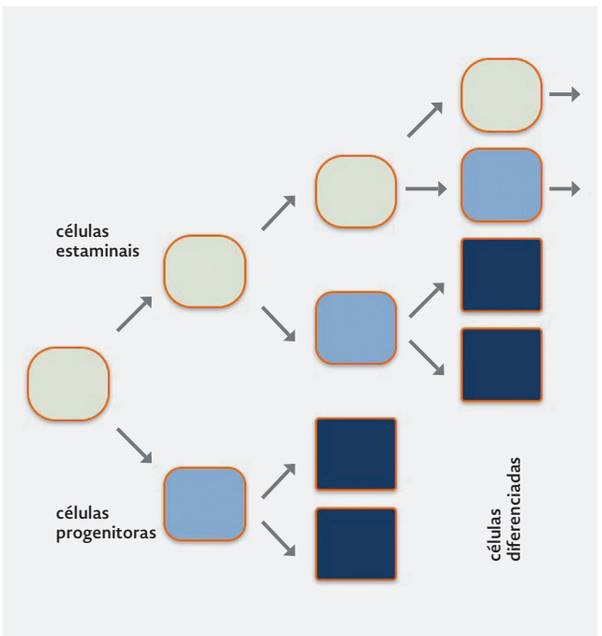


FIGURA 21
Diferenciação celular (representação esquemática). N.b., cada seta representa mais do que uma geração de células. [Original.]

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

Nas preparações histológicas, as células iniciais destacam-se pelo citoplasma denso sem vacúolos ou com vacúolos muito pequenos, pelas paredes celulares delgadas, geralmente angulosas, e por um núcleo de grande dimensão. Permanecem indiferenciadas em aglomerados compactos sem espaços intercelulares e praticamente não têm plasmodesmos (Verdeil *et al.* 2007).

As células estaminais não envelhecem – são virtualmente imortais e a origem de todas as células diferenciadas. As **células progenitoras** (*progenitor cells*), pelo contrário, não são capazes de se dividir indefinidamente – sofrem um certo número de mitoses e todas as suas descendentes convertem-se em células diferenciadas e, geralmente, evidenciam sinais de especialização celular. O contacto entre os aglomerados de células estaminais e de células progenitoras no interior dos meristemas apicais é difícil de precisar.

O conceito de meristema é hoje bastante restrito. De acordo com a definição apresentada, importada da biologia do desenvolvimento de plantas, os meristemas são tecidos com proliferação celular que mantêm células com capacidade de se autoperpetuar, *i.e.*, células estaminais. Por não terem células estaminais, ficam fora desta definição os meristemas da folha e os meristemas intercalares do caule (Ichihashi & Tsukaya 2015). Para não romper com uma terminologia secular, continuarei a usar o termo meristema para designar estes aglomerados de células com capacidade determinada de divisão celular. Volto a este tema mais adiante.

Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário

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

O **crescimento primário** conduzido pelos **meristemas apical radicular** e **caulinar** gera o **corpo primário** das plantas. O desenvolvimento pós-embrionário das plantas é essencialmente controlado pelas células estaminais contidas nos meristemas apicais. Esta característica permite, como referi («Organização do corpo das plantas com semente»), que organismos sésseis como as plantas sejam capazes de adaptar a diferenciação dos órgãos e a forma às condições ambientais.

Nos meristemas apicais radiculares e caulinares, as células iniciais mais as suas descendentes diretas constituem o **promeristema** (*promeristem*) (Evert 2006, Steeves & Sussex 1989). Na bibliografia mais recente, restringe-se o promeristema às células iniciais, *i.e.*, às células estaminais. A maior parte dos autores, além do promeristema, inclui nos meristemas apicais **regiões tecidulares de transição**[37], recém-produzidas pelas células estaminais, constituídas por células progenitoras. As células progenitoras demonstram uma intensa atividade mitótica, e, como referi anteriormente, estão geneticamente programadas para a especialização e diferenciação em tipos celulares e tecidulares específicos. O seu destino é determinado pela sua posição espacial no interior do meristema. Distinguem-se três regiões tecidulares de transição conhecidas por **histogenes** (*histogens*) (Beck 2010) (Figura 22): (i) **protoderme** (*protoderm*), (ii) **meristema fundamental** (*ground meristem*) e (iii) **procâmbio** (*procambium*), que geram, respetivamente, a epiderme, o tecido fundamental cortical e medular, e a vasculatura primária (mais o periciclo, na raiz). Nos meristemas apicais caulinares, logo abaixo do promeristema, distinguem-se primórdios folheares em construção por **meristemas folheares**. Nas monocotiledóneas, e em algumas dicotiledóneas, o meristema apical caulinar é coadjuvado por um **meristema de espessamento primário** (DeMason 1983) («Espessamento do caule nas monocotiledóneas»).

Os meristemas apicais caulinares, ao mesmo tempo que diferenciam caule e folhas, deixam na axila das folhas pequenos aglomerados de células meristemáticas que tomam o nome de **meristemas axilares** (Figura 22). Os meristemas axilares são os responsáveis pela ramificação da parte aérea das plantas. Depois de ativados, em nada se distinguem de um meristema apical caulinar. As raízes não têm meristemas axilares: a sua ramificação segue um mecanismo diferente e evolucionariamente mais antigo do que o caule («Morfologia da extremidade radicular e ramificação»).

Em algumas monocotiledóneas (*e.g.*, Poaceae, Cyperaceae e Commelinaceae; Fisher & French 1976) e 'dicotiledóneas' (*e.g.*, Caryophyllaceae e Polygonaceae; Khan 2002) persistem bandas de células meristemáticas na região do nó, encravadas entre tecidos já diferenciados, que facultam um **alongamento intercalar** dos entrenós. Estes meristemas podem, inclusivamente, ser ativados em caules já maduros. Os **meristemas intercalares** das gramíneas situam-se na base dos entrenós, evidenciado-se através de uma pequena constrição no colmo – contribuem mais para o crescimento dos caules e para a exposição das inflorescências do que os meristemas caulinares apicais (Figura 10-A; «Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas»). As gramíneas possuem ainda meristemas intercalares folheares, um na base da bainha e outro na base do limbo («Crescimento e desenvolvimento da folha»).

A grande maioria das monocotiledóneas e muitas 'dicotiledóneas' herbáceas anuais só têm crescimento primário – a forma e a espessura dos caules é exclusivamente atribuível aos meristemas primários (Dickison 2000). Nas gimnospérmicas e nas 'dicotiledóneas' com

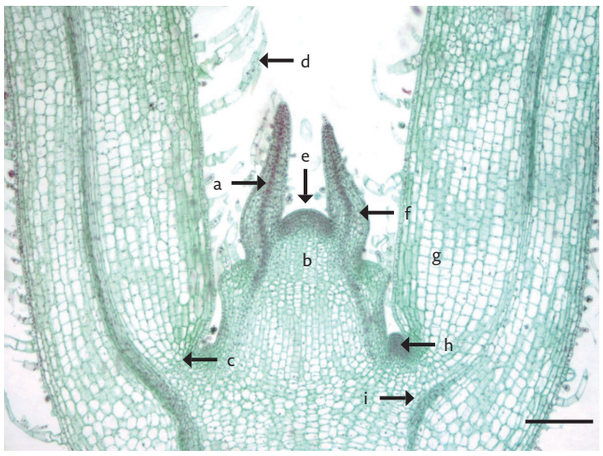


FIGURA 22
Estrutura do meristema apical caulinar (corte radial):
a – procâmbio;
b – meristema fundamental;
c – lacuna foliar;
d – pelo pluricelular;
e – meristema apical;
f – primórdio foliar;
g – folha em desenvolvimento;
h – meristema axilar;
i – tecido vascular em diferenciação.
[Wikimedia Commons.]

crescimento secundário, o crescimento processa-se a dois tempos, governado por meristemas vegetativos distintos: (i) as raízes e os caules, primeiro, alongam-se pela extremidade através da ação de meristemas apicais e fazem o corpo primário; (ii) numa fase posterior, geralmente prontamente iniciada, aumentam de diâmetro (engrossamento sem a formação de novos órgãos) com a produção do **corpo secundário** pelos meristemas secundários. A formação do corpo secundário depende de dois **meristemas laterais** especializados: o câmbio vascular e a felogene. A alusão à sua lateralidade denota que se dispõem no sentido do eixo caulinar ou radicular onde estão alojados. Nas raras monocotiledóneas com crescimento secundário entra em jogo o **meristema de espessamento secundário** – não têm nem câmbio, nem felogene.

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



FIGURA 23
Plantas monocárpicas perenes. Em ambientes tropicais, o sisal produz um longo escapo com uma inflorescência terminal 10-15 anos após a plantação (a propagação geralmente faz-se por bolbilhos), morrendo em seguida. O ciclo de vida do sisal é mais longo sob clima temperado (Bean 1981). O corte do escapo, mal este emirja entre as folhas, prolonga o ciclo de vida do sisal e de outras *Agave*, uma técnica corrente em jardinagem. [Sumbe, Angola; fotografia do autor.]

A vida pós-embriónica[38] das plantas com semente pode ser dividida em duas fases: **fase vegetativa** e **fase reprodutiva** (= **generativa**). A transição da fase vegetativa para a fase reprodutiva implica a conversão de todos ou de parte dos **meristemas vegetativos** (*vegetative meristems*), concretamente de meristemas apicais ou axilares caulinares, em **meristemas reprodutivos** (*reproductive meristems*). As plantas anuais, bienais e **monocárpicas perenes** entram na fase reprodutiva e senescem pouco depois da frutificação (Figura 23). Nas plantas perenes **policárpicas**, a fase reprodutiva está relacionada com a capacidade de alternar, ou de somar, a produção de gemas vegetativas com a diferenciação de gemas florais ou mistas («Gemas»). Nas plantas com flor, os meristemas reprodutivos passam por duas fases: (i) **meristema da inflorescência** (*inflorescence meristem*), enquanto diferenciam as estruturas da inflorescência, e (ii) **meristema floral** (*floral meristem*), quando geram as peças da flor.

Uma outra classificação dos meristemas, não incluída no Quadro 6, refere-se à sua determinação (Sablowski 2007). Os **meristemas determinados** (*determinate meristems*) estão geneticamente programados para cessar a produção de novas células uma vez atingido um estádio de desenvolvimento específico. Produzem estruturas com dimensão e formas determinadas; *e.g.*, folhas (meristemas folheares) e flores (meristemas florais). Os **meristemas indeterminados** (*indeterminate meristems*) estão envolvidos no crescimento de **órgãos indeterminados**, *i.e.*, da raiz, do caule e, por vezes, da inflorescência.

Os meristemas podem diferenciar-se a partir de tecidos definitivos, numa posição distinta dos meristemas enumerados no Quadro 6. Estes meristemas «fora do lugar» são designados por **meristemas adventícios**[39] – dão origem a **órgãos adventícios** (*e.g.*, raízes e caules adventícios). Os meristemas adventícios têm origem em (i) células parenquimatosas definitivas que mantiveram a capacidade de se desdiferenciar e retomar uma capacidade meristemática, ou em (ii) células cambiais (Hartmann *et al.* 2014a). As células parenquimatosas definitivas em causa geralmente estão situadas nos raios xilémicos e floémicos, no periciclo caulinar, ou em lacunas («Cilindro central»). A diferenciação de meristemas pode ser antecedida pela formação de um calo mais ou menos volumoso. Os **calos** são proliferações celulares irregulares de células parenquimatosas que se formam em feridas ou cortes, que têm a sua origem em células parenquimatosas definitivas. Diz-se que os órgãos adventícios diferenciados a partir de calos têm uma **organogénese indireta**. Implicitamente, nos outros casos a **organogénese** é **direta**.

Tecidos definitivos simples

Parênquima

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

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

O **parênquima fundamental** ou de preenchimento enche o córtex e a medula de caules e raízes. O **aerênquima** é um tipo de parênquima com abundantes espaços vazios entre as células, comum nas plantas aquáticas ou anfíbias (*e.g.*, arroz), ou no pecíolo da bananeira e outras monocotiledóneas Zingiberales. Foi também detetado nas raízes finas de árvores ciclicamente ou permanentemente submersas pela toalha freática (David *et al.* 2013). O aerênquima facilita o transporte de gases de e para as partes das plantas (Figura 24) que têm dificuldade de aceder ao oxigénio, e libertar-se do dióxido de carbono produzido pela respiração celular. O aerênquima deve ser entendido como um sistema de transporte, como é o floema e o xilema (Colmer 2003).

Designa-se por **clorênquima** (= **parênquima clorofilino**) o parênquima de células fotossintéticas próprio do mesofilo das folhas e do córtex dos caules primários. Reconhecem-se dois tipos de clorênquima: (i) em **paliçada** (com células alongadas, compactadas) ou (ii) **lacunoso** (com grandes espaços intercelulares) (Figura 109). O **parênquima de reserva**, por exemplo das raízes e caules tuberosos e das sementes, pode ser amiláceo, inulífero, oleaginoso ou sacarino consoante o tipo de substâncias que acumula. Muitas plantas suculentas armazenam água num **hidrênquima** (= **parênquima aquífero**) ao nível da raiz, caule e/ou folhas (Males 2017). O parênquima é o tecido base das partes edíveis dos frutos.

Como se verá, o **parênquima lenhoso** tem um papel determinante na estrutura e funcionamento do lenho («Estrutura secundária do caule»). Sobretudo nas áreas de xilema não funcional e na vizinhança de infeções fúngicas, o protoplasma das células de parênquima lenhoso atravessa as pontuações e invade e sela o lúmen dos elementos traqueais vizinhos. As **tiloses** (*tylosis*), nome por que são conhecidas estas penetrações em forma de balão, são fundamentais na compartimentação das infeções de fungos lenhícolas («Reparação de feridas. Resposta ao corte») (Figura 25). Os tipos de parênquima agora apresentados desempenham funções precisas na planta. A discriminação de subtipos do parênquima continua pela sua localização no interior do cormo; *e.g.*, parênquima cortical, medular, vascular, etc.

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

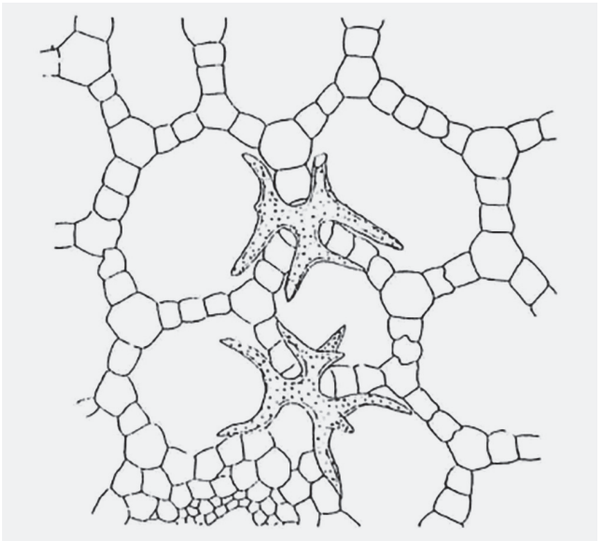


FIGURA 24
Aerênquima num pecíolo de nenúfar-amarelo (Nuphar luteum, Nymphaeaceae); *n.b.*: dois escleritos no centro da figura. [Deysson (1965).]

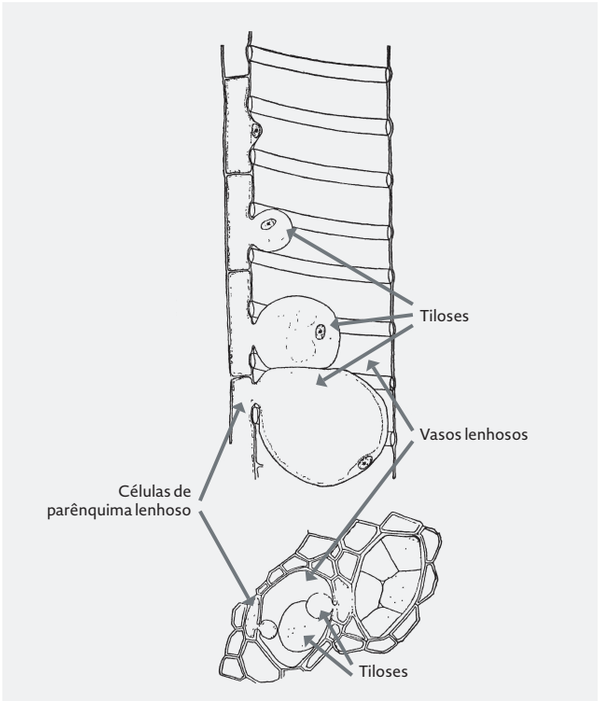


FIGURA 25
Tiloses em vasos lenhosos de *Robinia pseudoacacia* (Fabaceae); *n.b.*: espessamentos anelares das paredes dos vasos e a proveniência das tiloses. [Adaptado de Holman & Robbins (1939).]

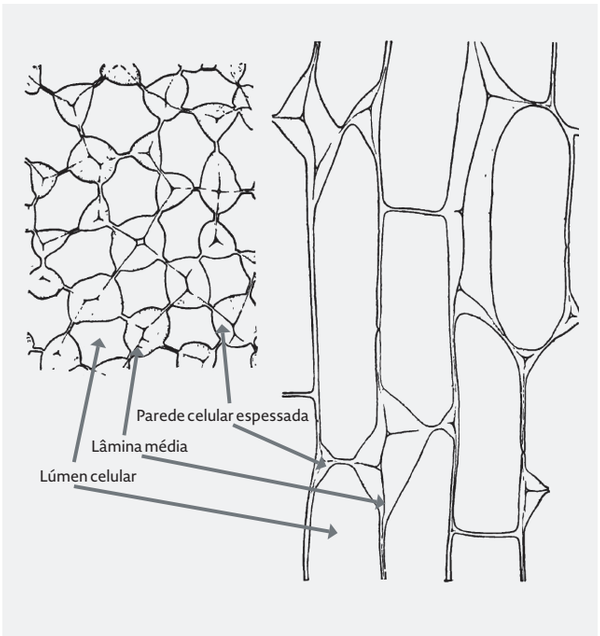


FIGURA 26
Estrutura do colênquima. Corte transversal à esquerda; corte longitudinal à direita. [Adaptado de Holman & Robbins (1939).]

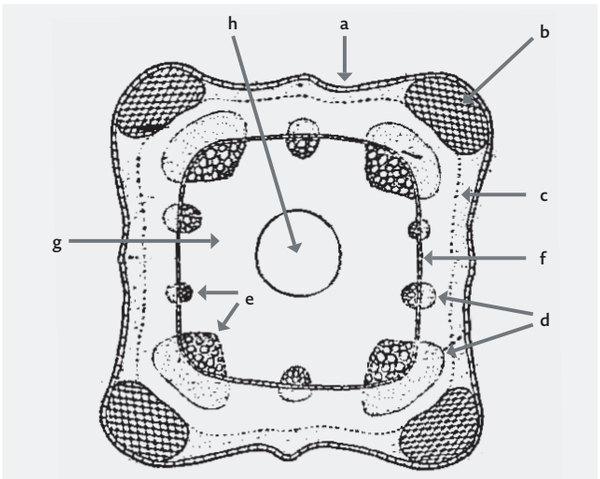


FIGURA 27
Colênquima nos caules das plantas herbáceas. Representação do corte transversal de um caule de *Lamium* (*Lamiaceae*): a – epiderme; b – feixe de colênquima; c – córtex clorofilino; d – floema; e – xilema; f – câmbio vascular; g – medula fistulosa. [Adaptado de Belzung (1900).]

Colênquima

O colênquima e o esclerênquima têm uma função de suporte mecânico. O colênquima confere elasticidade; o esclerênquima tem, por vezes, a função de isolar e proteger partes da planta do exterior (*e.g.*, tegumento da semente). Ambos podem aumentar a resistência a insetos picadores-sugadores (Ammar *et al.* 2014).

As células do **colênquima** (*collenchyma*), ao invés do esclerênquima, são vivas. Distinguem-se das células parenquimatosas por serem mais alongadas e flexíveis, e por apresentarem uma parede primária refringente ao microscópio, assimetricamente espessada, sobretudo com celulose (Figuras 26 e 29). As células de colênquima não têm parede secundária, nem espessamentos com lenhina. Organizam-se em feixes longitudinais, frequentemente de posição subepidérmica. Distendem-se sob o efeito de forças de tração; suspendida a tração, não regressam à forma inicial; e dobram sem quebrar. Estas três características permitem-lhes acompanhar o crescimento dos órgãos jovens. A função de suporte depende, em grande parte, da turgidez conferida pela água porque as paredes das células colenquimatosas não têm lenhina e outras substâncias hidrofóbicas. O colênquima não impede a murchidão.

O colênquima está muito associado aos órgãos primários, sendo determinante na resistência mecânica e na elasticidade característica dos caules jovens, folhas e raízes aéreas das 'dicotiledóneas'. É raro nas raízes subterrâneas e profuso nos caules primários angulosos, por exemplo, nas famílias Lamiaceae e Verbenaceae (Figura 27). Nas monocotiledóneas, a mesma função é desempenhada pelo esclerênquima.

Esclerênquima

Todas as células vegetais têm, numa fase inicial, uma parede primária de celulose, hemicelulose e pectinas. A diferenciação do **esclerênquima** (*sclerenchyma*) passa pela deposição de uma parede secundária com uma elevada proporção de lenhina, e pela morte programada do protoplasto[40]. As deposições são mais simétricas do que as do colênquima, quimicamente distintas, e, por vezes, obstruem o lúmen por completo (Figuras 29 e 30). O esclerênquima é um tecido afim dos elementos traqueais do xilema[41], mas sem função de transporte, energeticamente mais dispendioso do que o colênquima e ainda mais do que o parênquima.

O esclerênquima aparece tanto no corpo primário, como no corpo secundário. Geralmente, está localizado na fronteira entre estruturas anatómicas ou entre estas e o exterior da planta, estando associado a órgãos maduros cujo crescimento já terminou e a partes particularmente rígidas das plantas; *e.g.*, por debaixo da epiderme, a delimitar o córtex, a proteger feixes vasculares primários, no tegumento das sementes e a revestir os frutos secos.

Reconhecem-se dois tipos celulares esclerenquimatosos: os (i) escleritos e as (ii) fibras. Os **escleritos**[42] (= **células pétreas**; *sclereids*) são células esclerenquimatosas de forma irregular, isodiamétricas ou, pelo menos, mais curtas do que as células das fibras, e com mais pontuações, do que estas. Os escleritos surgem isolados e distribuídos ao acaso noutros tipos de tecidos (Figura 24), ou então em grupos ou em camadas (Figura 28). São relativamente raros nas monocotiledóneas. Os escleritos isolados conferem o granitado característico da polpa das peras e dos medronhos maduros (*Arbutus unedo*, Ericaceae). A acumulação de camadas organizada de escleritos explica a rigidez do tegumento das sementes, do endocarpo das drupas e dos frutos secos. Os escleritos são classificados de acordo com a sua forma e dimensão; *e.g.*, macroescleritos, braquiescleritos, osteoescleritos, etc.

Constituem as **fibras** (= fibras esclerenquimatosas) células de esclerênquima muito mais compridas do que largas, fusiformes, pontiagudas, e de lúmen muito reduzido. Atingem 20 cm ou mais de comprimento. Deformam-se sob tensão e têm tendência a retornar à forma inicial. Previnem a murchidão sob stresse hídrico. Surgem agrupadas em feixes numa grande variedade de tecidos; *e.g.*, reforçam as folhas das gramíneas e das agaváceas, e endurecem os espinhos, qualquer que seja a sua origem. As fibras esclerenquimatosas classificam-se em **xilémicas** (*xylary fibers*, *wood fibers*) ou **extraxilémicas** (*extraxylary fibers*) consoante se encontrem, ou não, imersas no xilema, e como **primárias** ou **secundárias** se têm origem em meristemas primários ou secundários (Figura 29).

As fibras xilémicas são parte integrante do xilema, no qual surgem a acompanhar os elementos traqueais. Em função da espessura da parede celular e do tipo de pontuações, são divididas em dois grupos: (i) fibras libriformes e (ii) fibrotraqueídos. As **fibras libriformes** (*libriform fibers*) apresentam paredes secundárias muito espessas com pontuações simples (*v.i.*), e os **fibrotraqueídos** (*fiber-tracheids*) paredes comparativamente mais finas, geralmente com pontuações areoladas. As gimnospérmicas não têm fibras libriformes e só raramente fibrotraqueídos.

As fibras extraxilémicas situam-se no córtex, na vizinhança (por fora) do cilindro vascular ou no floema (com uma origem meristemática comum com os tubos crivosos), designando-se, respetivamente, por **fibras corticais**, **fibras perivasculares** (= fibras pericíclicas) ou **fibras liberianas** (= fibras floémicas) (Dickison 2000). Nas monocotiledóneas, mas também em várias 'dicotiledóneas' como em *Cucurbita* (Cucurbitaceae) e em *Aristolochia* (Aristolochiaceae), as fibras perivasculares envolvem firmemente os feixes vasculares constituindo, no seu todo, **feixes fibrovasculares**. Além das fibras perivasculares, o colmo de muitas gramíneas e de outras monocotiledóneas é enrijecido com fibras corticais, por debaixo da epiderme. As fibras liberianas são muito frequentes nas dicotiledóneas. A flexibilidade dos sarmentos da videira-europeia deve-se à presença de fibras liberianas primárias e secundárias.

As fibras extraxilémicas têm uma grande importância têxtil, sendo extraídas em mais de 40 famílias de plantas. As **fibras têxteis** de origem vegetal são divididas em três grandes grupos: (i) fibras macias, (ii) fibras duras, (iii) fibras de superfície. As **fibras macias** ou moles (*soft fibers*, *bast fibers*), pela sua flexibilidade e elasticidade, são obtidas a partir das fibras extraxilémicas caulinares, liberianas ou corticais de dicotiledóneas; *e.g.*, juta (*Corchorus capsularis*, Malvaceae), linho (Figura 30) e cânhamo (Figura 68-B). As **fibras duras** (= **fibras foliares**, *hard fibers*) são mais ricas em lenhina e provêm das folhas de monocotiledóneas; *e.g.*, sisal (Figura 23), abacá ou cânhamo-de-manila (*Musa textilis*, Musaceae) e ráfia (*Raffia taedigera*, Arecaceae). As fibras duras são constituídas por fibras corticais e por feixes fibrovasculares.

FIGURA 28
Escleritos no tegumento da semente de *Pisum sativum* subsp. *elatius* (Fabaceae). *N.b.*: células da epiderme diferenciadas em macroescleritos, recobertos exteriormente por uma cutícula. (Cortesia de Petr Smýkal.]

FIGURA 29
Colênquima e esclerênquima (fibras extraxilémicas primárias) num corte transversal de caule de *Cucurbita* (Cucurbitaceae). *N.b.*: assimetria da parede das células de colênquima. [Curtis *et al.* (2002).]

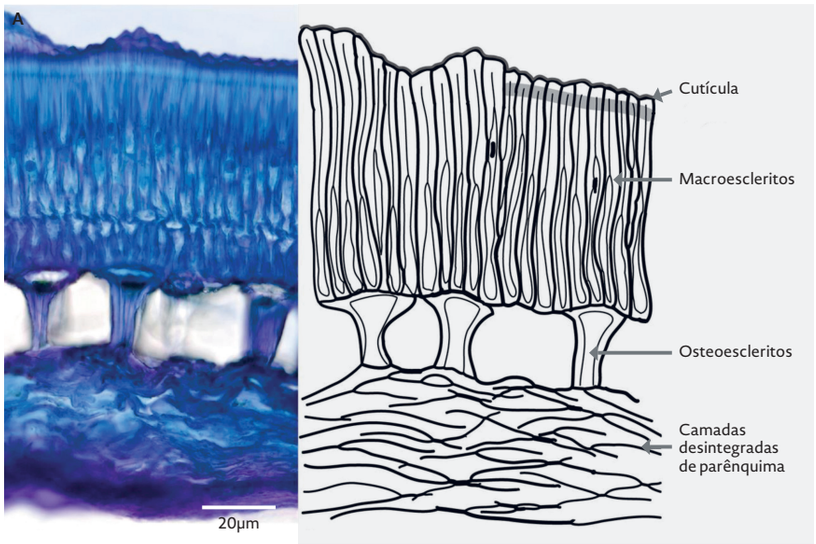


FIGURA 28

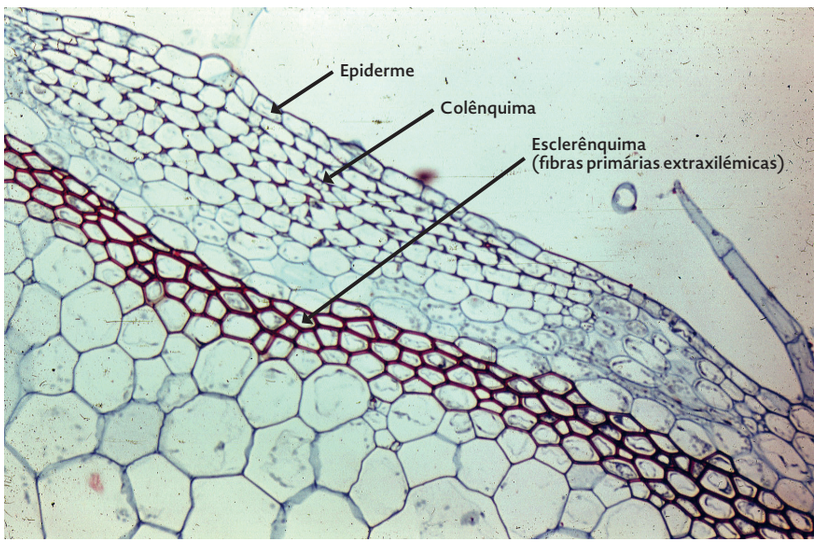


FIGURA 29

Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

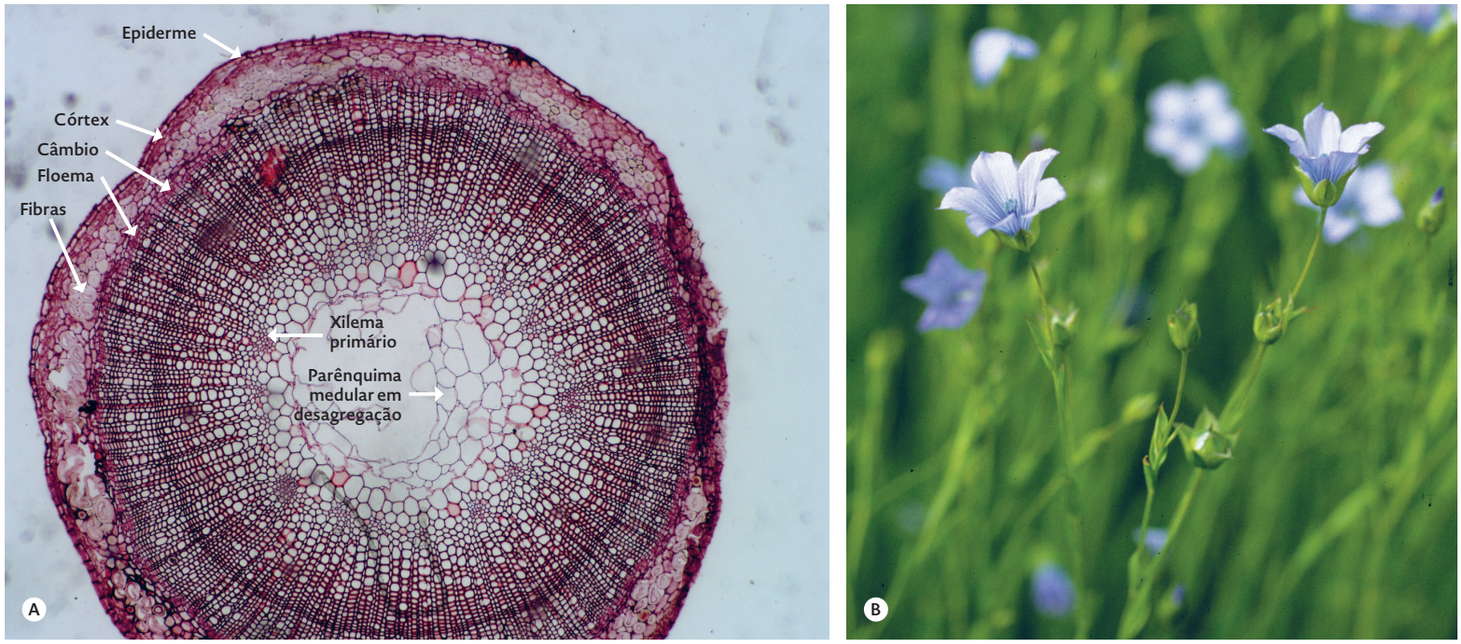


FIGURA 30
Fibras extraxilémicas liberianas primárias de linho.
A) Corte transversal de um caule de *Linum* (Linaceae); *n.b.*: crescimento secundário (são visíveis dois anéis de crescimento e um terceiro em formação), epiderme por enquanto não substituída por uma periderme e células de fibras liberianas totalmente obstruídas pela deposição de uma parede secundária. **B)** Planta cultivada. [A) Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor. B) Bragança; fotografia do autor.]

Fibra de superfície (*surface fibers*) é uma designação imprópria dos tricomas lenhificados – com origem no tecido epidérmico – que se desenvolvem na superfície de sementes, folhas ou frutos. O algodão é uma fibra de superfície, entendida por alguns autores como fibra macia, extraída da semente de várias espécies do género *Gossypium* (algodoeiros; Malvaceae) (Figura 197-D). As fibras do fruto da sumaumeira (*Ceiba pentandra*, Malvaceae Bombacoideae) usavam-se para encher colchões e almofadas.

Tecidos complexos

Tecido de proteção

Epiderme

A **epiderme** (*epidermis*) é uma camada celular contínua e compacta (sem espaços intercelulares), por regra unisseriada (com uma assentada de células) e transparente, que cobre todo o exterior do corpo primário das plantas. Constitui uma interface entre a planta e o ambiente. A epiderme é **multisseriada** (= múltipla ou pluriestratificada), por exemplo, nas folhas das figueiras (*Ficus*, Moraceae) e nas raízes com velame. Geralmente, é substituída pela periderme nos órgãos com crescimento secundário («Primeiras etapas do crescimento secundário»; Figura 78).

A epiderme de caules primários e folhas é constituída por vários tipos de células. Dominam este tecido complexo células pouco especializadas, transparentes, de grandes vacúolos, com poucos a nenhuns cloroplastos, alongadas no sentido do eixo longitudinal do órgão. Esta matriz celular é interrompida por tipos celulares particulares, como sejam as células-guarda e as células anexas (= subsidiárias) constituintes do complexo estomático («Epiderme» da folha), as células motoras ou buliformes, células com paredes espessadas com sílica (células silicificadas, «Célula vegetal») ou suberina (células suberosas), nectários e um sem número de emergências e de tipos de indumento (*e.g.*, pelos, papilas, tricomas glandulares; «Emergências. Indumento»). Na epiderme da raiz, diferenciam-se pelos radiculares.

Reveste exteriormente a epiderme uma camada cerosa protetora – a **cutícula** (*cuticle*) –, por vezes, complementada com expansões de **ceras epicuticulares**. O principal constituinte da cutícula – a **cutina** (*cutin*) – é um composto lipídico hidrófobo e transparente. A cutícula, além de conferir resistência a parasitas e a agentes físicos abrasivos (*e.g.*, poeiras e cristais de cloreto de sódio), é largamente impermeável a gases e líquidos, confere alguma proteção à radiação UV, e, consoante os casos, reflete, difunde ou concentra os raios solares. A transparência frequente da cutícula e da epiderme permite que a luz atinja camadas celulares fotossintéticas. A cutícula e a compactação das células epidérmicas providenciam, apesar de tudo, alguma sustentação mecânica aos órgãos primários.

A espessura da cutícula é determinante nas perdas de água por transpiração. Foi demonstrado que a cutícula é mais espessa nas folhas expostas ao sol, e que muitas plantas aumentam a deposição de substâncias lipídicas em resposta a exposições prolongadas a défices de água no solo (Skoss 1955). A cutícula da carnaúba (*Copernicia prunifera*, Arecaceae), uma palmeira endémica do Nordeste brasileiro, é suficientemente espessa para ser explorada comercialmente, obtendo-se a cera de carnaúba (Figura 31).

Como explico nos pontos dedicados à anatomia da raiz, caule e folha, identifica-se, por vezes, por debaixo da epiderme, uma camada celular, distinta das imediatamente vizinhas, já pertencente ao tecido fundamental – a **hipoderme** (*hypodermis*). Embora só discrimináveis

através de estudos histológicos, as camadas internas da epiderme multisseriada e a hipoderme têm uma ontogénese distinta: a epiderme, uni ou multisseriada, é diferenciada na protoderme, a camada mais externa dos meristemas apicais radicular e caulinar; a hipoderme provém do meristema fundamental, portanto, deve ser entendida como a camada celular mais externa do córtex.

Periderme

O aumento de diâmetro dos caules secundários das 'dicotiledóneas' e nas gimnospérmicas cria tensões mecânicas em todos os tecidos exteriores ao câmbio. Sem o apoio de um meristema especializado na produção de periderme – a **felogene** (= câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico; *phellogen*, *cork cambium*) –, os caules abririam fendas expondo as células vivas do floema e do câmbio ao exterior. Ao contrário do câmbio, a felogene tem uma duração temporal limitada. Nas monocotiledóneas com crescimento secundário, a solução evolutiva foi outra: não têm nem câmbio nem felogene («Espessamento do caule nas monocotiledóneas»).

A felogene produz felema para o exterior e feloderme para o interior (Figura 88). O **felema** (= **suber**; *phellem*, *cork*) é um tecido de células mortas na maturação, espessadas com suberina, por vezes, complementada com lenhina. Tanto a suberina como a lenhina são substâncias hidrofóbicas. A suberina tem por função reduzir as perdas de água e proteger as plantas contra parasitas, impactos de objetos e a radiação solar. Confere, como a lenhina, proteção contra os efeitos mutagénicos da radiação ultravioleta (Krizková *et al*. 1999). A **feloderme** (= **córtex secundário**; *phelloderm*) é um tecido parenquimatoso de reserva. O conjunto «feloderme + felogene + felema» constitui a **periderme** (*periderm*). A periderme substitui, geralmente, a epiderme nos caules e raízes com crescimento secundário. A felogene (e a periderme) pode ainda diferenciar-se nas feridas ou nas regiões de abcisão de folhas e frutos. No primeiro caso, contribui para a reparação de feridas, e, no segundo, ao formar uma **zona de abcisão** impele a queda de folhas e frutos. O estudo da periderme é aprofundado no capítulo dedicado ao caule («Periderme e ritidoma»).

Tecido fundamental

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



FIGURA 31
Corte das folhas de carnaúba (*Copernicia prunifera*, Arecaceae). Tradicionalmente, as folhas são secas ao sol e, em seguida, batidas para soltar a cutícula. O pó de cutícula é cozido e coado. O líquido assim obtido é, então, arrefecido em grandes tanques na superfície dos quais se forma uma crosta sobrenadante amarelada – a cera bruta de carnaúba. Depois de refinada, tem múltiplos usos; *e.g.*, graxa para sapatos, ceras para soalhos e automóveis, e proteção de frutos. O interesse comercial da cera carnaúba deve-se ao seu ponto de fusão invulgarmente elevado. [Cortesia de maispiripiri.com.br.]

Tecido vascular

O transporte de água e nutrientes

Os fisiologistas nomeiam a componente não viva das plantas por apoplasto, e por simplasto o conjunto dos protoplastos. Integram o **apoplasto** as paredes celulares, os espaços intercelulares e o lúmen (interior) dos elementos traqueais (por serem células mortas). Os plasmodesmos fazem do **simplasto** um sistema contínuo que se alastra a toda a planta.

No corpo das plantas, o movimento da água e nutrientes a curta distância faz-se por duas vias: por (i) difusão pelo apoplasto (via apoplástica), ou (ii) pelo interior das células (via simplástica). Nas raízes, as bandas de Caspary («Epiderme e córtex» da raiz) obrigam os solutos a penetrar nas células da endoderme, interrompendo a via apoplástica. A cutícula e a periderme também interrompem o apoplasto. As células de transferência desempenham um importante papel no movimento de nutrientes entre o simplasto e o apoplasto.

O transporte a longa distância nas plantas vasculares é assegurado pelos tecidos vasculares, *i.e.*, pelo xilema e floema, geralmente anatomicamente associados em **feixes vasculares**. O xilema transporta a água e os nutrientes absorvidos e processados na raiz para a parte aérea; o floema redistribui os produtos da fotossíntese. O movimento do **fluido xilémico**[43] é governado por forças físicas e faz-se da raiz para a canópia no sentido longitudinal. No xilema secundário, ocorre algum movimento lateral através do parênquima dos raios xilémicos. O movimento do **fluido floémico** consome energia e é multidirecional: dos tecidos de reserva ou dos órgãos produtores (folhas e caules herbáceos) para os centros consumidores (*e.g.*, raiz, meristemas, flores, frutos, ou tecidos de reserva), as *sources* e *sinks* da bibliografia de fisiologia vegetal.

O xilema e o floema primários são diferenciados pelo procâmbio; o xilema e o floema secundários pelo câmbio vascular («Meristemas»). A maior parte da biomassa das plantas lenhosas é constituída por **xilema secundário**, também conhecido por **lenho**. Nas plantas sem crescimento secundário, o floema e o xilema primários não são renovados e permanecem funcionais durante toda a vida da planta.

Xilema

O **xilema** acumula as funções de transporte, de suporte e de reserva. É composto por diferentes combinações de (i) vasos lenhosos e/ou traqueídos, (ii) fibras xilémicas, e (iii) parênquima lenhoso. Menos constantes são os esclereitos e laticíferos (estruturas celulares que produzem látex). Constituem os traqueídos (= tracoides, *tracheids*) e os vasos lenhosos (= traqueias, *vessels*) maduros dois tipos de células, respetivamente, os traqueídos[44] e os elementos dos vasos. Os traqueídos e os elementos dos vasos são genericamente designados por **elementos traqueais** (*tracheary elements*). Têm em comum paredes secundárias espessas reforçadas com deposições de lenhina, e o facto de não reterem o protoplasma na maturidade – são células mortas. As células precursoras dos elementos traqueais estão, portanto, sujeitas a uma **morte programada** (*programmed cell death*). Os traqueídos desempenham a dupla função de suporte e transporte; os elementos dos vasos, excetuando os tipos ancestrais, têm unicamente uma função de transporte. As fibras xilémicas têm uma função de suporte. O parênquima lenhoso é o tipo celular vivo mais abundante nas angiospérmicas, tem um papel importante de reserva, de suporte metabólico do tecido xilémico e de proteção do lenho contra organismos fitopatogénicos (Morris *et al.* 2016). Será discutido com mais detalhe no ponto «Estrutura secundária do caule».

Os **traqueídos** (*tracheids*) têm uma forma fusiforme, pequeno diâmetro (atingem os 80 µm de diâmetro), uma elevada relação comprimento/largura e uma parede secundária bastante homogénea. Nos feixes vasculares, os traqueídos não se justapõem axialmente, antes lateralmente, comunicando entre si por intermédio das pontuações. O fluido xilémico circula entre traqueídos através das pontuações porque a parede celular secundária, em consequência da deposição de lenhina, não é permeável a soluções aquosas (Figura 32).

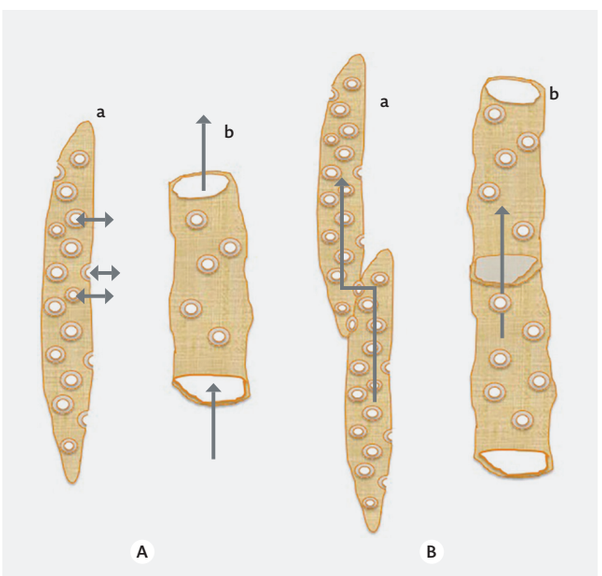


FIGURA 32
Representação do movimento da seiva nos traqueídos (a) e vasos lenhosos (b). **A)** Nos traqueídos, a seiva flui pelas pontuações e nos elementos de vaso essencialmente pelas perfurações. **B)** Os traqueídos contactam lateralmente enquanto os elementos de vasos se justapõem longitudinalmente. Depreende-se das figuras que o movimento da seiva enfrenta mais resistências nos traqueídos do que nos vasos lenhosos. *N.b.*: pontuações propositadamente sobredimensionadas, e movimento dominante da seiva indicado por setas negras. [Original do autor.]

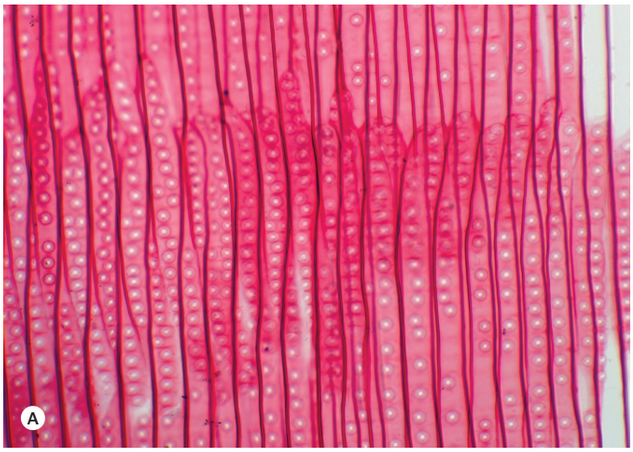
Os **elementos dos vasos** (*vessel elements*) são mais curtos e de maior diâmetro (até 0,5 mm, visíveis a olho nu) do que os traqueídos. Dispõem de duas **placas de perfuração** (*perforation plate*), uma em cada extremidade, com uma ou mais interrupções amplas da parede celular designadas por **perfurações** (*perforations*). A placa de perfuração pode ser **simples** (vasada com uma única perfuração), ou **múltipla**, e compreender várias perfurações alongadas (**barras**) dispostas em paralelo como uma escada (**placa de perfuração escalariforme**), ou perfurações mais pequenas formando um retículo (**placa de perfuração reticulada**) (Figura 34).

Os **vasos lenhosos** (*xylem vessels*) organizam-se pela justaposição axial de elementos dos vasos, sendo as paredes de contacto entre dois elementos de vaso sucessivos perpendiculares às paredes longitudinais, ou oblíquas (nos tipos mais ancestrais). A comunicação entre dois elementos de vaso contíguos faz-se pelas perfurações. Os vasos lenhosos podem atingir vários metros de comprimento sem interrupções. A resistência à circulação do fluido xilémico é substancialmente menor nos vasos lenhosos do que nos traqueídos, por duas razões: (i) maior diâmetro dos vasos; (ii) maior parte do caudal de fluido passa pelas perfurações (Figura 32). Os vasos comunicam lateralmente uns com os outros e com o parênquima lenhoso pelas pontuações. O movimento lateral da seiva pelas pontuações e a redução da condutividade hidráulica são inevitáveis quando os vasos entopem.

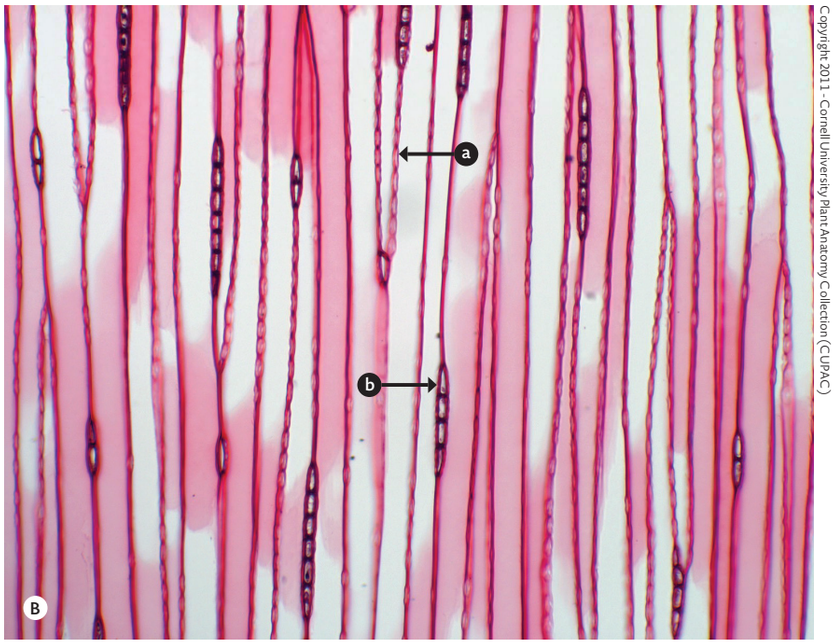
Os traqueídos são filogeneticamente mais antigos do que os elementos dos vasos – evoluíram no Silúrico (444-419 M.a.) (volume II), muito antes dos elementos dos vasos que têm, provavelmente, uma idade jurássica (201-145 M.a.). Todas as plantas vasculares têm traqueídos. Os vasos lenhosos são característicos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

Os elementos traqueais evoluíram de modo a minimizar a resistência à ascensão da seiva (aumento da condutância hidráulica) sem agravar perigosamente os riscos de embolia. O diâmetro (espessura) dos elementos traqueais varia de espécie para espécie. A enorme diversidade de formas e ecologias das plantas vasculares

FIGURA 33
Pontuações areoladas em traqueídos nas gimnospérmicas: *Thuja occidentalis* (Cupressaceae). **A)** Corte radial. **B)** Corte tangencial. N.b.: pontuações nos traqueídos (a) e raios unisseriados de parênquima lenhoso radial (b); as gimnospérmicas não têm vasos lenhosos. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor.]



Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)



Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

ajuda a explicar a enorme variabilidade do diâmetro dos elementos traqueais. Pelas razões de ordem física suprarreferidas, o diâmetro dos vasos lenhosos diminui da base para o ápice das plantas, sendo geralmente maior nas plantas grandes (árvores) de climas húmidos e quentes, do que nas plantas herbáceas ou nas plantas de ambientes secos e/ou frios (Olson *et al.* 2014). O lenho secundário produzido na estação húmida tem um diâmetro maior do que o da estação seca («Estrutura secundária do caule»).

Uma pontuação não é um orifício, mas sim uma área de parede primária, mais ou menos intacta, não revestida por parede secundária, comum a duas células contíguas. As pontuações têm três partes: (i) orifício, (ii) cavidade e (iii) membrana (Figura 36). Nas células vivas somam-se os plasmodesmos. O que sobra da parede celular primária constitui a **membrana**. As pontuações, tanto nos traqueídos como nos elementos dos vasos, podem ser **simples** (*simple pits*) ou **areoladas** (*bordered pits*; tipo mais comum). Nestas últimas forma-se um rebordo espessado na parede secundária que avança sobre o espaço preenchido pela membrana, sem a revestir (Figuras 3 e 36).

A membrana permite a passagem de fluido xilémico entre elementos traqueais vizinhos ao mesmo tempo que diminui o risco de disseminação de bolhas de ar (embolia) e de microrganismos patogénicos pelo sistema vascular (Choat *et al.* 2008). Este sistema de contenção está reforçado na maioria das gimnospérmicas (exceto Cycadidae), e em alguns géneros de angiospérmicas, por pontuações areoladas com um **sistema tórus-margo** (Figura 36). Nestas plantas, o centro da membrana – o **tórus** – é impermeável e mais espesso. A parede celular primária está parcialmente dissolvida em torno do tórus, constituindo o **margo**, uma zona percorrida por poros minúsculos (de poucos nanómetros) permeáveis

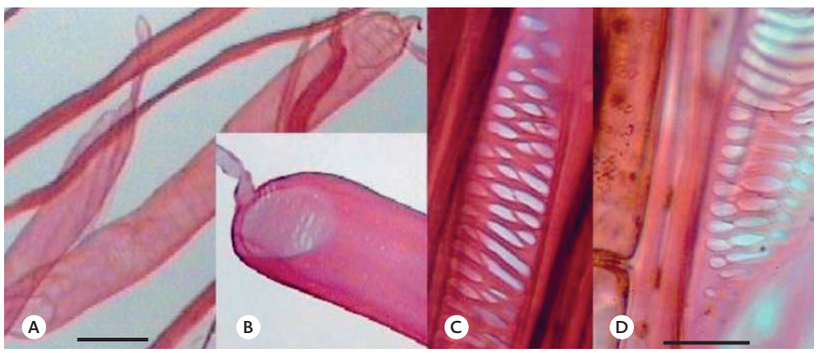


FIGURA 34
Perfurações em Eucryphia cordifolia (Cunoniaceae).
A) Elemento de vaso com perfurações simples; escala = 150 µm.
B) Perfuração simples num elemento de vaso.
C-D) Perfurações reticuladas em corte radial; escala = 25µm.
[Extraído de Rallo *et al.* (2008).]

à seiva. Na presença de bolhas de ar, o margo desloca-se, o tórus adere ao rebordo espessado e sela o elemento traqueal reduzindo os riscos de embolia (formação e coalescência de bolhas de ar) do xilema. Este mecanismo e a ausência de vasos lenhosos explicam, supõe-se, por que razão as árvores mais altas do mundo são gimnospérmicas (Hacke *et al.* 2004) – o xilema das grandes árvores gimnospérmicas está submetido a pressões negativas muito elevadas, os consequentes riscos de embolia são contrabalançados pelo pequeno diâmetro dos traqueídos e pelo sistema tórus-margo. O diâmetro dos poros do margo é o ideal para filtrar microrganismos patogénicos. Estão publicadas tentativas bem-sucedidas de utilização do xilema, sobretudo de gimnospérmicas (porque não dispõem de placas de perfuração), na purificação de água para consumo humano (Boutilier *et al.* 2014).

A deposição da parede secundária é descontínua no primeiro xilema a ser diferenciado nos caules e raízes primários pelo procâmbio, *i.e.*, no **protoxilema**. Pode seguir vários padrões: espessamentos anelares (em forma de anel), espiralados (= helicoides; em forma de hélice), escalariformes ou reticulados (Figura 35). O protoxilema mais precoce diferencia-se na proximidade do ápice, estando, por isso, sujeito a forças de tração causadas pelo alongamento das células

recém-diferenciadas. A deposição anelar da parede secundária facilita o seu alongamento. No protoxilema mais tardio, os espessamentos podem já ser espiralados. As paredes secundárias dos elementos traqueais do **metaxilema** (xilema primário mais tardio) e do xilema secundário são geralmente contínuas e apenas interrompidas por pontuações (espessamentos reticulado ou pontuado). Portanto, não são extensíveis como os elementos do protoxilema. Os diâmetros dos elementos traqueais são maiores no metaxilema e no xilema secundário do que no protoxilema (Figura 35).

Floema

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

As células especializadas no transporte do fluido floémico – os **elementos crivosos** (= **elementos dos tubos crivosos**; *sieve elements*) – são vivas. Os elementos crivosos maduros apresentam uma parede primária espessa – não têm núcleo, ribossomas, nem vacúolo, e o seu citoplasma confunde-se com o fluido floémico. Conectam-se pelo topo e dispõem-se em fiadas axiais, designadas por **tubos crivosos** (*sieve tube*). No interior dos elementos crivosos abunda **calose** (*callose*), um polímero de β-D-glucose, como a celulose. Esta substância acumula-se rapidamente nos tubos crivosos feridos por acidentes ou por insetos, impedindo a perda para o exterior de fluido floémico. Acumula-se também nas áreas crivosas no final da estação de crescimento para ser removida com a retoma do crescimento vegetativo.

As **células companheiras** (*companion cells*) têm uma estrutura parenquimatosa, um grande núcleo e citoplasma denso. Rodeiam os elementos crivosos com os quais comunicam por abundantes plasmodesmos. As células companheiras estão envolvidas na manutenção dos elementos crivosos e na fisiologia do carregamento do fluido floémico com os produtos da fotossíntese.

O fluido floémico é transferido entre elementos crivosos pelas **áreas crivosas** (*sieve areas*), i.e., por campos de poros sitos na parede celular, percorridos por cordões microscópicos de protoplasma (de maior dimensão do que os dos plasmodesmos), que conectam elementos crivosos axialmente ou lateralmente contíguos. Na maioria das angiospérmicas, as áreas crivosas estão concentradas nas extremidades dos elementos crivosos, constituindo **placas crivosas** (*sieve plates*).

Nas gimnospérmicas e em algumas angiospérmicas menos evoluídas, as áreas crivosas estão distribuídas

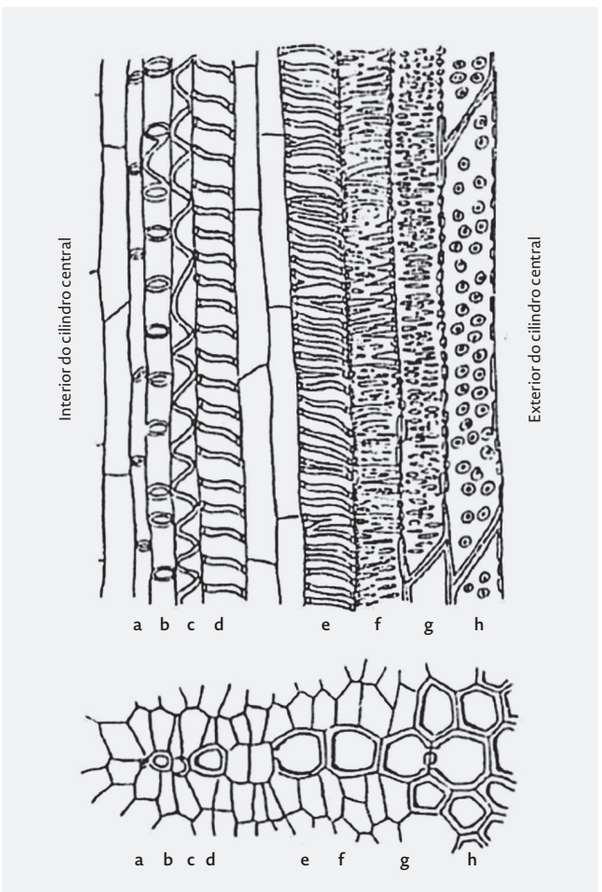


FIGURA 35
Espessamentos da parede celular dos elementos traqueais de protoxilema (a-d) e metaxilema (e-h) num caule primário (corte longitudinal em cima, corte transversal em baixo). Espessamento: a, b – anelar; c, d, e – espiralado; f – escalariforme; g – reticulado; h – pontuado. [Deysson (1965).]

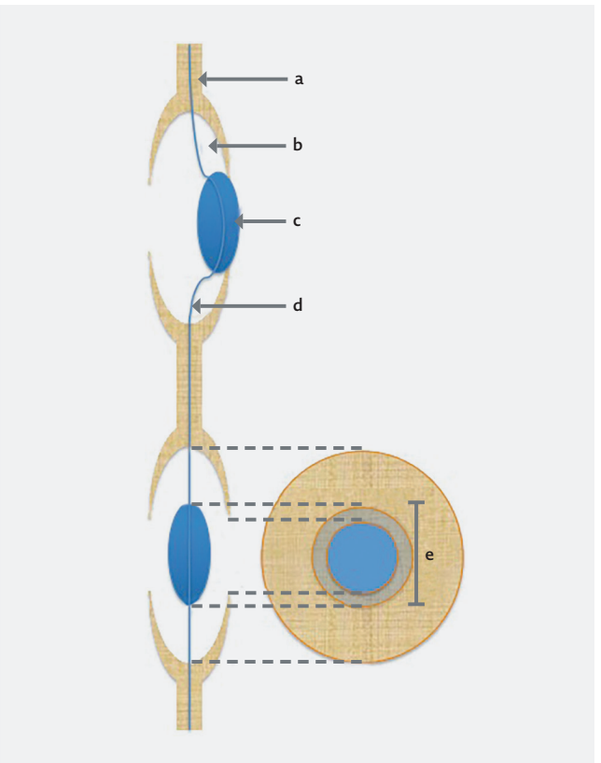


FIGURA 36
Sistema tórus-margo: a) parede celular; b) cavidade da pontuação; c) tórus; d) margo; e) pontuação areolada. Parede celular primária representada a castanho. [Redesenhado de Esau (1977).]

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

TECIDOS E ESTRUTURAS SECRETORAS

Entende-se por **secreção** o transporte e a acumulação de produtos do metabolismo de uma região para outra à escala da célula, ou do interior da célula secretora para qualquer outro local no corpo da planta (Beck 2010). A secreção pode ficar confinada, intra ou extracelularmente, à estrutura secretora ou extravasar para o exterior da planta.

A formação da parede celular e da cutícula, a suberização (acumulação de suberina) ou a deposição de ceras nas folhas são exemplos de secreção. Uma parte importante do estudo da secreção vegetal está focada nos chamados **metabolitos secundários**, substâncias orgânicas que não estão diretamente envolvidas no metabolismo primário (*e.g.*, crescimento, diferenciação celular e reprodução). Os metabolitos secundários incluem substâncias tão diversas como terpenoides, taninos, ceras ou alcaloides.

As secreções vegetais são sintetizadas ou acumuladas em **tecidos secretores**, reduzidos a uma única célula (*e.g.*, idioblastos secretores e laticíferos unicelulares) ou parte integrante de **estruturas secretoras** pluricelulares (Fahn 1988). A estrutura e a localização das estruturas secretoras no corpo das plantas são muito variadas. Geralmente, são classificadas em função das substâncias produzidas; *e.g.*, glândulas salinas, tricomas glandulares, corpos nutritivos, hidátodos, nectários florais e extraflorais, osmóforos, ductos de resina e laticíferos (Fahn 1988).

Refiro em seguida, de forma muito breve, as estruturas secretoras mais relevantes para os conteúdos abordados adiante neste livro. Algumas páginas atrás referi os idioblastos secretores. Deixo um estudo mais aprofundado da secreção e das estruturas secretoras para textos mais especializados (*e.g.*, Fahn 1988, Evert 2006, Ascensão 2007).

Tricomas glandulares e glândulas

As estruturas secretoras externas complexas, muitas vezes diferenciadas a partir de tecidos epidérmicos e subepidérmicos, são genericamente designadas por **glândulas**. São exemplos os hidátodos, os nectários e as glândulas salinas e digestivas. As estruturas mais simples são qualificadas com o adjetivo «glandular» *e.g.*, tricoma glandular (Ervert 2006). Esta separação é vaga, para mais que os estudos ontogenéticos para discriminar tricomas de emergências são tecnicamente exigentes.

Os tricomas glandulares provêm da protoderme – são de origem dérmica, portanto. As substâncias secretadas são muito variáveis: *e.g.*, enzimas proteolíticas, resinas, óleos essenciais, mucilagens e substâncias urticantes. Têm, muitas vezes, uma forma globosa, quase microscópica, ou então a parte glandular é pediculada (pelos glandulares; Figura 41-A), cor amarela ou vermelha brilhante, rompendo-se e libertando o conteúdo quando perturbados (*e.g.*, pela passagem de um inseto). A abundância dos tricomas glandulares nas plantas com flor indicia a sua importância na proteção dos órgãos herbáceos contra a fitofagia, sobretudo por insetos. Têm um enorme interesse taxonómico, nas labiadas ou nos géneros *Rosa* e *Rubus* (Rosaceae) e muitos outros grupos de angiospérmicas.

Nas urtigas (*Urtica*, Urticaceae), os tricomas glandulares (pelos urticantes) são ocos e preenchidos com um líquido venenoso e urticante (Figura 43-G). A extremidade é arredondada e parte-se com facilidade em contacto com um corpo estranho. A parte remanescente toma a forma de uma agulha e penetra facilmente a pele dos mamíferos libertando o seu conteúdo no interior do corpo do animal.

As glândulas produtoras de enzimas proteolíticas das plantas carnívoras (**glândulas digestivas**) participam na digestão externa de insetos e de outros organismos (Figura 42-B). As **glândulas salinas** desenvolvem-se, com abundância, nas plantas adaptadas a solos salinos ricos em cloreto de sódio, como acontece nas Amaranthaceae dos sapais holárticos (*e.g.*, gén. *Atriplex*) e em algumas plantas dos mangais tropicais (*e.g.*, *Avicennia* spp., Acanthaceae; Figura 41-C).

Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos

Os **hidátodos** (Figura 37-B) são pequenas cavidades com um poro por onde é excretada solução xilémica. Este fenómeno, designado por **gutação**, ocorre com frequência quando o ar está saturado de água. Por vezes, desempenham uma função inversa: a absorção de água nas folhas e caules primários. Os hidátodos são particularmente comuns nas plantas das florestas tropicais equatoriais e tropicais húmidas.

Os **nectários extraflorais**, ao contrário dos hidátodos, excretam soluções açucaradas de proveniência floémica – **néctar extrafloral** ou **melada** na gíria da apicultura – que servem de recompensa em relações mutualistas com insetos («Interações ecológicas com plantas»). Os apicultores conhecem bem o mel de melada, que tem um valor de mercado inferior ao mel de néctar. Enquanto os **nectários florais** oferecem recompensas a polinizadores,



FIGURA 37
A) Nectários extraflorais: base do limbo de cerejeira. **B) Hidátodos:** gutação em folhas de trevo-subterrâneo cultivado em estufa. [Fotografias do autor.]



FIGURA 38
Resinagem do pinheiro-bravo: com uma machada extrai-se o ritidoma até atingir os ductos resiníferos no parênquima lenhoso; a resina exsudada é recolhida em sacos de plástico e outros tipos de contentor. A extração de resina compromete a qualidade da madeira. [Cortesia de Nuno Gomes.]

FIGURA 39
Corpos nutritivos em *Vachellia* sp. (Fabaceae, Mimosoideae): a – nectário extrafloral; b – corpo nutritivo. [Cortesia de M. J. Raupp.]



Copyright M. J. Raupp

FIGURA 39

os nectários extraflorais servem recompensas a insetos mutualistas que defendem a planta contra a herbivoria ou microrganismos fitopatogénicos («Interações ecológicas com plantas»). Nas angiospérmicas, os nectários extraflorais localizam-se, geralmente, no limbo ou nos extremos proximal ou distal do pecíolo das folhas, por vezes, em bolsas especializadas (domácias); *e.g.*, nectários extraflorais dos pecíolos das Passifloraceae (maracujazeiros) e da cerejeira (Figura 37-A). O estudo dos nectários florais e dos osmóforos fica relegado para o capítulo sobre a flor («Nectários florais e osmóforos»).

O néctar extrafloral aparece em certos fetos como o cosmopolita *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae), com funções similares ao seu equivalente nas angiospérmicas (Lawton & Heads 1984). Foi aventada a hipótese de que os nectários extraflorais precedem os nectários florais e que evoluíram numa etapa precoce da história evolutiva das plantas vasculares (Fahn 1988). A coevolução e o estabelecimento de relações mutualistas entre plantas terrestres e insetos é de facto muito anterior à emergência das angiospérmicas, como veremos no volume II.

Os **corpos nutritivos** são secreções sólidas de substâncias nutritivas proteicas, lipídicas ou glicídicas, com função de recompensa em relações mutualistas de proteção. Os corpos nutritivos diferem dos nectários pelo facto de serem integralmente consumidos, e não apenas os produtos por eles secretados. Localizam-se nas folhas, na base do pecíolo, nos caules ou mesmo na flor (Figura 39).

Produção de resinas

As resinas são misturas de compostos secundários, voláteis ou não, terpenoides e/ou fenólicos, pegajosos e insolúveis em água, produzidos em estruturas internas (ductos [canais] de resina) ou externas (geralmente

pelos glandulares) (Dell & McComb 1977, Langenheim 2003). Os ductos de resina são tubos ocos revestidos de tecido secretor especializado. As resinas são um componente importante do própolis, uma substância produzida pela abelha-melífera para calafetar a colmeia, protegê-la de infeções bacterianas e fúngicas, e dificultar a entrada de visitantes indesejados. A recolha de resinas de pinheiro-bravo é uma atividade económica relevante em Portugal (Figura 38). O âmbar é uma resina fóssil.

Sete famílias de gimnospérmicas produzem resinas, mas só as Pinaceae (*e.g.*, *Pinus*, *Abies* e *Pseudotsuga*) e as Araucariaceae (gén. *Araucaria*) as acumulam em abundância (Langenheim 2003). As resinas estão dispersas pelas angiospérmicas, sendo mais comuns em plantas lenhosas. Por exemplo, têm resinas os dragoeiros (*Dracaena* spp.; no passado, usadas como pigmento vermelho em pintura), a esteva (*Cistus ladanifer*; resina usada como fixador de perfumes), o *Liquidambar* e *Altingia* (Altingiaceae), várias Clusiaceae e Euphorbiaceae, os gomos dos choupos (*Populus*, Salicaceae), várias leguminosas de zonas secas (*e.g.*, *Daniellia* e *Acacia*), o lúpulo (*Humulus lupulus*; aplicadas na conservação da cerveja), a canábis (*Cannabis sativa*, Cannabaceae; resinas psicotrópicas) e muitas *Bursera* e *Commiphora* (Burseraceae, entre as quais a mirra e o incenso).

As resinas defendem as plantas contra fungos, bactérias e animais herbívoros. O revestimento resinoso de gomos (*e.g.*, *Populus*) e folhas jovens (*e.g.*, *Cistus*) tem uma ação protetora contra a dessecação, temperaturas elevadas e radiação ultravioleta (Langenheim 2003). As resinas também podem atrair polinizadores (Armbruster 1984).

Produção de látex

Algumas angiospérmicas exsudam, naturalmente ou por feridas, líquidos de diferente cor e viscosidade. Os exsudados mais ou menos viscosos, não translúcidos, de cor branca, amarela, laranja, vermelha ou negra são designados por látex. O **látex** é uma emulsão complexa de alcaloides, terpenoides, gomas, compostos fenólicos, cumarinas, esteroides e proteínas (*inc.* enzimas), por vezes de grande toxicidade, que coagula e seca quando exposta ao ar. As resinas acumulam-se em espaços intercelulares; o látex, pelo contrário, está retido no interior dos vacúolos ou misturado com o citoplasma de células especializadas muito alongadas e ramificação variável, por vezes cenocíticas. As estruturas secretoras envolvidas na produção de látex denominam-se **laticíferos**, sejam elas células isoladas ou estruturas pluricelulares (Ascensão 2007). O látex é produzido nos caules, raízes, folhas e frutos, sendo sempre mais abundante no caule. Geralmente, os laticíferos estão localizados na proximidade dos tecidos condutores.

O látex desempenha três funções maiores: (i) proteção contra fungos e bactérias; (ii) proteção contra a herbivoria; (iii) eliminação de subprodutos tóxicos do metabolismo. A proteção contra herbívoros é a mais valorizada na bibliografia. O látex, por ser viscoso, prende e imobiliza os insetos herbívoros; em alternativa, altera o sabor (atua como repelente) ou contém substâncias tóxicas (*e.g.*, morfina e várias enzimas). A prova definitiva da importância do látex na defesa contra a herbivoria provém da descoberta de que alguns insetos, que consomem certas apocináceas laticíferas, cortam com as mandíbulas os canais laticíferos para drenar o látex (que se encontra sob pressão), antes de se alimentarem da parte distal das folhas (Dussourd & Eisner 1987).

Mais de 20 000 espécies de 40 famílias de plantas com flor produzem látex, *ca.* 8% do total (Lewinsohn 1991). A sua presença, cor e abundância têm grande interesse taxonómico, sobretudo entre a flora arbórea e lianoide tropical. As espécies laticíferas mais frequentes na flora ibérica pertencem à subfamília Cichorioideae das



FIGURA 40
Produção de látex. **A)** Extração de látex da seringueira (*Hevea brasiliensis*, Euphorbiaceae), a partir do qual se faz a borracha natural. **B)** Do látex da dormideira (*Papaver somniferum*, Papaveraceae) produz-se o mais poderoso inibidor da dor de uso médico, a morfina e outras especialidades farmacêuticas. [A) Amazónia, Brasil; cortesia de Joana Oliveira. B) Cultivo legal no Alentejo (Portugal); fotografia do autor.]

Asteraceae, às Convolvulaceae e ao género *Euphorbia* (eufórbias, Euphorbiaceae). Pertence, igualmente, à família Euphorbiaceae a árvore-da-borracha (*Hevea brasiliensis*), cujo látex é utilizado no fabrico da borracha-natural (Figura 40-A). Muitas outras famílias compreendem espécies produtoras de látex: Moraceae (*e.g.*, géneros *Ficus* [figueiras] e *Morus* [amoreiras]), Caricaceae (*e.g.*, papaeira), Apocynaceae (*e.g.*, lianas africanas do género *Landolphia*) e Anacardiaceae (*e.g.*, sumagre [*Rhus coriaria*]). O látex é também muito frequente nas plantas da família Papaveraceae: o látex das papoilas (*Papaver*) é rico em alcaloides psicotrópicos (*e.g.*, morfina, um derivado da fenilalanina) e o látex amarelo da celidónia (*Chelidonium majus*) serve para cauterizar cravos e verrugas (Figura 40-B). O látex brota em abundância quando se descasca a batata-doce, uma convolvulácea.

EMERGÊNCIAS. INDUMENTO

As **emergências** são estruturas localizadas na superfície dos órgãos vegetais compostas por células de origem epidérmica e subepidérmica (*e.g.*, parênquima cortical), não identificáveis com raízes, caules, gomos ou folhas modificadas (Bell 2008). Qualquer excrescência epidérmica que interrompa a lisura da cutícula toma o nome de **tricoma** (*vd.* Font Quer 1985). O coletivo dos tricomas constitui o **indumento**.

FIGURA 41
Emergências e indumento. **A)** Acúleos e pelos glandulares em *Rubus henriquesii* (Rosaceae). **B)** Placas cerosas em *R. ulmifolius*. **C)** Acumulações foliares de natureza salina em *Avicennia germinans* (Acanthaceae). [A-B) Portugal; C) Guiné-Bissau; fotografias do autor.]



FIGURA 42
Função do indumento. A) Defesa contra microrganismos patogénicos. A densa pilosidade dos pâmpanos e folhas muito jovens da videira impede a germinação dos esporos de míldio (*Plasmopara viticola*, Peronosporomycetes); as folhas adultas, pelo contrário, em condições ambientais desfavoráveis, são rapidamente invadidas por este oomiceta. **B) Digestão de insetos.** Os pelos glandulares das folhas da carnívora *Drosera intermedia* (Droseraceae) excretam um líquido viscoso que se assemelha a gotas de néctar; iludidos, os insetos ficam presos aos pelos que entretanto se dobram e os cobrem em grande número; o corpo dos insetos é digerido por enzimas proteolíticas e os produtos da digestão absorvidos pela planta. [A) fotografia do autor; B) fotografia de A. J. Pereira, Flora-on.]

As emergências espinhosas, mais ou menos lenhosas, são muito frequentes nas plantas com flor; designam-se genericamente por **acúleos**, embora na bibliografia a sua nomenclatura seja inconsistente. Os acúleos são particularmente abundantes nas Rosaceae, tanto nos caules (acúleos caulinares), como no pecíolo (acúleos peciolares), como ainda nas nervuras das folhas (acúleos folheares); *e.g.*, silva (*Rubus*, Rosaceae) e roseiras (*Rosa*, Rosaceae) (Figura 41-A,B). As emergências espinhosas localizadas na margem das folhas (*e.g.*, azevinho [*Ilex aquifolium*, Aquifoliaceae]) são, inapropriadamente, designadas por **espinhos folheares**. As folhas com emergências espinhosas nas margens dizem-se **espinescentes**. Algumas estruturas secretoras cabem no conceito de emergência (Fahn 1988); *e.g.*, glândulas salinas (Figura 41-C).

Constitui o indumento o revestimento de origem epidérmica constituído por pó de natureza cerosa ou salina (Figura 41-C), placas cerosas (Figura 41-B), papilas, escamas, pelos ou glândulas, que recobre a superfície das folhas, caules herbáceos (sem crescimento secundário exteriormente visível) ou peças da flor (sobretudo do cálice) (Figuras 41, 42 e 43). O indumento desempenha uma, ou mais, das funções descritas no Quadro 7 (Figura 42). Existe uma forte evidência da importância do indumento na redução da fitofagia por insetos (Levin 1973).

QUADRO 7
Função do indumento (vários autores)

Função	Mecanismo
Proteção contra o excesso de radiação	Ensombramento da superfície foliar através da reflexão ou absorção da radiação solar.
Proteção contra a perturbação mecânica	O indumento, por exemplo, amortece a ação mecânica de grãos de areia ou da salsugem projetados pelo vento.
Incremento da captura de luz para a fotossíntese	Reflexão da radiação solar em direção às células fotossintéticas do mesofilo foliar.
Redução das perdas de água	Aumento da resistência à difusão de vapor de água conseguida com um aumento da espessura da camada limite e a formação de uma camada gasosa estável, rica em água, entre os pelos e a superfície foliar.
Absorção de água	Os pelos podem capturar e reter água da chuva, orvalho ou nevoeiro que, em seguida, penetra nas folhas pelos estomas ou hidátodos.
Isolamento térmico	Formação de uma camada gasosa estável entre os pelos e a superfície foliar e aumento da espessura da camada limite.
Retenção de nutrientes	Redução das perdas de iões por lixiviação da superfície foliar.
Tolerância à salinidade	Movimento ativo de sais do interior do mesofilo foliar para o exterior.
Defesa contra a herbivoria	Afastamento da superfície (defesa passiva) ou repulsão (defesa ativa) com pelos glandulares ou urticantes de animais herbívoros (*e.g.*, insetos e vertebrados).
Defesa contra microrganismos patogénicos	Afastamento do inóculo (*e.g.*, esporos de fungos) da superfície foliar (Figura 42-A).
Proteção dos estomas	Redução dos riscos de bloqueio dos estomas com água ou partículas sólidas.
Digestão de insetos e outras «presas»	Produção de enzimas proteolíticas (Figura 42-B).

A terminologia associada ao indumento é muito especializada e diversa porque uma correta descrição das características da superfície dos órgãos aéreos das plantas é essencial em taxonomia, sobretudo na identificação das plantas ao nível da espécie. A publicação de Hewson (2019) oferece uma revisão atualizada do tema.

Os pelos – o tipo mais frequente de tricoma – repartem-se em dois grandes tipos:

- **Simples** (não ramificados) – podendo ser unicelulares ou pluricelulares, glandulares ou não glandulares, peltados, gancheados, urticantes, etc.;
- **Ramificados** – bifurcados (em forma de T ou de Y), estrelados (em forma de estrela, sésseis ou pediculados), dendríticos, etc.

Os tipos de indumento de pelos mais frequentes estão descritos no Quadro 8 (Figura 43).

As plantas podem combinar mais de um tipo de indumento. Por exemplo, muitas Lamiaceae possuem um ou mais tipos de tricomas glandulares, combinados com pelos não glandulares, simples ou ramificados.

Os órgãos desprovidos de indumento dizem-se **glabros**; **glabrescentes** se este for raro e esparso (Hewson 2019). O crescimento secundário implica a eliminação do indumento dos caules. As folhas e as peças da flor não têm crescimento secundário, mas podem perder parte do indumento com a idade.

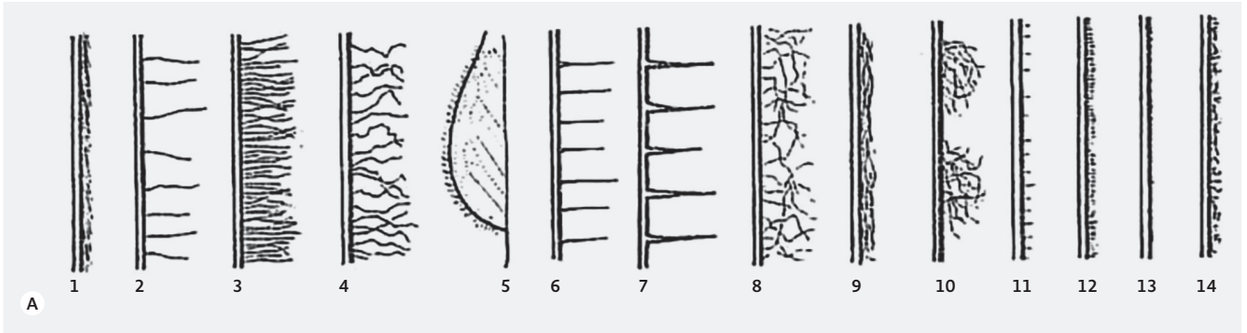
Além da presença de indumento, a superfície dos órgãos herbáceos pode ser: (i) víscida – superfície viscosa, *e.g.*, folhas e caules de *Cistus ladanifer* (Cistaceae); (ii) alveolada – com pequenas depressões separadas por pequenas arestas; (iii) perfurada – com pequenas perfurações.

GALHAS

As **galhas** são crescimentos anormais causados por insetos, ácaros, fungos ou bactérias. Embora mais comuns nas folhas, ocorrem também nas raízes, caules e nas estruturas da flor. Muitas vezes, mostram formas características que permitem identificar, de forma indireta, o agente causal. É importante não confundir as galhas com características morfológicas intrínsecas das plantas.

As galhas são muito comuns na natureza, só na Europa estão descritas mais de 10 000 tipos de etiologia animal ou fúngica (Roskam 2019). Na bacia Mediterrânica, são particularmente frequentes nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) (Figura 44-A,C,D); *e.g.*, galhas de *Andricus*

FIGURA 43
Indumento de pelos. A) Tipos de indumento: 1 – acetinado; 2 – viloso; 3 – hirsuto; 4 – lanoso; 5 – celheado; 6 – híspido. Em baixo (da esquerda para a direita): 7 – setígero; 8 – tearâneo; 9 – tomentoso; 10 – flocoso; 11 – pubescente; 12 – aveludado; 13 – puberulento; 14 – lanuginoso. **B)** Indumento lanoso: *Marrubium vulgare* (Lamiaceae). **C)** Indumento híspido: *Picris echioides* (Asteraceae). **D)** Indumento flocoso: *Verbascum pulverulentum* (Scrophulariaceae). **E)** Indumento acetinado e galha de *cf. Pontania* (Hymenoptera, Tenthredinidae): *Salix alba* (Salicaceae). **F)** Indumento ciliado: *Vinca major* (Apocynaceae). **G)** Pelos urticantes: *Urtica dioica* (Urticaceae). [A) Extraído de Vasconcellos (1969); B) fotografia de M. Porto, Flora-on; D) cortesia de Asociación BIGA (http://www.biga.org); E) Wikimedia Commons; C, F e G) fotografias do autor.]



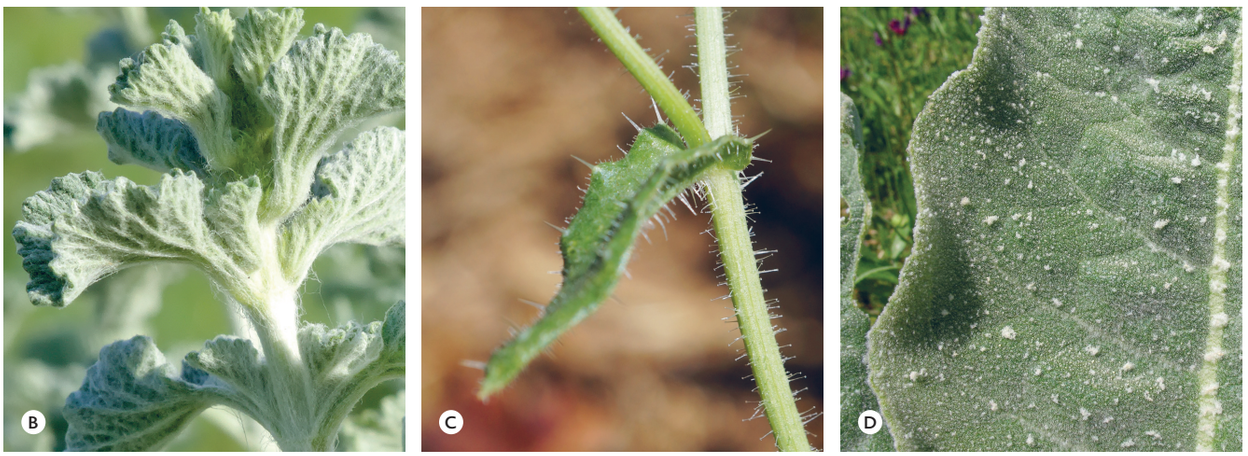




FIGURA 44
Galhas causadas por insetos.
A) Galha de *Neuroterus quercusbaccarum* (Hymenoptera, Cynipidae) em *Quercus faginea* (*ca.* 6 mm). **B)** Galhas de *Baizongia pistaciae* (Homoptera, Pemphigidae) em *Pistacia terebinthus*. **C)** e **D)** Bugalho de *Andricus quercustozae* (Hymenoptera, Cynipidae) em *Q. faginea* (*ca.* 3,5 cm). [Fotografias do autor.]



FIGURA 44

QUADRO 8
Tipos frequentes de indumento de pelos (adaptado de Vasconcellos 1969)

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

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



FIGURA 45

FIGURA 45
Galhas bacterianas. Galhas de *Pseudomonas savastanoi* (Pseudomonadaceae, Proteobacteria) em oliveira. [Cortesia de José Alberto Pereira.]

quercustozae (Hymenoptera, Cynipidae) em Q. *pyrenaica* ou Q. *faginea* subsp. *faginea*, vulgarmente conhecidas por bugalhos, ou as galhas de *Dryomyia lichtensteini* (Diptera, Cecydomidae) no sobreiro e Q. *rotundifolia*. O nome vulgar da mediterrânica *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae) – cornalheira – deve-se às galhas folheares corniformes produzidas pela *Baizongia pistaciae* (Homoptera, Pemphigidae) (Figura 44-B). Nos ramos das oliveiras varejadas com violência são comuns galhas de origem bacteriana – tuberculose – causadas pela *Pseudomonas savastanoi*, uma bactéria de ampla utilização em biotecnologia vegetal (Figura 45). Os nódulos das leguminosas são também galhas de etiologia bacteriana («Mutualismos com bactérias diazotróficas»).

A introdução, a partir da América do Norte, da filoxera-da-videira (*Daktulosphaira vitifoliae*, Hemiptera, Phylloxeridae) – um inseto galhícola de raízes – teve um efeito devastador na economia das regiões vitícolas europeias, no final do século XIX. Crê-se que chegou à região do Douro (Portugal) em 1868 (Martins 1991). A crise foi debelada com a introdução da técnica da enxertia de garfo em porta-enxertos de espécies de *Vitis* resistentes à filoxera, de origem norte-americana.

ALGUNS CONCEITOS E TERMOS ESSENCIAIS DE ORGANOGRAFIA VEGETAL E EVOLUÇÃO

Os autores do «Prólogo» alertaram para a importância da precisão conceptual e terminológica no avanço da ciência. Antes de prosseguir com a leitura de novos capítulos, proponho ao leitor o estudo de alguns termos e conceitos fundamentais de organografia vegetal e de biologia da evolução, vertidos no Quadro 9. As noções de homologia, de analogia e de carácter taxonómico precisam de uma discussão adicional. Nos volumes II e III, debatem-se os fundamentos e os conceitos fundamentais de taxonomia, nomenclatura e evolução.

QUADRO 9
Glossário de termos fundamentais de organografia vegetal e biologia da evolução

Conceito	Definição
ORGANOGRAFIA VEGETAL	
Abaxial (= dorsal)	Afastado do eixo; o inverso de adaxial; *e.g.*, página abaxial (= inferior) da folha.
Adaxial (= ventral)	Ao lado do eixo, de frente para o caule; o inverso de abaxial; *e.g.*, página adaxial (= superior) da folha.
Adnação (= aderência)	Partes distintas unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto; *e.g.*, no clado das asterídeas, os estames estão frequentemente adnados ao tubo da corola dizendo-se, por isso, epipétalos.
Adventício	Adjetivo usado para coadjuvar a designação de órgãos situados em posições atípicas; *e.g.*, as raízes de origem caulinar são adventícias.
Concrescência (= coerência)	Partes semelhantes unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto; *e.g.*, as pétalas são concrescentes em muitas espécies, formando um tubo, dizendo-se a corola simpétala.
Conivência	Partes, embora não concrescentes, indistintas de tão encostadas; *e.g.*, anteras no androceu das solanáceas.
Crescimento determinado	Tipo de crescimento, geralmente rápido, automaticamente interrompido assim que uma estrutura geneticamente determinada é concluída; *e.g.*, braquiblastos, flores e folhas.
Crescimento indeterminado	Tipo de crescimento eventualmente ilimitado, cuja suspensão ou interrupção não se deve, primariamente, a causas genéticas; *e.g.*, raízes e a maioria dos caules.
Deiscência	Processo ou mecanismo natural mediante o qual um fruto, uma antera ou um esporângio, entre outros órgãos, abrem espontaneamente e libertam para o exterior o respetivo conteúdo.
Distal (= posterior)	O inverso de proximal; *e.g.*, o ápice da folha corresponde à parte distal da folha e o estigma tem uma posição distal no pistilo.
Livre	Vocábulo usado para designar partes não concrescentes, nem aderentes; *e.g.*, carpelos livres de um gineceu apocárpico.
Proximal (= anterior)	Diz-se da parte de um órgão que está mais próxima do eixo ou do ponto onde se insere; *e.g.*, o pecíolo corresponde à parte proximal da folha.
Segmento	Partes em que um todo se divide; *e.g.*, segmento de uma folha secta.
BIOLOGIA DA EVOLUÇÃO	
Adaptação	Dois significados distintos: i) carácter morfológico ou funcional, produzido por seleção natural, que incrementa o sucesso reprodutivo dos indivíduos portadores no seu ambiente natural; ii) processo de evolução por seleção natural. Por conseguinte, um indivíduo diz-se adaptado quando a sua forma, fisiologia e/ou comportamento (nos animais) lhe conferem uma elevada probabilidade de sobrevivência e de sucesso reprodutivo em condições naturais. É importante ter presente que as adaptações não são necessariamente perfeitas, apenas têm de funcionar o suficiente para permitir a sobrevivência e a reprodução (Niklas 2016).
Metamorfose	Conjunto das modificações morfológicas ocorridas numa planta no decurso da sua história evolutiva, à escala do corpo (*e.g.*, corpo das plantas aquáticas flutuantes do género *Lemna* [Araceae]) ou do órgão (*e.g.*, folhas de proteção dos gomos). Tendencialmente, associa-se o termo metamorfose a modificações evolutivas profundas, muito divergentes da forma original do órgão que lhe deu origem.
Trade-off evolutivo	Ocorre um *trade-off* evolutivo quando a evolução de uma característica se faz à custa do desenvolvimento de outra(s). E.g., a evolução de folhas grandes é acompanhada pela diminuição do número total de folhas.



FIGURA 46
Homologia e analogia.
A) *Carlina vulgaris* (*Asteraceae*).
B) *Daucus carota* (*Apiaceae*).
C) *Eryngium campestre* (*Apiaceae*).
O *E. campestre* é mais parecido com a *C. vulgaris*, mas filogeneticamente mais próximo de *D. carota* (pertencem à mesma família). A semelhança entre *C. vulgaris* e *E. campestre* resulta de convergência evolutiva: o hábito espinhoso é, neste caso, uma analogia. As inflorescências da *D. carota* e do *E. campestre* são homólogas: ambas as espécies possuem a umbela composta característica da família das umbelíferas, herdada de um ancestral comum. [Gravuras de Bonnier & Douin 1911-1935.]

Homologia e analogia. Princípio da homologia

A homologia e a analogia – dois conceitos originalmente formulados por Darwin – são fundamentais para uma correta interpretação da forma das plantas e na construção de filogenias e dos modernos sistemas de classificação das plantas (volume II). «Em diferentes plantas as partes da flor são homólogas, e geralmente estas partes são homólogas às folhas», escreveu Darwin (1859). Precisando um pouco mais, duas estruturas, qualquer que seja a sua forma ou função, são **homólogas** (*homologs*) se tiverem uma origem comum, *i.e.*, se forem elaborações evolutivas de uma estrutura herdada de um ancestral comum. As peças da flor são homólogas porque têm uma origem comum: o megafilo (folha verdadeira) adquirido pelo eufilófito ancestral de todas as plantas com semente, algures, no Devónico Superior (~370 M.a.).

«... (A analogia é uma) semelhança de estrutura que depende da similaridade de funções, como as asas

dos insetos e das aves» (Darwin 1859). As estruturas **análogas**[45] (*analogs*) desempenham a mesma função, exibem alguma similaridade, mas não foram herdadas de um ancestral comum. As analogias são criadas por evolução convergente, *i.e.*, evoluem de forma independente pela ação de pressões de seleção similares (volume II). As asas dos insetos, dos morcegos e das aves têm a mesma função e origens independentes (outros exemplos na Figura 46): são análogas. Mas, atenção, se o objeto de análise forem os membros anteriores, então é correto afirmar que as asas das aves, os braços humanos e as barbatanas peitorais dos golfinhos são homólogos. As raízes de todas as plantas com semente são homólogas, porém, as raízes tuberosas da batateira-doce e da cenoura são estruturas análogas porque não evoluíram num ancestral comum às duas espécies. A semente das angiospérmicas e das gimnospérmicas são homólogas; os frutos e as frutificações não. Os conceitos de homologia e analogia são igualmente aplicados a características fisiológicas ou a segmentos do DNA.

A morfologia externa e a posição espacial no corpo da planta facilitam a identificação de órgãos muito modificados com a mesma origem evolutiva (homólogos) (Figuras 47 e 100). Os espinhos situados na axila de uma folha, ou com pequenas folhas dispersas, têm, certamente, uma origem caulinar. Um par de espinhos inserido na proximidade do pecíolo de uma folha provavelmente corresponde a um par de estípulas modificadas («Causas da forma da folha»). As emergências («Emergências. Indumento») não são homologáveis (interpretáveis) como caules, folhas, raízes ou gemas modificadas porque têm origem na epiderme ou em tecidos subepidérmicos caulinares ou folheares (*e.g.*, acúleos de uma roseira e espinhos folheares). Nos casos extremos em que a morfologia externa e a posição espacial sejam inconclusivos, as raízes, as folhas e os caules podem ser identificados, nem sempre com sucesso, através de cortes histológicos e de estudos ontológicos (de desenvolvimento). A adnação de órgãos, por exemplo de caules com folhas ou de estames com o cálice, dificulta este tipo de interpretação. Todos estes exemplos ilustram o clássico **princípio da homologia** (*principle of homology*), segundo o qual a função não define a estrutura; a identidade de uma estrutura nas plantas é antes determinada pela sua posição relativa, ontogénese e, em última instância, origem evolutiva comum.

Carácter taxonómico

Um **carácter taxonómico** (*taxonomic character*) – ou apenas carácter– é uma característica observável geneticamente transmissível. Cada carácter tem dois ou mais **estados de carácter** (*character states*). Por exemplo, nas labiadas europeias, o carácter «simetria da corola» tem dois estados de carácter: (i) flor actinomórfica (*e.g.*, a maior parte das espécies do género *Mentha*); (ii) flor zigomórfica (a maior parte das espécies da família).

Por sua vez, os caracteres taxonómicos podem ser quantitativos e qualitativos. Os **caracteres qualitativos** (= categóricos) têm uma variação descontínua – são codificados por um escasso número de genes e os estados de carácter não são quantificáveis em escalas numéricas; *e.g.*, cor da flor na ervilha-de-cheiro, com dois estados de carácter, corola branca e corola púrpura. Os **caracteres quantitativos** são avaliados com escalas numéricas. Neste caso, os estados de carácter geralmente resultam da soma da expressão de múltiplos genes sob a influência de fatores ambientais; *e.g.*, número de pelos de uma pétala e peso das sementes. Na natureza, os caracteres quantitativos são muito mais frequentes do que os caracteres qualitativos.



FIGURA 47
Princípio da homologia. A) Na carqueja (*Pterospartum tridentatum*, Fabaceae, Faboideae), a fotossíntese é realizada por caules alados (com asas); as folhas estão reduzidas a três dentes, os dois laterais de natureza estipular (d) e o central (c) correspondendo ao limbo da folha. Legenda: a – entrenó, b – gomo axilar. **B)** A interpretação dos espinhos é particularmente complexa na *Parkinsonia aculeata* (Fabaceae, Caesalpinioideae), uma árvore com origem nos trópicos centro-americanos, assilvestrada em muitos países africanos. A posição dos espinhos, imediatamente por baixo de um meristema axilar (não visível na fotografia), prova a sua origem foliar. Os dois espinhos em posição lateral são estípulas modificadas, como aliás acontece em muitas leguminosas espinhosas. O espinho terminal corresponde à extremidade do ráquis de uma folha recomposta bipinada. Portanto, as folhas da *Parkinsonia* são sésseis, com uma ráquis muito curta encimada por um espinho. Entende-se por ráquis o eixo situado no prolongamento do pecíolo, onde se inserem as pínulas de uma folha recomposta (Divisão ou composição da folha). A folha da figura tem quatro pínulas, duas de cada lado da ráquis. Cada pínula, por sua vez, tem um pulvino na base e pode conter até 100 folíolos. [A) Bragança, Portugal; B) Sumbe, Angola; fotografias do autor.]

3.
RAIZ

NATUREZA E FUNÇÕES DA RAIZ

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

As raízes desempenham pelo menos onze funções (Quadro 10), combinadas de diferentes formas consoante as espécies e distribuídas de forma desigual por todo o sistema radicular. A ancoragem ao solo, a acumulação de reservas, e a absorção e o transporte de água e nutrientes são as funções mais evidentes. A robustez da fixação ao substrato depende, em grande medida, da biomassa aérea e da altura da canópia, das características do substrato (*e.g.*, profundidade útil do solo e ocorrência de impermes) e das condições ambientais (*e.g.*, presença de competidores). As raízes (e os caules) acumulam e libertam hidratos de carbono não estruturais – funcionam como *source* ou como *sink* – de modo a manter o corpo da planta adequadamente abastecido com a energia necessária para o crescimento e reprodução, e para gerir eventos de perturbação (*e.g.*, fogo e herbivoria) e variações, periódicas ou não, das condições ambientais (*e.g.*, ciclo anual das estações ou secas extremas) (*vd.* Pregitzer 2008).

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

A grande maioria das plantas absorve água e nutrientes do solo pelas raízes, mas há exceções. Nas plantas parasitas, os nutrientes e a água são total ou parcialmente obtidos nos seus hospedeiros pela ação de raízes ou caules metamorfoseados em haustórios (Quadro 12). As plantas epífitas extraem com raízes aéreas especializadas nutrientes de resíduos orgânicos (*e.g.*, folhas mortas), de partículas inorgânicas arrastadas pelo vento (*e.g.*, argilas), e da água da chuva ou dos nevoeiros. Nas bromélias (Bromeliaceae) epífitas, a absorção de água e nutrientes é feita por pequenas escamas situadas na base das folhas, mergulhadas na água que enche as bainhas; as raízes aderem as plantas ao substrato.

QUADRO 10
Funções da raiz (fontes diversas)

Função	Descrição
Absorção de água e nutrientes	Função primordial da raiz. Dos 27 elementos essenciais que constituem o corpo das plantas-terrestres apenas o carbono e o oxigénio não são totalmente, ou em grande parte, extraídos do solo pela raiz.
Ancoragem	O substrato mais comum é o solo. Em muitas trepadeiras, as raízes aéreas desempenham a mesma função noutros substratos (*e.g.*, superfícies rochosas e/ou outras plantas).
Assimilação	Função rara na natureza. E.g., as raízes aéreas de várias orquídeas são verdes e fazem fotossíntese; *Trapa natans* (Figura 48).
Colonização de novos espaços	Através de raízes, geralmente plagiotrópicas, com capacidade de emitir pôlas ou rebentos.
Exclusão de substâncias tóxicas	Assim como absorve eficientemente nutrientes do solo, a raiz impede a entrada no corpo das plantas de substâncias tóxicas (*e.g.*, cloreto de sódio em solos salinos).
Leitura e integração de sinais ambientais	Todos os órgãos vegetativos são sensíveis a sinais ambientais.
Interação com microrganismos	As raízes interagem abundantemente como microrganismos na rizosfera, alguns dos quais estabelecem relações simbióticas; *e.g.*, bactérias diazotróficas.
Persistência	E.g., persistência em habitats ciclicamente perturbados ou com uma estação desfavorável prolongada.
Proteção contra a herbivoria	E.g., folhas metamorfoseadas em espinhos.
Reserva	Função evidente nas raízes tuberosas. Os tecidos parenquimatosos das raízes com crescimento secundário têm um papel particularmente importante na acumulação de reservas.
Síntese de reguladores de crescimento	Sobretudo de citoquininas.
Transporte	O transporte de água e nutrientes até ao caule e a redistribuição dos produtos da fotossíntese provenientes da parte aérea são desempenhados pelas partes mais velhas do sistema radicular.
Trocas gasosas	Direta ou indiretamente, todas as células vegetais efetuam trocas gasosas com a atmosfera ou com a atmosfera do solo. Algumas espécies possuem raízes especializadas nessa função (pneumatóforos).

ANATOMIA DA RAIZ

Os órgãos tubulosos – raiz e caule – crescem pela extremidade pela ação de meristemas especializados. O ápice das raízes tem a particularidade de incorporar dois meristemas: meristema apical e caliptrogene.

Num corte transversal de uma raiz primária diferenciada, distinguem-se, do exterior para o interior, as seguintes camadas tecidulares (Figura 49): (i) a epiderme, (ii) o córtex primário e (iii) o cilindro central. As características histológicas da epiderme, do parênquima e dos tecidos vasculares foram descritas no ponto «Tecidos vegetais».

Estrutura primária da raiz

Meristemas e tecidos

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

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



FIGURA 48

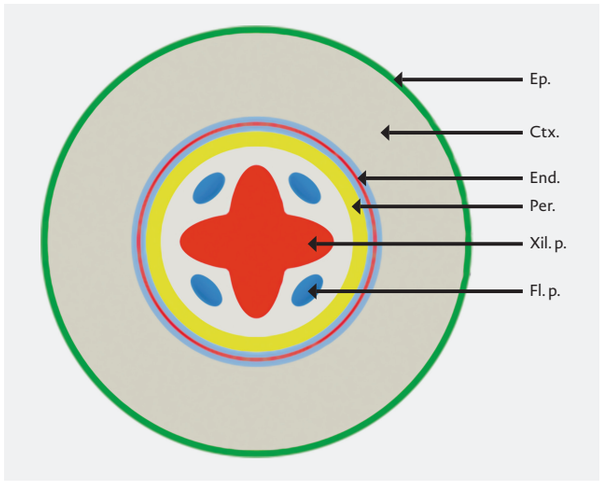


FIGURA 49

Epiderme e córtex

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

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

FIGURA 48
Função fotossintética na raiz. A *Trapa natans* (Trapaceae), uma planta aquática comum nas regiões tropicais da África e da Ásia, produz raízes aquáticas fotossintéticas que se distinguem por serem profundamente divididas (laciniadas). Na fotografia, observam-se folhas ovado-angulosas de *T. natans*, acompanhadas pelo feto flutuante *Azolla pinnata* subsp. *africana* (Azollaceae). [Rio Geba, Guiné-Bissau; fotografia do autor.]

FIGURA 49
Representação esquemática da anatomia da raiz primária (corte transversal): Ep. – epiderme; Ctx. – córtex; End. – endoderme com bandas de Caspary (a vermelho); Per. – periciclo; Xil.p. – xilema primário; Fl.p. – floema primário. [Original.]

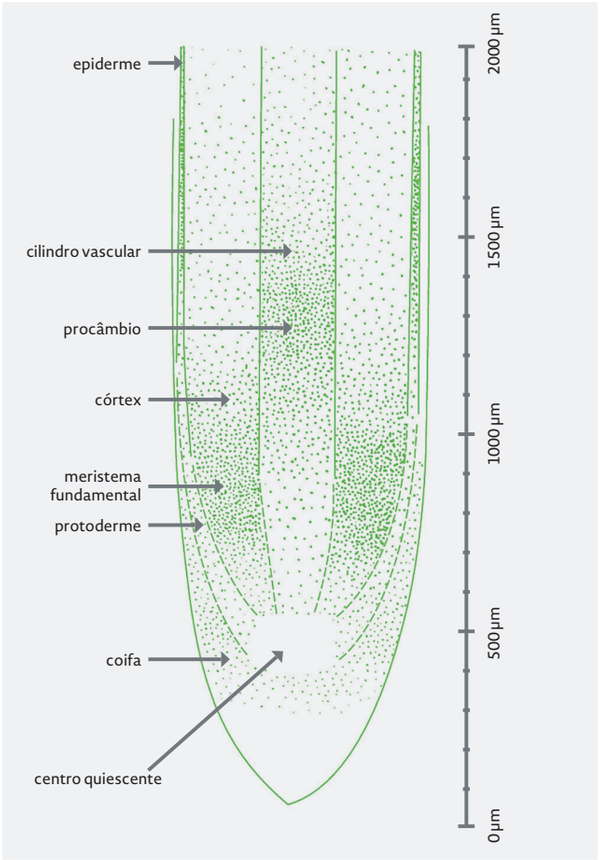
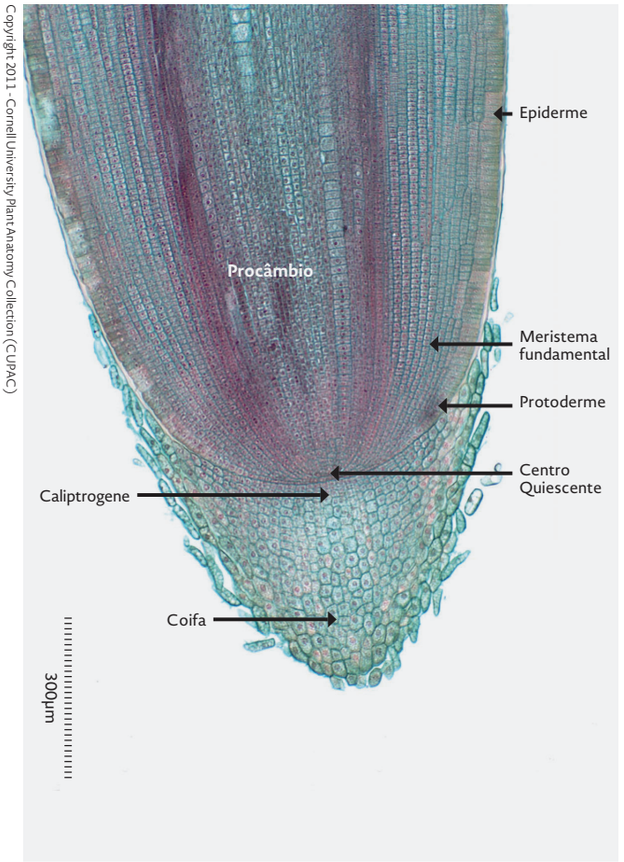


FIGURA 50
Representação esquemática da anatomia do ápice radicular (corte radial do meristema apical e da zona de alongamento). N.*b.*: a densidade de pontos indica a intensidade das mitoses. [Adaptado com modificações de Jensen & Kavaljian (1958).]



Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

FIGURA 51
Anatomia do ápice radicular (corte longitudinal da coifa, da zona de divisão e da zona de alongamento). Comparar com figura ao lado. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection; interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor.]

várias funções: absorção de água e nutrientes, proteção mecânica, e evita a dessecação das camadas mais internas da raiz, onde se encontram os tecidos vasculares.

A **hipoderme** (*hypodermis*) é uma camada uni ou pluricelular de células morfologicamente distintas (geralmente mais regulares) das demais células corticais, situada por debaixo da epiderme, particularmente frequente nas monocotiledóneas. A hipoderme é esclerenquimatosa nas monocotiledóneas e colenquimatosa nas dicotiledóneas. As paredes celulares da hipoderme podem apresentar bandas de Caspary a reforçar a seletividade radicular, tomando então o nome de **exoderme** (*exodermis*) (Figura 53-A; Schreiber & Franke 2011). A hipoderme é mais frequente em plantas de habitats xéricos ou nas raízes que progridem perto da superfície do solo porque reduz significativamente as perdas de água para o exterior (Dickison 2000).

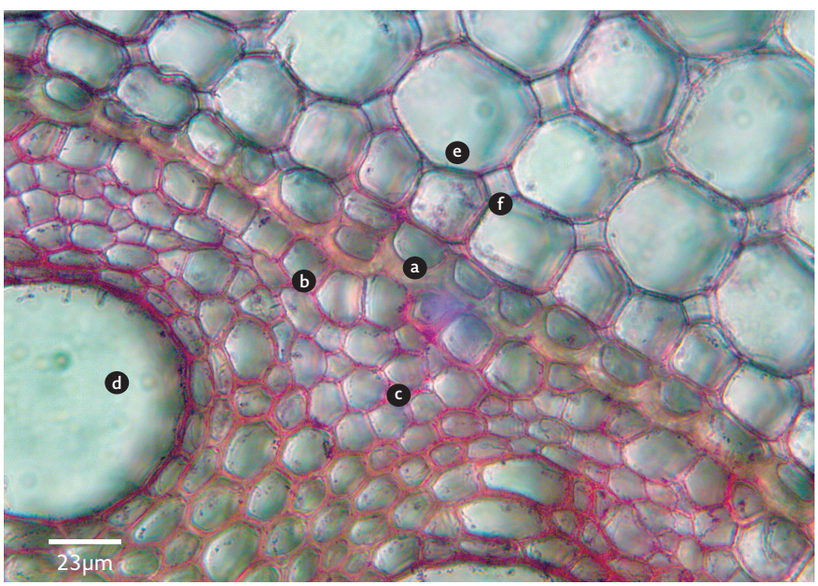


FIGURA 52
Anatomia do cilindro central: endoderme, bandas de Caspary e periciclo (corte transversal do cilindro central de uma dicotiledónea): a – endoderme; b – periciclo; c – floema; d – vaso lenhoso; e – célula do parênquima cortical; f – espaço intercelular. N.*b.*: bandas de Caspary na endoderme. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança.]

Constitui o **córtex radicular** a porção de tecido fundamental, tipo parênquima (fundamental ou de reserva), localizado entre a epiderme e o periciclo, exclusive (Figuras 53 e 54). O córtex inclui também a hipoderme (nem sempre presente) e a endoderme. Na raiz primária, o córtex é mais espesso do que o cilindro central. As células do córtex apresentam uma forma arredondada, paredes celulares delgadas e abundantes espaços intercelulares. Têm uma importante função de reserva, óbvia nas raízes tuberosas, e são, geralmente, transparentes. Na proximidade da epiderme, ou da endoderme, podem percorrer o córtex feixes de esclerênquima (fibras corticais). O funcionamento das raízes contrácteis depende de células corticais especializadas («Metamorfoses da raiz»). Quando presente, o aerênquima desenvolve-se nesta parte anatómica da raiz. Numa análise comparativa da estrutura primária da raiz e do caule nas plantas vasculares, o córtex radicular sobressai pela espessura e pela perfeição do seu contorno.

Na **endoderme** (*endodermis*), a camada mais interna do córtex, observam-se bandas de suberina ou lenhina – **bandas de Caspary** (*Casparian strips*) – a revestir as paredes radiais e transversais da endoderme (Figura 52). A endoderme é bem nítida nas monocotiledóneas, com células em forma de barril, espessadas em U. As **células de passagem** (*passage cells*) não apresentam bandas; são particularmente abundantes nas raízes das 'dicotiledóneas' e, por regra, situam-se de frente ao xilema (Figura 56). A impermeabilização da parede celular endodérmica – a suberina e a lenhina são substâncias hidrofóbicas – obriga a água e os nutrientes, que circulam pelos espaços intercelulares e pelas paredes celulares da epiderme e do córtex (via apoplástica), a penetrar nas células (via simplástica) da endoderme. A endoderme tem, assim, um papel fundamental na seletividade dos processos de absorção ocorridos na raiz. Por essa razão, é funcional logo abaixo do ápice radicular, na zona pilífera.

Cilindro central

O **cilindro central** ou **estela** (*stele, central cylinder*) é delimitado exteriormente por uma camada geralmente unisseriada de células, o **periciclo** (*pericycle*). O periciclo pertence à estela porque tem origem no mesmo grupo de células meristemáticas que produz o

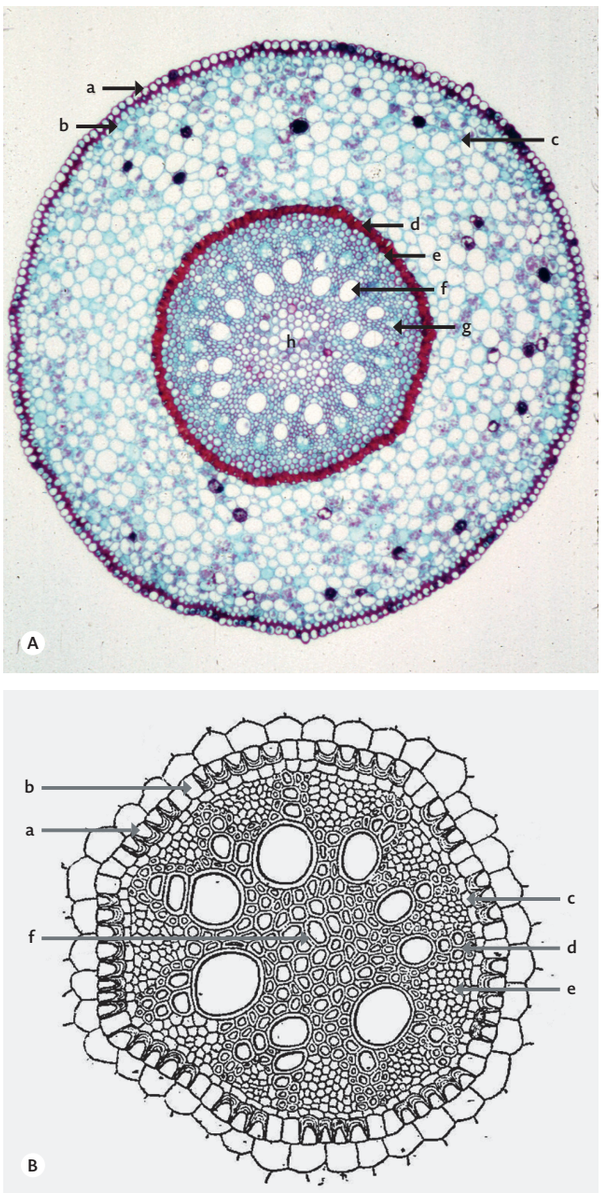


FIGURA 53
Anatomia da raiz e do cilindro central das monocotiledóneas em corte transversal. A) Raiz poliarca de *Smilax* (Smilacaceae): a – epiderme; b – exoderme; c – córtex; d – endoderme; e – periciclo; f – vaso lenhoso de metaxilema; g – floema; h – medula. **B)** Cilindro central de uma monocotiledónea – raiz poliarca do lírio (*Iris germanica*, Iridaceae): a – endoderme com bandas de Caspary em U; b – células de passagem (de frente ao xilema); c – periciclo; d – xilema; e – floema; f – medula esclerificada. [A) Adaptado de Curtis *et al.* (2002), interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor; B) Belzung (1900).]

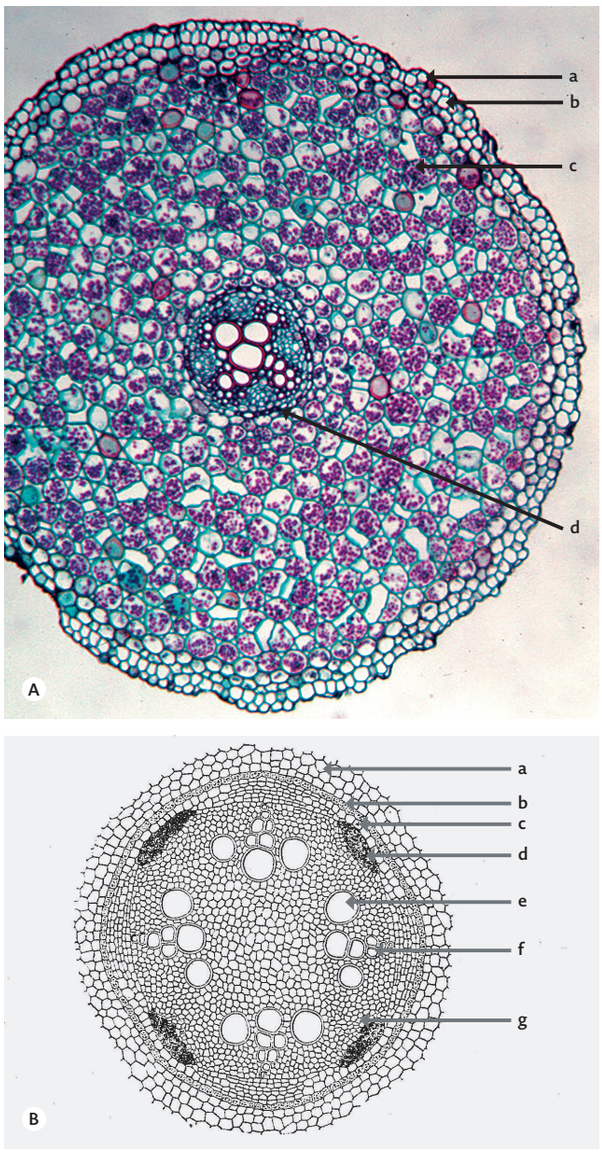


FIGURA 54
Anatomia da raiz e do cilindro central das dicotiledóneas em corte transversal. A) Corte transversal da raiz tetrarca de *Ranunculus* (Ranunculaceae): a – epiderme; b – exoderme; c – córtex; d – cilindro central. N.b.: presença de hipoderme, a enorme espessura do córtex, a endoderme espessada com bandas de Caspary, células de passagem, o periciclo e a ausência de medula (detalhes na Figura 56). **B)** Cilindro central de uma dicotiledónea – raiz tetrarca de faveira: a – córtex; b – endoderme (com grânulos de amido); c – periciclo; d – fibras floémicas de esclerênquima; e – metaxilema; f – protoxilema; g – floema. [A) Adaptado de Curtis *et al.* (2002), interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor; B) Belzung (1900).]

tecido vascular (Esau 1977). Seguem-se-lhe, em direção ao interior da raiz, os tecidos vasculares e, nem sempre, no centro da raiz, uma massa de células parenquimatosas ou esclerenquimatosas – a **medula** (*pith*, *medulla*) (Figura 53). O periciclo é constituído por células de paredes espessadas, compactas, sem espaços intercelulares que mantêm a capacidade meristemática até eventualmente serem destruídas pelo crescimento secundário. As raízes laterais diferenciam-se no periciclo. Geralmente, o câmbio vascular e a primeira felogene têm também origem nas células do periciclo deslocado pelo crescimento secundário. Embora característico da raiz, em algumas espécies, o periciclo estende-se até ao caule primário (Esau 1977).

Em corte transversal, são constantes na vasculatura primária da raiz: (i) **feixes discretos, simples e alternos**; e (ii) feixes de xilema radialmente alongados formando como que uma estrela. Dizem-se discretos e simples porque o xilema e o floema estão organizados em feixes individualizados – separados por camadas estreitas de parênquima (**parênquima vascular**) ou esclerênquima – com apenas um tipo de tecido vascular. Alternos (= radiais), porque o xilema e o floema se sucedem de forma concêntrica, por regra concentrados na periferia do cilindro central. Os **feixes vasculares primários** da raiz são ainda **abertos** (nas gimnospérmicas e dicotiledóneas) ou **fechados** (nas monocotiledóneas), caso sejam, ou não, atravessados pelo câmbio vascular.

Consoante o número de feixes de xilema, as raízes primárias dizem-se diarcas (2 feixes), triarcas (3 feixes), tetrarcas (4 feixes) ou poliarcas (mais de 4 feixes). Geralmente, as raízes das 'dicotiledóneas' são **di**, **tri** ou **tetrarcas** (Figura 54) e as das monocotiledóneas **poliarcas** (Figura 53). As monocotiledóneas podem ainda apresentar um grande vaso lenhoso no centro do cilindro central.

A diferenciação do xilema primário é centrípeta: primeiro, forma-se o **protoxilema** numa posição mais exterior, na vizinhança do periciclo; os elementos do **metaxilema** são de maior diâmetro, mais espessos (de espessamento reticulado ou pontuado) e ficam retidos no interior do cilindro vascular (Figura 56). A diferenciação do xilema primário caulinar (e do xilema secundário quer no caule quer na raiz), pelo contrário, faz-se de dentro para fora – é centrífuga. Diz-se que o protoxilema radicular é **exarco** e o protoxilema caulinar **endarco**.

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

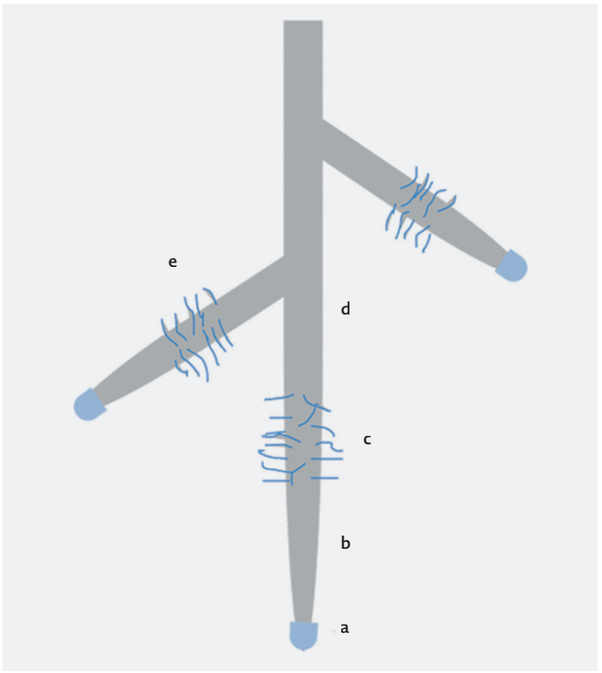


FIGURA 55
Representação esquemática da zonagem anatómica da extremidade radicular: a – coifa e meristema apical radicular (zona de divisão); b – zona de alongamento; c – zona pilífera; d – zona de ramificação; e – ramificação. [Original.]

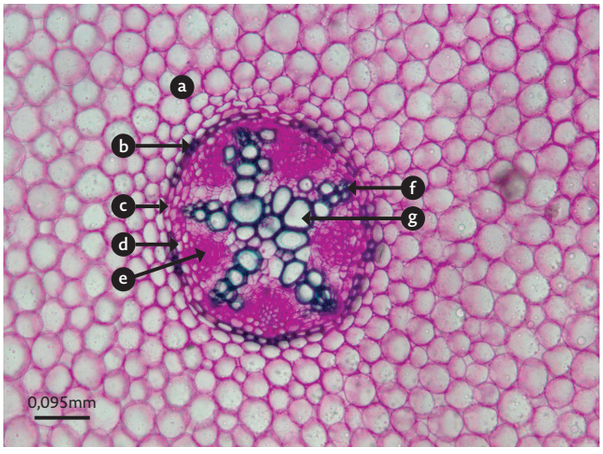


FIGURA 56
Anatomia do cilindro central de uma dicotiledónea: protoxilema, metaxilema e células de passagem: a – córtex; b – endoderme; c – células de passagem; d – periciclo; e – floema; f – protoxilema; g – metaxilema. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança.]

Morfologia da extremidade radicular e ramificação

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

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

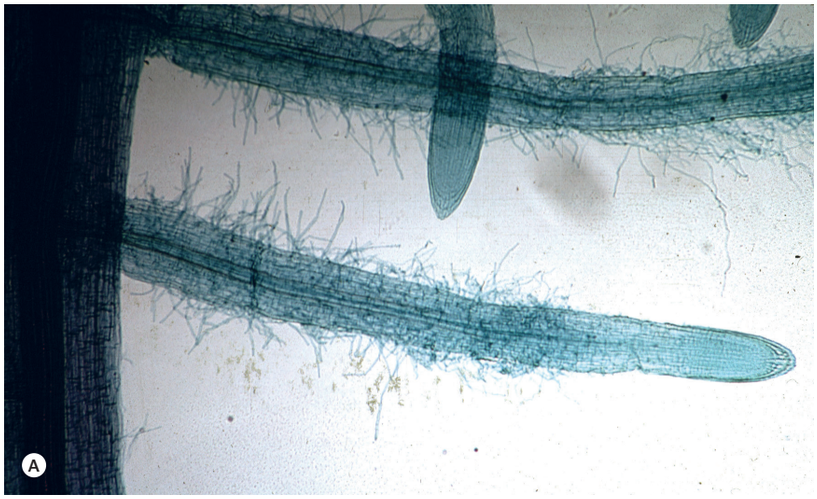
A anatomia da coifa e da zona de divisão foi detalhada anteriormente (Figuras 50 e 51). Atrás da zona de divisão situa-se uma curta zona de alongamento e logo a seguir a zona pilífera, com não mais de 1 cm de comprimento. As células da raiz multiplicam-se no meristema apical (**zona de divisão**), e expandem-se e diferenciam-se nos vários tecidos que compõem a raiz na **zona de alongamento**. As células recém-formadas alongam-se mais de

dez vezes empurrando para diante a raiz, solo adentro. É na zona de alongamento que se diferenciam o xilema e o floema; primeiro o floema, de modo a assegurar o fornecimento de fotoassimilados à extremidade da raiz, e só depois o xilema.

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

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

Os pelos radiculares degradam-se naturalmente poucos dias (geralmente 1-2 dias) depois de se terem diferenciado. O crescimento da raiz repõe, em contínuo, a zona pilífera que mantém uma distância constante à coifa. A zona pilífera dá lugar à **zona de ramificação**, de onde irrompem, em ângulo reto ou quase, as raízes laterais (Figura 55). Nas plantas com corpo secundário, a diferenciação do câmbio inicia-se na zona de ramificação. A **ramificação lateral** da raiz, o tipo de ramificação dominante entre as plantas vasculares, tem uma **origem endógena**, geralmente em células do periciclo ou, eventualmente, da endoderme (*e.g.*, nas gramíneas), em zonas adjacentes aos polos de protoxilema (Figura 58). As folhas, pelo contrário, têm uma **origem exógena** porque emergem dos tecidos mais externos do meristema apical caulinar. As **raízes laterais** recém-diferenciadas abrem caminho de forma traumática através do córtex radicular e da epiderme da raiz onde se inserem, pressionando e digerindo enzimaticamente as paredes das células do tecido encaixante. Antes de emergirem para o exterior, as raízes laterais desenvolvem um meristema apical e uma caliptra.



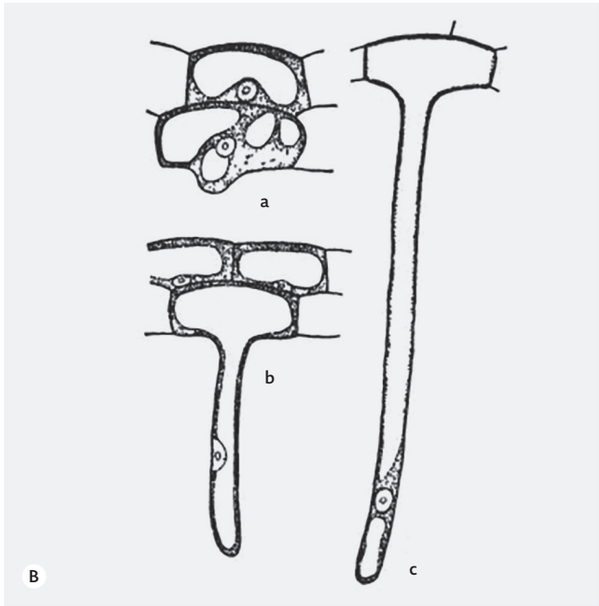


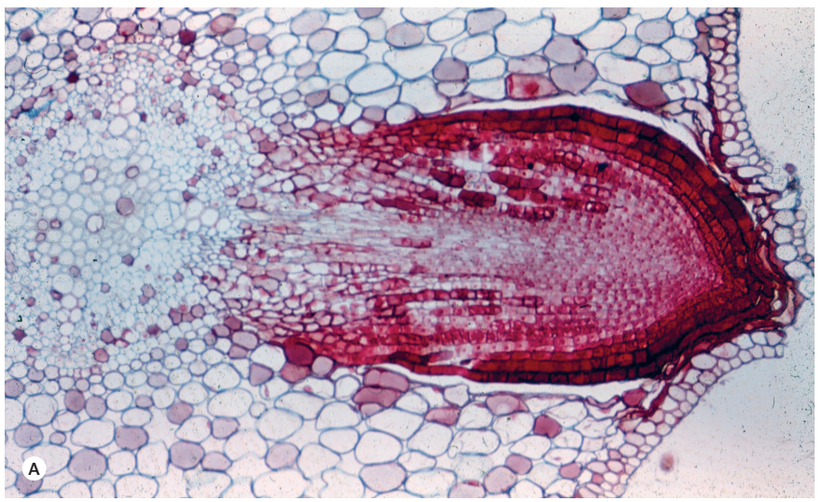
FIGURA 57
Pelos radiculares.
A) Pelos radiculares em rabanete (*Raphanus raphanistrum*, Brassicaceae).
B) Diferenciação dos pelos radiculares. N.b.: natureza unicelular dos pelos radiculares. Somente algumas células da epiderme (os tricoblastos) são capazes de iniciar pelos radiculares. O pelo começa como uma pequena papila (a); em seguida, o núcleo migra para o pelo (b); o pelo maduro é dominado por um enorme vacúolo (c). [A) Curtis *et al.* (2002); B) Holman & Robbins (1939).]

Estrutura secundária da raiz

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

A sobrevivência das raízes de ordem superior depende se são ou não atingidas pelo crescimento secundário.

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



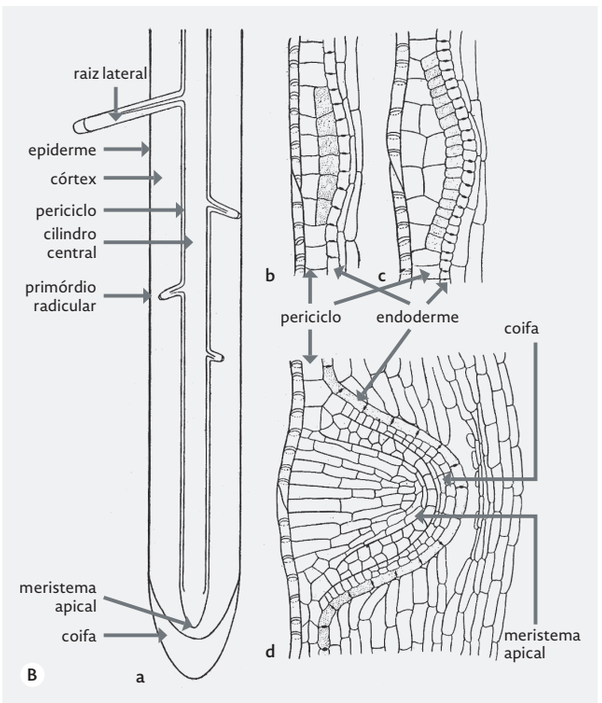


FIGURA 58
Ramificação das raízes. a – Iniciação de uma raiz lateral em corte transversal. b – Representação diagramática do corte longitudinal de um ápice radicular; *n.b.*: pelos radiculares não representados na figura. b-d – Diferentes estádios de desenvolvimento das raízes laterais. [A) Adaptação de Curtis *et al.* (2002); B) adaptação de Holman & Robbins (1939).]

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

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

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

As **raízes carnudas** seguem um modelo de crescimento secundário distinto do das raízes secundárias lenhosas (Moreira 2010). Na cenoura, na beterraba e em outras raízes tuberosas diferenciam-se vários câmbios

concêntricos supranumerários a partir de células parenquimatosas. Cada câmbio, além de xilema e floema, produz uma grande massa de parênquima de reserva. Na beterraba, é visível a olho nu uma estrutura tecidular anelar característica, correspondendo cada anel a um câmbio e aos tecidos a que deu origem.

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

MORFOLOGIA EXTERNA DA RAIZ

Tipos de raízes

Do ponto de vista ontogénico, existem três tipos de raízes: primárias, laterais e adventícias. A **raiz primária** (= **principal**) tem origem embrionária. As **raízes laterais** derivam, por ramificação, da raiz primária ou de raízes adventícias primárias. A sua diferenciação prolonga-se às raízes de ordem superior. As raízes laterais designam-se, quanto à ordem de formação, por **raízes secundárias** (raiz lateral de primeira ordem), **terciárias** (raiz lateral de segunda ordem), etc. O conjunto das raízes secundárias e de ordem superior constitui o **cabelame**. A tipologia das raízes é aprofundada no ponto «Metamorfoses da raiz».

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

Situação, consistência e direção

A tipologia básica da situação e consistência das raízes está condensada no Quadro 11.

A raiz principal de um sistema radicular aprumado possui um geotropismo positivo: diz-se que é **profundante**. O geotropismo característico da raiz principal não se mantém, todavia, em todas as raízes laterais de um sistema radicular aprumado. Quanto à direção, as raízes secundárias, e de ordem superior, podem ser profundantes, pouco profundantes ou plagiotrópicas (próximas da horizontalidade). A **plagiotropia** facilita a disseminação tridimensional das raízes pelo solo e maximiza o volume de solo explorado. As raízes de plantas lenhosas que progridem na horizontal, próximo da superfície do solo (plagiotrópicas), têm direito a uma designação especial: **raízes pastadeiras**. Estas raízes são fundamentais na nutrição das plantas porque exploram as camadas superiores do solo (horizontes O e A), mais ricas em nutrientes – resultantes da deposição de resíduos orgânicos ou da aplicação de fertilizantes – e de maior atividade biológica.

QUADRO 11
Situação e consistência da raiz

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

Tipos de radicação

Entende-se por **sistema radicular** o conjunto de todas as raízes de uma planta. Distinguem-se dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: aprumado e fasciculado (Figura 59). O **sistema radicular aprumado** (= sistema radicular magnolioide; *tap root system*) é característico das gimnospérmicas e da grande maioria das 'dicotiledóneas'. Neste modelo arquitetural diferencia-se uma raiz principal profundante de origem embrionária lateralmente ramificada. O sistema aprumado tem mais raízes espessas, e menos raízes finas e pelos radiculares do que o sistema fasciculado. A baixa relação



FIGURA 59
Tipos de sistema radicular. Sistema radicular aprumado das malvas (*Malva*, Malvaceae) e sistema radicular fasciculado de uma Poaceae. [Coutinho (1898).]

QUADRO 12
Metamorfoses da raiz

Tipo	Descrição	Exemplos
Raízes trepadoras	Raízes adventícias, aéreas, geralmente **adesivas**, que auxiliam as plantas trepadeiras a aderirem aos seus suportes.	Heras (*Hedera* spp., Araliaceae) e várias espécies de *Piper* (Piperaceae).
Raízes tuberosas	Raízes engrossadas com abundante tecido de reserva.	Cenoura e beterraba forrageira.
Haustórios (= raízes sugadoras)	Raízes aéreas ou subterrâneas, próprias de plantas parasitas especializadas na penetração e extração de água e nutrientes dos seus hospedeiros (Figura 60).	Orobancas (*Orobanche*, Orobanchaceae) e cuscutas (*Cuscuta*, Convolvulaceae).
Raízes contrácteis	Raízes produzidas periodicamente; inicialmente alongam-se em profundidade, depois contraem-se, aumentando de diâmetro, e puxam os órgãos caulinares para o solo. Distinguem-se pelo maior diâmetro e pela superfície enrugada.	Frequentes em plantas bulbosas (*e.g.*, *Lilium*, Liliaceae), nas gramíneas e nas palmeiras (Arecaceae).
Raízes estranguladoras	Raízes que se ramificam, coalescem em torno de um hospedeiro que acabam por aniquilar (Figura 61).	Muitos *Ficus* (Moraceae) tropicais.
Pneumatóforos (= raízes respiratórias)	Raízes aéreas emitidas por espécies adaptadas a zonas húmidas tropicais, para facilitar as trocas gasosas entre o sistema radicular e a atmosfera; frequentes nas plantas de mangal (Figura 60).	Mangue-branco (*Avicennia africana*, Acanthaceae) e *Taxodium distichum* (Cupressaceae).
Raízes proteoides	Raízes delgadas organizadas em aglomerados compactos diferenciados em solos pobres em fósforo (Figura 63).	Tremoceiros (*Lupinus*, Fabaceae).
Raízes tabulares	Raízes plagiotrópicas, com função de suporte, muito engrossadas na face oposta ao solo, geralmente emergentes à superfície nas árvores mais velhas; frequentes nas grandes árvores tropicais (Figura 60-C).	Sumaumeira (*Ceiba pentandra*, Malvaceae); também nas árvores mais velhas e de maior dimensão da figueira cultivada.
Raízes escora	Raízes com função de suporte emitidas da base do eixo primário e ramificações de ordem inferior. Gramíneas como o milho-graúdo e o milho-miúdo emitem raízes adventícias anormalmente espessas a partir dos nós inferiores do caule, visíveis acima do solo, interpretáveis como raízes escora (Figura 60).	*Pandanus* (Pandanaceae) e mangue-vermelho (*Rhizophora mangle*, Rhizophoraceae).



FIGURA 60
Tipos de raiz (metamorfoses da raiz). A) Raízes escora no mangue-vermelho (*Rhizophora* sp., Rhizophoraceae). **B)** Dois nós com raízes escora em *Panicum miliaceum* (Poaceae). **C)** Raízes tabular em *Ficus macrophylla* (Moraceae). **D)** Pneumatóforos (raízes que emergem da água em torno da árvore) em *Taxodium distichum* (Cupressaceae). **E)** Pneumatóforos no mangue-branco (*Avicennia africana*, Acanthaceae). **F)** *Cuscuta campestris* (Convolvulaceae), uma planta parasita com caules volúveis sem clorofila. **G)** Mesma espécie – pormenor da emissão de haustórios de origem radicular adventícia a penetrar o caule; nas cuscutas, o sistema radicular só é funcional num estádio inicial do ciclo de vida (Dawson *et al.* 1994). [A e D) Guiné-Bissau; C) Jardim Botânico de Lisboa, Portugal; A a C e E) fotografias do autor; D) cortesia de Alexandre Silva; F e G) cortesia de Miguel Porto (Flora-on).]

entre o volume de raízes com capacidade de absorção e o volume total do sistema radicular é compensada por associações micorrízicas.

O **sistema radicular fasciculado** (= sistema radicular graminoide, *fibrous root system*) é característico das monocotiledóneas e de algumas 'dicotiledóneas' Nas monocotiledóneas a raiz primária atrofia-se rapidamente sendo substituída por raízes adventícias, mais ou menos ramificadas. As raízes primárias dos cereais de outono-inverno são mais duradouras do que o padrão das monocotiledóneas: permanecem funcionais até ao final do outono ou até à entrada do inverno, quando tem início o afilhamento. Os primórdios radiculares adventícios diferenciam-se nos caules, regra geral, em nós subterrâneos ou aéreos próximos da superfície do solo, a partir de células vizinhas do sistema vascular, dando origem a **raízes adventícias primárias** conhecidas por **raízes nodais**. Os cereais (exceto o arroz), como muitas outras gramíneas, diferenciam raízes adventícias logo no nó escutelo (**raízes seminais laterais**). As raízes nodais ramificam-se em raízes secundárias, e estas em raízes terciárias, e assim sucessivamente. A importância das raízes adventícias nas monocotiledóneas explica por que razão muitas delas podem ser transplantadas com sistemas radiculares muito danificados (*e.g.*, arroz, cebola e palmeiras). No ponto «Crescimento e Arquitetura do sistema radicular», veremos que o modelo de radicação influencia a ecologia das plantas.

Metamorfoses da raiz

Tipos

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

Raízes estranguladoras

As **plantas estranguladoras** produzem frutos ornitocóricos (disseminados por aves) com sementes de germinação epífita (na parte aérea do hospedeiro). Após a germinação da semente, geralmente na axila de um ramo a meia copa, a planta emite raízes tronco abaixo, ou que se suspendem da copa do hospedeiro. Atingido o solo, as plantas estranguladoras aceleram o seu crescimento, competem pelos recursos ambientais e envolvem o hospedeiro, geralmente uma árvore, com uma densa rede de raízes ditas estranguladoras, que acaba por coalescer e o aniquilar (Putz & Holbrook 1986). As palmeiras não são estranguladas porque não têm crescimento secundário – sobrevivem enquanto as suas folhas não são totalmente ensombradas pelo estrangulador. Este processo termina quando a espécie estranguladora



FIGURA 61
Raízes estranguladoras. *Ficus cf. thonningii* (Moraceae), uma figueira-estranguladora, a envolver com raízes estranguladoras uma palmeira-dendém (*Elaeis guineensis*, Arecaceae) na bolanha de Gabú (Guiné-Bissau). [Fotografias do autor.]

ocupa o espaço anteriormente preenchido pelo hospedeiro. As **raízes estranguladoras** (*strangler roots*) são uma adaptação a habitats onde as árvores competem vigorosamente pelo espaço, por exemplo, em florestas tropicais densas. As plantas estranguladoras mais conhecidas pertencem aos géneros *Ficus* (Moraceae) e *Metrosiderus* (Myrtaceae) (Figura 61).

Raízes tuberosas

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

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

As raízes tuberosas, assim como os tubérculos, os rizomas tuberosos, os bolbos ou os caules e as folhas suculentos são **órgãos de reserva** (*storage organs*), *i.e.*, metamorfoses com a função de armazenar energia e/ /ou água. O **amido** (um biopolímero de α-D-glucose) e a **inulina** (um biopolímero de frutose) são as substâncias energéticas de reserva mais frequentes. Os órgãos de reserva ricos em amido contêm 70–80% de água e 16–24% de amido (*ca.* 80% da MS); *e.g.*, tubérculo da batateira, rizomas dos inhames (*Colocasia* e *Xanthosoma*) e as **raízes tuberosas amiláceas** da batata-doce e da mandioca (Hoover 2001). Nos bolbos geralmente prevalece a inulina; *e.g.*, cebola e alho. O rizoma do tupinambo (*Helianthus tuberosus*, Asteraceae) atinge 14-19% de inulina na MS e as raízes de chicória 15-20%; os teores dos inhames do género *Dioscorea* (Dioscoreaceae) são muito variáveis (van Loo *et al.* 1995). A raiz tuberosa da beterraba-sacarina é cultivada pelo conteúdo em açúcares solúveis (sacarose) (Figura 62-B).



FIGURA 62
Raízes tuberosas.
A) Raízes tuberoso-fasciculadas em *Asphodelus ramosus* (Asphodelaceae).
B) Raízes tuberosas numa orquidácea terrestre na primavera: a – raiz tuberosa com dois anos; b – raiz tuberosa do ano.
[A) fotografia do autor; B) cortesia de Armando Frazão.]

As **raízes tuberosas** (*tuber roots*), geralmente, são uma adaptação a habitats onde, chegada a estação favorável, é vantajoso iniciar no cedo, antes de potenciais competidores, o crescimento vegetativo e/ou a produção de flores; *e.g.*, comunidades herbáceas de regiões com uma estação seca pronunciada, prados ou florestas caducifólias. A tuberização das raízes, frente à dos caules aéreos, tem em seu favor a proteção conferida pelo solo contra alguns grupos de herbívoros (artiodáctilos) e as inclemências do sol, mas estão expostas à herbivoria de especialistas (*e.g.*, toupeiras e ralos). Torno a discutir a função da tuberização no ponto «Tipos de caule (metamorfoses)».

Raízes proteoides

As **raízes proteoides** (*proteoid* ou *cluster roots*) são raízes laterais curtas e delgadas de crescimento determinado, organizadas em aglomerados compactos (Figura 63-A,B). As espécies com raízes proteoides habitam solos pobres em nutrientes e geralmente não têm micorrizas (Watt & Evans 1999). Estas raízes extraem do solo frações de fósforo inacessíveis aos outros tipos radiculares. Foram detetadas em pelo menos sete famílias de angiospérmicas, entre as quais as leguminosas e as proteáceas.

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

Rizobainha

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

MODIFICAÇÕES DA RAIZ CAUSADAS POR MICRORGANISMOS

Micorrizas

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



FIGURA 63
Raízes proteoides e rizobaínha.
A e B) Sistema radicular de plantas de tremoceiro-branco com três meses cultivadas num substrato pobre em fósforo (areia de praia lavada). **C)** Rizobainha de *Elymus farctus* subsp. *boreo-atlanticus* (Poaceae), uma espécie característica de duna embrionária. [Experiências e fotos realizadas pelo autor.]

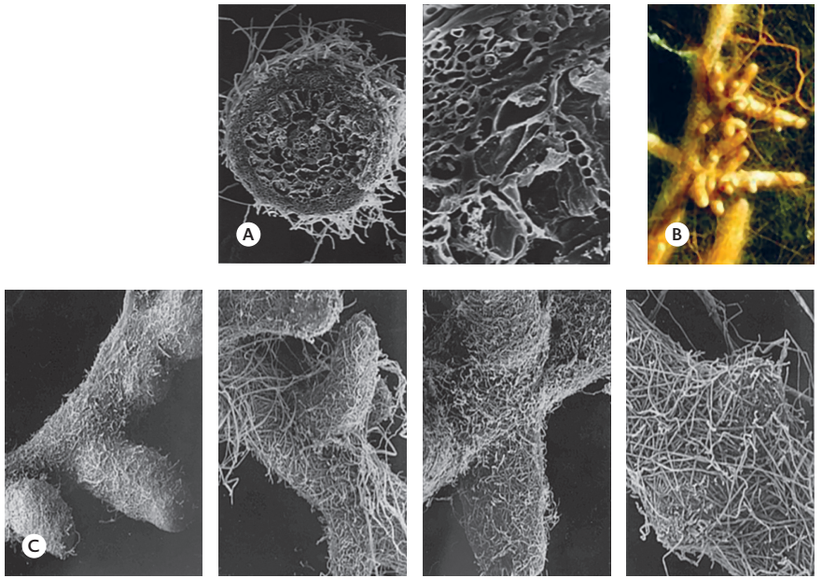


FIGURA 64
Micorrizas formadoras de manto.
A) Corte histológico de uma raiz invadida por uma ectomicorriza (microscópio de varrimento); *n.b.*: manto micorrízico e a invasão dos espaços intercelulares pelo fungo.
B) Efeito da invasão por fungos ectomicorrízicos na morfologia externa de uma raiz (paragem de crescimento e engrossamento das extremidades radiculares).
C) Manto micorrízico (microscópio de varrimento). [Cortesia de Anabela Martins.]

superior ao explorado pela raiz e com um investimento inferior de massa e energia por unidade de volume explorado. As plantas recebem do fungo nutrientes, sobretudo fósforo e micronutrientes, alguma água, certas substâncias orgânicas, e proteção contra infeções radiculares fúngicas e toxinas presentes no solo (*e.g.*, metais pesados). Por serem mais produtivas, as plantas micorrizadas demonstram uma resiliência acrescida contra o ataque de herbívoros e acidentes meteorológicos (*vd.* Willis *et al.* 2013). Os fungos, em troca, têm acesso aos produtos da fotossíntese da planta. 80% a 90% das plantas com semente têm micorrizas.

As micorrizas são mais frequentes em solos pobres em nutrientes ou tóxicos. A dependência das plantas vasculares das associações simbióticas micorrízicas é variável: as Proteaceae, Brassicaceae e Polygonaceae não têm micorrizas; os bidoeiros (*Betula*, Betulaceae) desenvolvem-se adequadamente sem estas associações; o crescimento dos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) e dos pinheiros (*Pinus*, Pinaceae) é deprimido sem micorrizas; as sementes de orquídeas (Orchidaceae) dependem de associações com fungos para germinar. Como seria *a priori* expectável, as plantas aquáticas e as plantas epífitas raramente desenvolvem associações micorrízicas (Stevens 2011).

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

As **micorrizas vesículo-arbusculares** (*vesicular-arbuscular mycorrhiza*) são extraordinariamente comuns: colonizam ~80% das espécies e 92% das famílias de plantas com semente (Blackwell 2011). São largamente dominantes nas plantas lenhosas das florestas tropicais. Infetam também gramíneas e muitas outras plantas herbáceas de ótimo temperado ou tropical. Foram ainda detetadas em hepáticas e antóceros, dois grupos de plantas terrestres não vasculares ('briófitos'), nos licófitos e em vários grupos de fetos (Lehnert *et al.* 2017). Nas associações vesículo-arbusculares, as hifas invadem as células corticais das plantas e a maior parte da massa fúngica acumula-se no interior das raízes. O fungo limita-se a complementar o papel das raízes na absorção de nutrientes do solo, sendo as raízes infetadas semelhantes às raízes normais. Consomem 1-15% do carbono fixado pelos hospedeiros (fotossíntese bruta) e apresentam uma baixa especificidade fungo-planta hospedeira. São mais frequentes em solos com matéria orgânica bem humificada. Os fungos das micorrizas vesículo-arbusculares dependem em absoluto das plantas hospedeiras para se alimentarem. As plantas premeiam-nos com mais ou menos hidratos de carbono consoante a sua eficiência a explorar os nutrientes do solo (Argüello *et al.* 2016). Algo semelhante ocorre no mutualismo rizóbio/leguminosa (*v.i.*). Todas as espécies conhecidas pertencem à divisão Glomeromycota (Zygomycetes *p.p.*), uma das sete divisões atualmente reconhecidas no reino Fungi, de divergência anterior aos basidiomicetas e ascomicetas. As endomicorrizas são a condição ancestral da micorrizia. Os fungos Glomeromycota provavelmente auxiliaram as primeiras plantas terrestres a conquistar a *terra firma* (Nicolson 1967), no Câmbrico Superior/Ordovícico Inferior (Morris *et al.* 2018). As ectomicorrizas, assim como as endossimbioses com bactérias fixadoras de azoto, são em termos evolutivos mais tardias (mesozoicas).

As **micorrizas formadoras de manto** (*sheathing mycorrhizas*) são menos frequentes: estão presentes em 10% das famílias de plantas (Blackwell 2011), embora colonizem ~90% das árvores temperadas (Thomas 2000). Os fungos ectomicorrízicos invadem os espaços intercelulares do córtex radicular e cobrem as raízes finas com uma delgada camada de micélio, conhecida por **manto micorrízico** (Figura 64-A,C). As raízes infetadas perdem os pelos radiculares e param de crescer (Figura 64-B); o fungo emite longos sistemas ramificados de hifas através do solo, que substituem, quase por completo, as raízes infetadas na absorção de nutrientes. Consomem 15% ou mais do carbono fixado pelas plantas hospedeiras e demonstram uma grande especificidade fungo-planta hospedeira. São mais frequentes em solos de matéria orgânica ácida e pouco humificada. Os fungos das micorrizas formadoras de manto enquadram-se nas divisões Basidiomycota, Ascomycota e Glomeromycota. Alguns cogumelos edíveis – *e.g.*, dos géneros *Lactarius* e *Boletus* – são ectomicorrízicos.

Mutualismos com bactérias diazotróficas

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

incapazes de metabolizar o azoto atmosférico que representa, por si só, 80% do volume da atmosfera. Para fazer face a esta limitação, alguns grupos de plantas vasculares conseguiram estabelecer relações simbióticas mutualistas com **bactérias fixadoras de azoto** (= **bactérias diazotróficas**). As bactérias fixadoras de azoto reduzem o azoto atmosférico (N_2) a amónio (NH_4+) com uma enzima exclusiva dos procariotas, muito conservada pela evolução, a **nitrogenase**. As plantas utilizam o amónio fornecido pelas bactérias para construir substâncias azotadas (*e.g.*, proteínas e ácidos nucleicos); em troca, as bactérias diazotróficas têm acesso a produtos da fotossíntese e usufruem de um ambiente propício à sua multiplicação.

As relações mutualistas mais comuns entre plantas e bactérias diazotróficas expressam-se a nível radicular pela formação de **nódulos radiculares** (= nódulos bacterianos) (Figura 65-A). A predisposição para estabelecer este tipo de simbiose radicular evoluiu uma única vez há ~100 M.a., no Mesozoico, muito depois das simbioses vesículo-arbusculares (Werner *et al.* 2014), tendo sido seguida por múltiplas emergências independentes da capacidade de nodulação (Svistoonoff *et al.* 2013). As plantas com flor com simbiontes fixadores de azoto formadores de nódulos pertencem, sem exceção, a dez famílias das ordens Fagales, Fabales, Rosales e Cucurbitales.

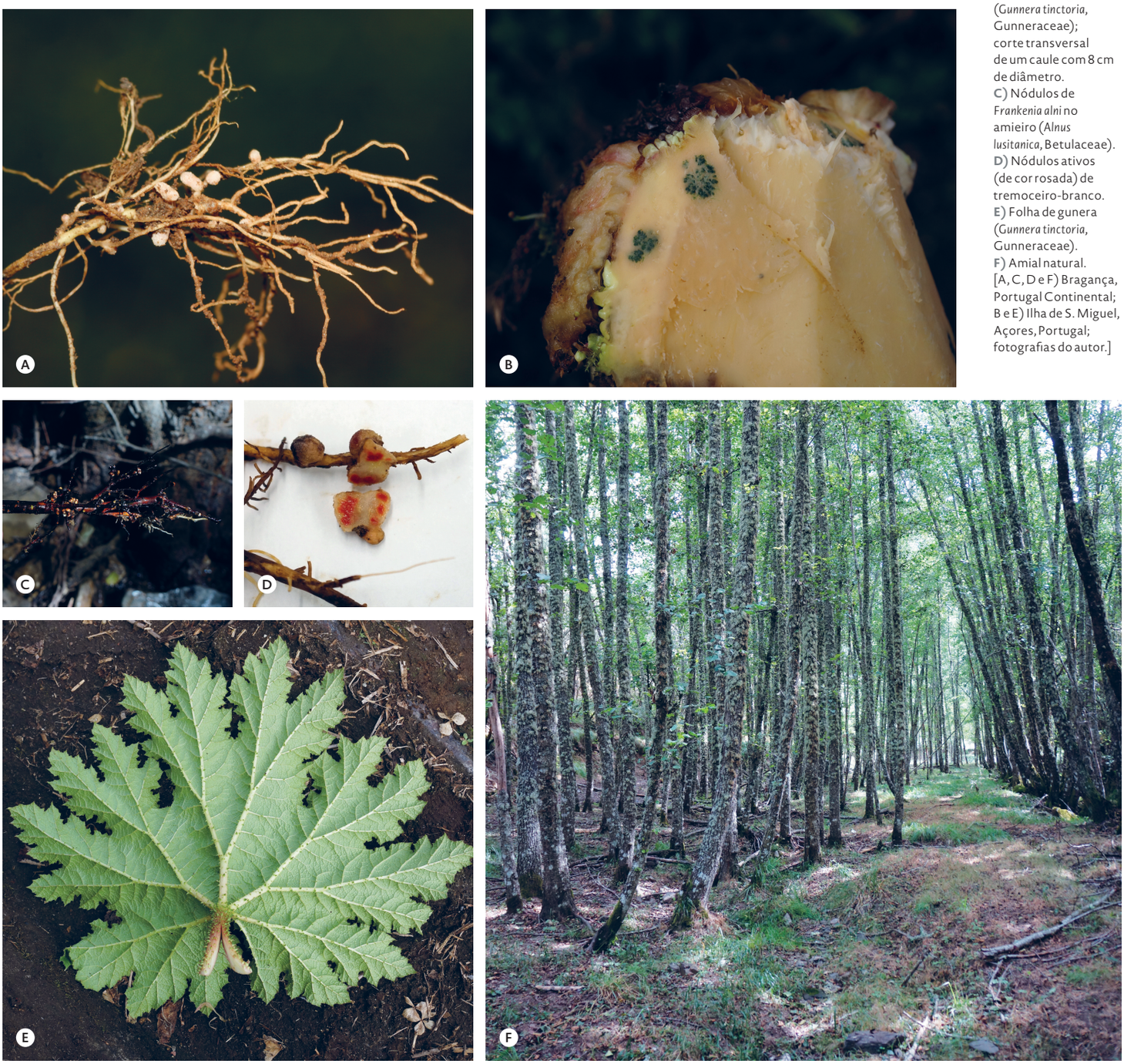


FIGURA 65
Simbioses com bactérias diazotróficas.
A) Nódulos indeterminados de rizóbios em *Trifolium* (Fabaceae). **B)** Simbiose com *Nostoc*, expressa sob a forma de pequenas rosetas arroxeadas, em caules de gunera (*Gunnera tinctoria*, Gunneraceae); corte transversal de um caule com 8 cm de diâmetro. **C)** Nódulos de *Frankenia alni* no amieiro (*Alnus lusitanica*, Betulaceae). **D)** Nódulos ativos (de cor rosada) de tremoceiro-branco. **E)** Folha de gunera (*Gunnera tinctoria*, Gunneraceae). **F)** Amial natural. [A, C, D e F) Bragança, Portugal Continental; B e E) Ilha de S. Miguel, Açores, Portugal; fotografias do autor.]

As simbioses formadoras de nódulos mais frequentes na Natureza desenvolvem-se entre bactérias actinomicetas do género *Frankia* e cerca de 220 espécies de plantas ditas actinorrízicas, pertencentes a oito famílias de angiospérmicas (Santi *et al.* 2013). Os nódulos de *Frankia* têm uma dimensão considerável (2-3 cm de diâmetro); observam-se com facilidade, por exemplo, nas raízes do amieiro-ibérico (*Alnus lusitanica*, Betulaceae), no samouco (*Morella* [*Myrica*] *faya*, Myricaceae), e em várias espécies de casuarinas (*Casuarina*, Casuarinaceae) (Figura 65-C, F).

As simbioses formadoras de nódulos mais conhecidas, estudadas, eficientes e de maior importância económica desenvolvem-se entre alfa-proteobactérias e plantas da família das Fabaceae. 90% das espécies desta família estabelecem relações mutualistas com bactérias fixadoras de azoto, pertencentes a pelo menos 12 géneros de alfa-proteobactérias; *e.g.*, *Rhizobium*, *Mesorhizobium*, *Sinorhizobium* e *Bradyrhizobium*. De forma independente, evoluíram relações simbióticas similares às das leguminosas no género tropical *Parasponia* (Cannabaceae) (Santi *et al.* 2013). Os mecanismos de infeção radicular das bactérias diazotróficas foram intensamente estudados. Num primeiro estádio, os **rizóbios**[46] penetram nas plantas através dos pelos radiculares. Uma vez estabelecidos, estimulam a atividade meristemática e a proliferação de células do córtex ou do periciclo formando-se um nódulo. Os simbiontes bacterianos ficam alojados na zona mais central dos nódulos. Os nódulos têm uma forma esférica ou mais ou menos alongada, similar a uma raiz lateral curta e espessa. Quando funcionais, após esmagamento, exibem uma cor rosada causada por uma substância quimicamente próxima da hemoglobina, a **leg-hemoglobina** (Figura 65-D). Reconhecem-se dois tipos de nódulos nas Fabaceae: (i) **nódulos determinados** – de forma esférica, com alguns dias a poucas semanas de duração; (ii) **nódulos indeterminados** – de forma alongada, com vários meses de duração, que se alongam à custa de um meristema apical.

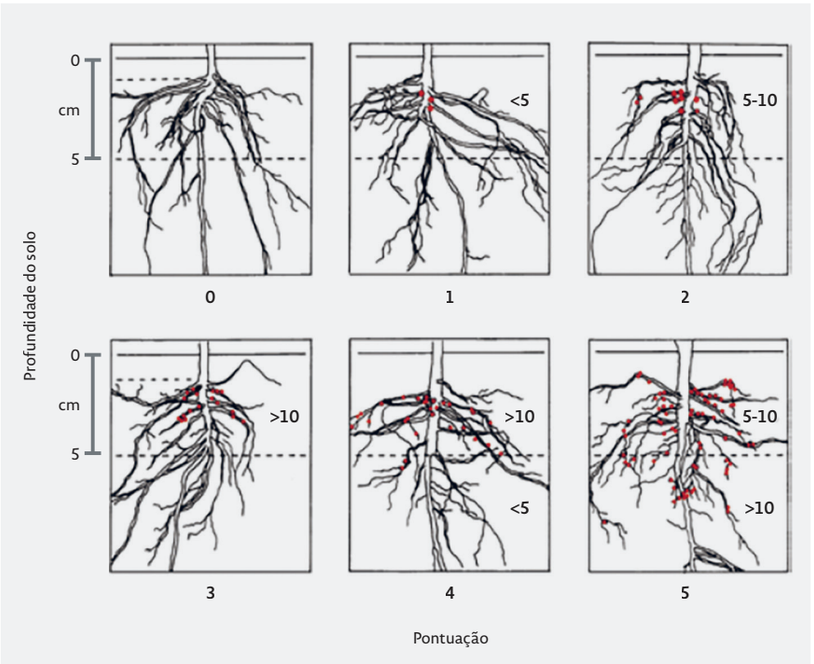


FIGURA 66
Pontuação da nodulação em leguminosas herbáceas cultivadas (0-5). Os números no interior das figuras referem-se ao número de nódulos; a respetiva pontuação é indicada por baixo de cada figura. Pontuação: **0-2** – nodulação incipiente, com pequena ou nula fixação de N2; **2-3** – nodulação regular, que poderá ser insuficiente para satisfazer as necessidades da cultura em N2; **3-4** – nodulação muito boa, com bom potencial para fixar N2; **4-5** – nodulação excelente, com um grande potencial de fixação de N2. [Cortesia de Australian Centre for International Agricultural Research; Unkovich *et al.* 2008. Measuring plant-associated nitrogen fixation in agricultural systems. ACIAR MN136.]

As relações mutualistas têm custos. No caso das leguminosas pratenses, 10-24% da fotossíntese bruta é desviada para sustentar os rizóbios; em contrapartida, estas leguminosas recebem dos seus simbiontes, em média, cerca de 20 kg de N/t MS (Pearson & Ison 1987). As plantas são capazes de selecionar negativamente as bactérias que não cumprem adequadamente a sua parte do contrato, e em solos ricos em azoto evitam este caro investimento. As plantas com simbioses radiculares têm vantagens óbvias em solos pobres em azoto e regiões de baixa precipitação (fazem um uso mais eficiente da água, *vd.* Wright *et al.* 2001). Talvez por isso, as leguminosas sejam tão frequentes nas florestas secundárias nos trópicos com estação seca e nas pastagens mediterrânicas. Os sistemas de quantificação visual da nodulação em leguminosas cultivadas como o representado na Figura 66 são de grande utilidade prática dada a importância económica e agronómica da associação rizóbio-leguminosa.

Nem todas as relações simbióticas com bactérias diazotróficas formam nódulos. Associações extracelulares com bactérias azuis-esverdeadas redutoras de diazoto são conhecidas numa grande variedade de hepáticas, antóceros, nos 'pteridófitos' do género *Azolla* e nas gimnospérmicas da fam. Cycadaceae. A *Anabaena azollae* vive alojada em cavidades foliares dos 'pteridófitos' aquáticos do género *Azolla*. Por alguma razão as *Azolla* são há muito utilizadas para incorporar azoto nos sistemas de agricultura de arroz em campos alagados na África e na Ásia (Roger 1996; Figura 48). Em contrapartida, a *Azolla filiculoides* é uma temível invasora em águas paradas ricas em nutrientes em muitos países do Sul da Europa. As *Gunnera* (Gunneraceae) estabelecem simbioses intracelulares com bactérias azuis-esverdeadas do género *Nostoc* (Osborne & Bergman 2008). Nas *Gunnera*, as bactérias fixadoras de azoto estão alojadas em pequenas bolsas macroscópicas, com a forma de pequenas rosetas, visíveis em corte transversal do caule (Figura 65-B, E).

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

4.
CAULE

NATUREZA E FUNÇÕES DO CAULE

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

Nas plantas com semente, a formação do caule principia com a germinação da semente. À medida que a planta se desenvolve, novos caules são gerados a partir de outros de ordem inferior. Por vezes, os caules têm origem em raízes. A diferenciação de caules a partir de folhas é muito rara na natureza. As plantas sem caules aparentes dizem-se **acaules**.

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

O caule desempenha doze grandes funções:

- Exposição das folhas à luz;
- Exposição das flores aos agentes polinizadores;
- Elevação da canópia acima de potenciais competidores;
- Transporte de água e substâncias nutritivas entre a raiz e as folhas (em ambos os sentidos);
- Armazenamento de substâncias de reserva;
- Leitura e integração de sinais ambientais;
- Síntese de reguladores de crescimento; *e.g.*, auxinas nos meristemas apicais;
- Fotossíntese, nos caules com parênquima clorofilino;
- Proteção das plantas contra a herbivoria;
- Ancoragem das plantas a tutores (nas lianas);
- Persistência em ecossistemas sujeitos a perturbações cíclicas ou períodos desfavoráveis;
- Colonização de novos espaços.

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

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

1. Simetria radial – **(raiz ou caule) 2**
   – Simetria bilateral – **(folha) 11**

2. Sem crescimento secundário – **(estrutura primária) 3**
   – Com crescimento secundário; meristemas laterais e tecidos secundários presentes **(estrutura secundária) 8**

3. Epiderme sem estomas; pelos unicelulares; presença frequente de exoderme; ausência de colênquima; córtex mais espesso do que o cilindro central; endoderme bem visível; feixes discretos simples, alternos; xilema de formação centrípeta (protoxilema exarco) – **(raiz) 4**
   – Epiderme com estomas; pelos unicelulares ou pluricelulares; ausência de exoderme; presença de colênquima; cilindro central mais largo do que o córtex; endoderme pouco diferenciada ou inexistente; feixes duplos colaterais ou bicolaterais; xilema de formação centrífuga (protoxilema endarco) – **(caule) 6**

4. Elevado número de feixes condutores (normalmente mais de seis); bandas de Caspary com espessamentos em U – **Monocotiledóneas**
   – Número reduzido de feixes condutores (até 6); bandas de Caspary nas paredes radiais e transversais – **5**

5. Ausência de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; presença de células crivosas e de células albuminosas; canais resiníferos frequentes – **Gimnospérmicas**
   – Presença de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; sem células crivosas e células albuminosas nem canais resiníferos – **Dicotiledóneas s.l.**

6. Feixes colaterais fechados em grande número, distribuídos de forma irregular no parênquima fundamental – **Monocotiledóneas**
   – Feixes colaterais abertos pouco numerosos, organizados num cilindro central; diferenciação de córtex, raios medulares e medula – **7**

7. Ausência de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; presença de células crivosas e células albuminosas; canais resiníferos frequentes – **Gimnospérmicas**
   – Presença de vasos lenhosos e de elementos de tubo crivoso + células companheiras; sem células crivosas e células albuminosas nem canais resiníferos – **Dicotiledóneas s.l.**

8. Presença de feixes de xilema radialmente alongado no centro das raízes secundárias jovens; xilema secundário com mais células parenquimatosas e elementos condutores, e com menos fibras; anéis de crescimento pouco nítidos – **(raiz) 9**
   – Presença de pequenas protuberâncias de xilema primário na margem da medula dos caules secundários jovens; xilema secundário com mais fibras e menos células parenquimatosas; anéis de crescimento geralmente nítidos nas regiões com uma estação de repouso vegetativo prolongado – **(caule) 10**

9 e 10. Lenho secundário homogéneo; presença frequente de canais resiníferos **Gimnospérmicas**
   – Lenho secundário heterogéneo; sem canais resiníferos – **Dicotiledóneas s.l.**

11. Densidade dos estomas na página superior e inferior geralmente semelhante; mesofilo geralmente simétrico (semelhante nas páginas superior e inferior); feixes vasculares geralmente em grande número e semelhantes entre si; nervação geralmente paralela (em corte transversal, todas as nervuras são seccionadas do mesmo modo) – **Monocotiledóneas**
   – Densidade dos estomas na página superior e inferior geralmente distinta; mesofilo geralmente assimétrico; nervação geralmente de outro tipo – **12**

12. Densidade dos estomas maior na página inferior do que na superior; mesofilo geralmente assimétrico (com parênquimas em paliçada e lacunoso); geralmente, um grande número de feixes e pelo menos um com estrutura secundária – **Dicotiledóneas s.l.**
   – Mesofilo distinto; presença frequente de canais resiníferos e de clorênquima de células com invaginações infletidas para o lúmen celular – **Gimnospérmicas**

ANATOMIA DO CAULE

Estrutura primária do caule

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

Em corte transversal, num caule primário de 'dicotiledóneas' e de gimnospérmicas distinguem-se do exterior para o interior as seguintes camadas tecidulares: (i) epiderme, (ii) córtex (primário) e (iii) cilindro central (Figura 67). Esta organização é menos clara ou inexistente nas monocotiledóneas (Figura 71).

Meristemas e tecidos

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

Epiderme e córtex

A epiderme do caule primário não possui os pelos radiculares característicos da epiderme das raízes e tem menos estomas do que a epiderme folhear. O **córtex primário caulinar** corresponde à porção de tecido fundamental localizado entre a epiderme e a região vascular (Figuras 68 e 67). Está ausente da maioria das monocotiledóneas. O córtex caulinar das gimnospérmicas e das 'dicotiledóneas' é menos espesso do que o cilindro central e os seus limites internos são pouco claros. No córtex

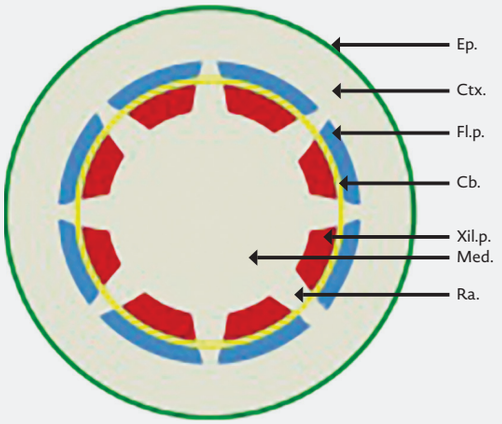


FIGURA 67
Representação esquemática da anatomia entrenodal do caule primário de 'dicotiledóneas' em corte transversal:
Ep. – epiderme;
Ctx. – córtex;
Fl.p. – floema primário;
Med. – medula;
Xil.p. – xilema primário;
Ra. – raio primário.
[Original.]

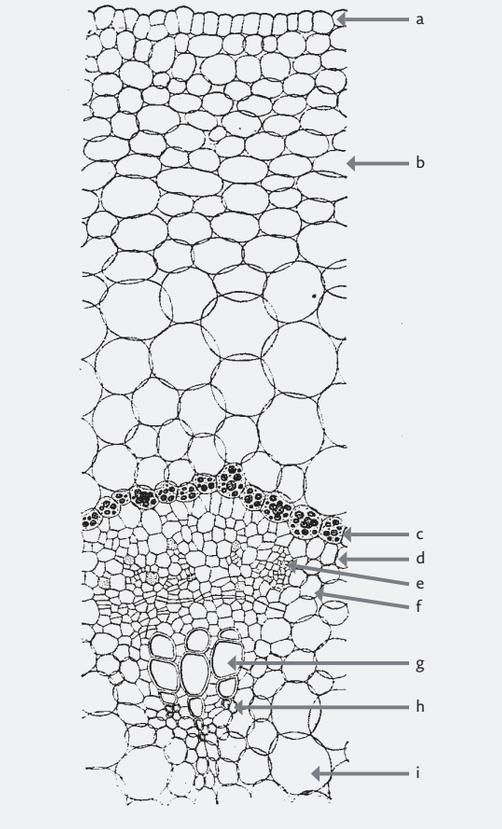


FIGURA 68
Anatomia do caule primário das dicotiledóneas (corte transversal).
A) Caule primário de rícino (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae):
a – epiderme;
b – córtex; c – bainha endodermoide com células ricas em grãos de amido; d – células de parênquima;
e – floema;
f – raio primário;
g – metaxilema;
h – protoxilema;
i – parênquima medular.
B) Caule de cânhamo (*Cannabis sativa*, Cannabaceae) com evidências de crescimento secundário:
a – epiderme;
b – córtex; c – fibras (de esclerênquima) corticais; d – bainha endodermoide;
e – fibras (de esclerênquima) floémicas; f – floema;
g – câmbio; h – xilema.
[Belzung (1900).]

primário caulinar é frequente a diferenciação, logo por debaixo da epiderme, de uma **hipoderme** («Meristemas e tecidos» da raiz) com uma a várias células de espessura. As células da hipoderme distinguem-se das restantes células corticais pela sua regularidade e simetria. Em algumas espécies são fotossinteticamente ativas ou colenquimatosas (Figura 69). Nas gramíneas e outras monocotiledóneas ocorre, com frequência, um anel subepidérmico de fibras de esclerênquima (Figura 70-B). Esta zona tecidular, também cortical e designada por hipoderme, confere rigidez aos caules e complementa a proteção oferecida pela epiderme.

As células parenquimatosas mais externas do córtex primário são frequentemente fotossintéticas; constituem um clorênquima e contribuem para a cor verde dos caules primários. Dispersos na matriz de **parênquima cortical** surgem escleritos, fibras de esclerênquima (fibras corticais; Figura 68-B), feixes de colênquima (Figura 69) e células ou canais secretores (*e.g.*, de látex na Euphorbiaceae). Nas plantas aquáticas desenvolve-se um aerênquima no córtex caulinar e radicular. Estes tecidos foram amplamente discutidos no ponto «Tecidos definitivos simples». Com o tempo, as paredes das células parenquimatosas corticais podem lenhificar-se.

No interior do caule das dicotiledóneas, o córtex contacta diretamente com um anel mais ou menos definido de feixes vasculares (cilindro central), ou é delimitado por uma camada regular de **células endodermoides** (semelhantes às células da endoderme), desenvolvendo-se uma **bainha endodermoide**[47] (Rudal 2007). A **bainha de amido** é um tipo de bainha endodermoide de células com inclusões de amido (Figura 68-A). Nas dicotiledóneas, os amiloplastos da bainha de amido atuam como sensores da gravidade – movem-se e sedimentam pela ação desta força. Em algumas plantas, as células da bainha endodermoide chegam a diferenciar bandas de Caspary. Ainda nas dicotiledóneas, na interface córtex-cilindro vascular pode desenvolver-se um cilindro contínuo, ou não, de fibras extraxilémicas primárias, com origem no meristema fundamental (fibras corticais ou perivasculares) ou no procâmbio (fibras floémicas primárias; Figuras 68-B e 69, «Esclerênquima») (Esau 1977).

Cilindro central

No cilindro central do caule primário destacam-se duas estruturas: (i) os feixes vasculares e (ii) a medula (Figuras 68-A e 67). Recordo que o periciclo é praticamente exclusivo da raiz. A descrição anatómica do cilindro central incide, sobretudo, nos feixes vasculares. No caule, este estudo compreende três componentes:

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

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

- **Feixes colaterais** – com um feixe de xilema e outro de floema contíguos, estando, geralmente, o xilema por dentro e o floema por fora (Figura 69); condição mais frequente nas gimnospérmicas, 'dicotiledóneas' e monocotiledóneas;
- **Feixes bicolaterais** – dois feixes de floema a flanquear um feixe de xilema (Figura 110); tipo comum, por exemplo, nas 'dicotiledóneas' apocináceas, cucurbitáceas e solanáceas;
- **Feixes concêntricos** – floema ao centro rodeado por xilema (**feixes anfivasais**, tipo frequente nas monocotiledóneas; Figura 91-B), ou floema a circundar o xilema (**feixes anficrivais**, tipo primitivo comum nos 'pteridófitos').

A disposição dos feixes vasculares no caule primário – anatomias nodal e entrenodal – tem uma forte correlação filogenética. Nos entrenós dos caules primários das gimnospérmicas e das 'dicotiledóneas', os feixes vasculares são colaterais ou bicolaterais, abertos, em número limitado e uniformes. Dispõem-se num anel concêntrico, de contorno análogo ao contorno exterior do caule, constituindo um cilindro vascular nítido (Figura 69). Os feixes são separados por camadas de células parenquimatosas (parênquima vascular) constituindo **raios primários** (*primary rays*). O floema também inclui células parenquimatosas.



FIGURA 69
Anatomia do caule primário de, dicotiledóneas, (corte transversal): a – epiderme; b – hipoderme; c – colênquima; d – esclerênquima (fibras perivasculares); e – floema primário; f – câmbio; g – xilema primário; h – parênquima cortical. *N.b.*: feixes colaterais. [Adaptado de Curtis *et al.* (2002); interpretação das estruturas anatómicas da responsabilidade do autor.]

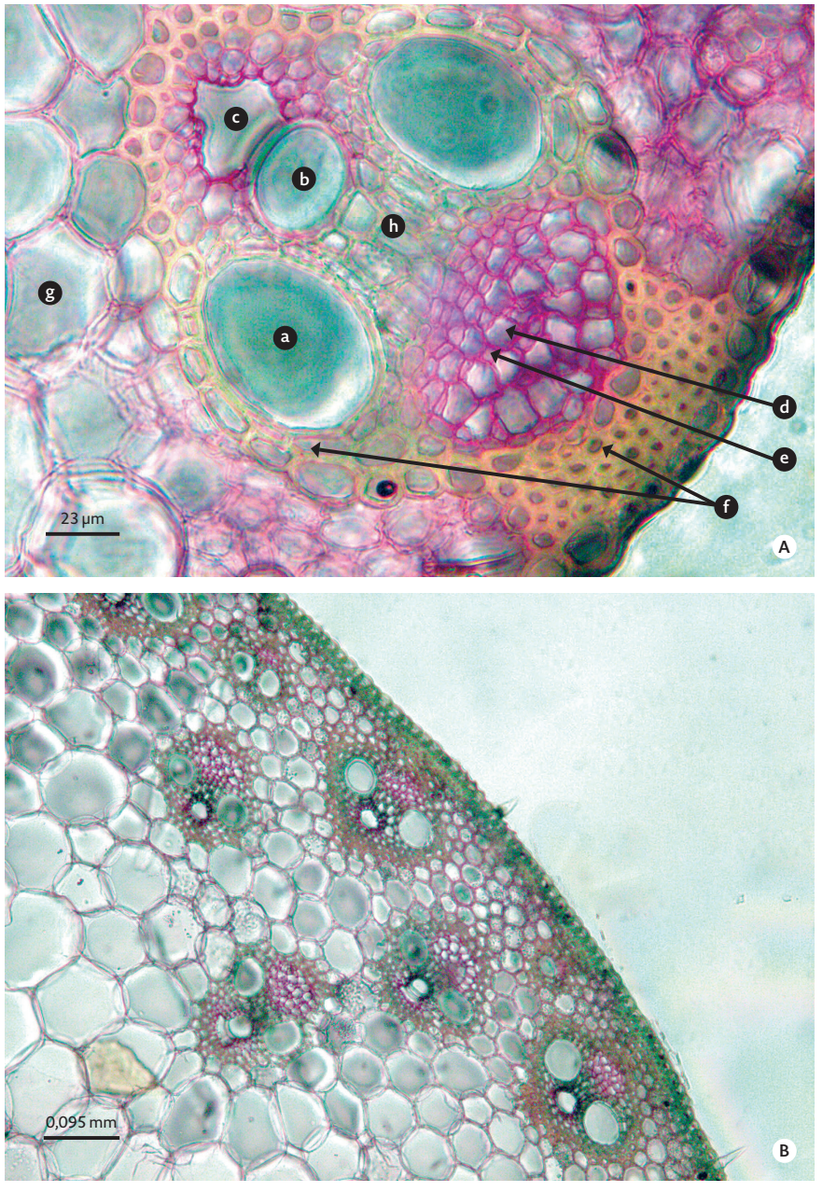


FIGURA 70
Anatomia do caule primário de monocotiledóneas (corte transversal). A) Feixes colaterais fechados do caule primário de *Zea mays* (*Poaceae*) «milho-graúdo»: a – metaxilema; b – protoxilema; c – lacuna (espaço vazio); d – elementos crivosos; e – células companheiras; f – fibras de esclerênquima organizadas numa bainha (fibras perivasculares); g – parênquima; h – fibras xilémicas. **B)** Feixes vasculares emersos numa matriz de parênquima: *n.b.*: hipoderme esclerenquimatosa por debaixo da epiderme. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança.]

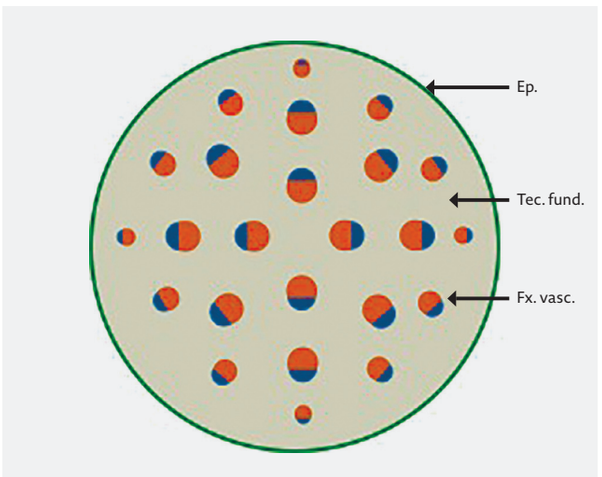


FIGURA 71
Representação esquemática da anatomia entrenodal do caule primário das monocotiledóneas em corte transversal
Ep. – epiderme; Tec. fund. – tecido fundamental (de parênquima); Fx. vasc. – feixes vasculares. [Original.]

Nas monocotiledóneas, os feixes vasculares são de tipo colateral, bicolateral ou concêntricos anfivasais, fechados, numerosos, de tamanho variável e geralmente envolvidos por uma **bainha de esclerênquima** (Figura 70), constituindo **feixes fibrovasculares**. Estes feixes apresentam-se dispersos numa matriz de tecido fundamental, mais concentrados em direção à periferia (Figura 71). Nas monocotiledóneas não é clara a diferenciação de raios primários e, na maior parte das espécies, como foi referido, de córtex, cilindro vascular e medula. O floema não contém células parenquimatosas. Não cabe neste documento explorar as muitas exceções a estes dois modelos, genéricos, de anatomia entrenodal em que se opõem gimnospérmicas + 'dicotiledóneas' *vs.* monocotiledóneas.

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

Na vizinhança dos nós destacam-se um ou mais feixes vasculares – os **traços ou rastros folheares** (*leaf trace*) – que arqueiam em direção e se conectam a um órgão de natureza foliar (Figura 72). Os traços são, necessariamente, constituídos por proto e metaxilema, e proto e metafloema. Nas plantas com megafilos[48] («Microfilos *vs.* Megafilos»), em cortes histológicos transversais realizados na proximidade dos nós, observa-se uma alteração na disposição característica dos feixes vasculares dos entrenós. Designa-se por **lacuna foliar** (*leaf trace lacunae*) o hiato do cilindro vascular preenchido com parênquima, causado pela divergência dos traços foliares (Figuras 73 e 75). As plantas com uma, três ou cinco ou mais lacunas são respetivamente descritas como unilacunares, trilacunares e multilacunares (Dickison 2000). Por cima (em posição distal) dos traços folheares divergem, geralmente em número de dois, os traços das gemas ou dos ramos jovens resultantes da ativação das gemas (**traços ou rastros caulinares**) (Figura 73-A, B). Nas gimnospérmicas e nas 'dicotiledóneas', os feixes vasculares estão dispostos em anel e evidenciam, com nitidez, as lacunas foliares. As lacunas foliares são difíceis de estudar nas monocotiledóneas porque, nestas plantas, os feixes vasculares estão dispersos em grande número por todo o caule. As lacunas são inevitavelmente soterradas pelo crescimento secundário.

A anatomia nodal tem uma grande consistência taxonómica e filogenética (Figura 73). Por exemplo, os abetos (*Abies*, Pinaceae) e as Theaceae (família da planta

do chá) são unilacunares com um traço. O *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) é unilacunar com dois traços. A maior parte das 'dicotiledóneas' são trilacunares com três traços. Nas gramíneas e noutras monocotiledóneas com grandes bainhas envaginantes, as folhas são abastecidas por um grande número de traços que partem dispersos de todo o caule.

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

- **Fistulosos** – ocos, *i.e.*, com uma cavidade tubulosa, de **medula fistulosa**; *e.g.*, caule da maioria das monocotiledóneas como sejam as Poaceae (gramíneas);
- **Medulosos** – preenchido por um tecido esponjoso; *e.g.*, sabugueiro e videira-europeia (Figura 74);
- **Maciços** (= sólidos) – medula não esponjosa, condição mais frequente nas 'dicotiledóneas'.

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

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

Estrutura secundária do caule

Primeiras etapas do crescimento secundário

Na maioria das plantas com semente, o xilema e o floema primários são funcionais durante um curto período de tempo e substituídos por congéneres secundários. Duas exceções: o ciclo das plantas pode ser demasiado curto

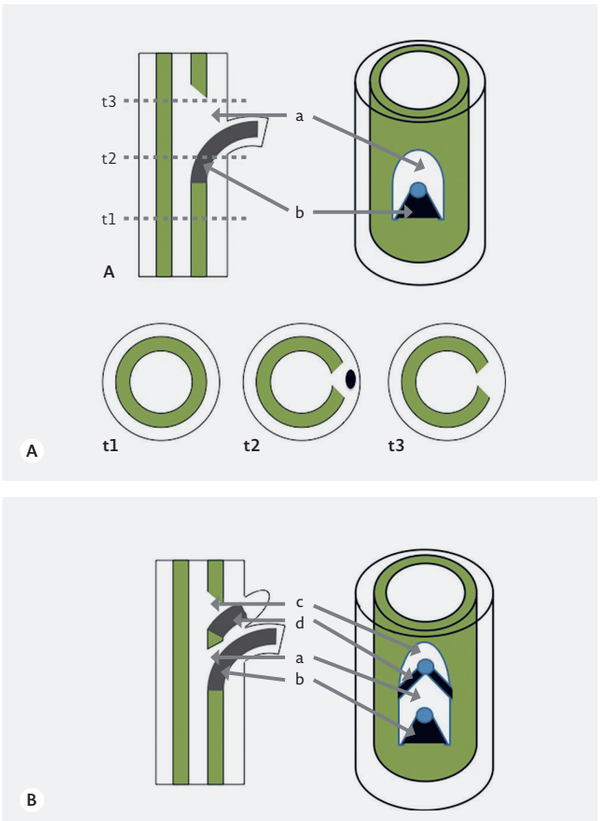


FIGURA 73



FIGURA 74

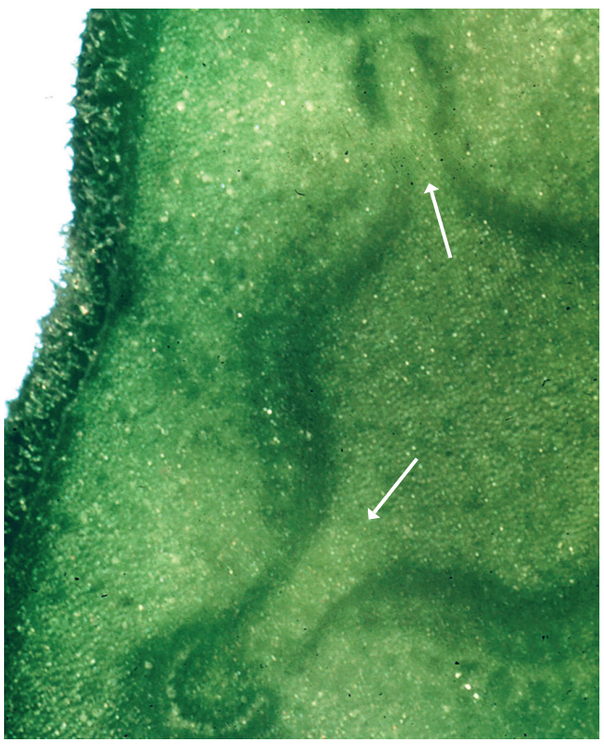


FIGURA 75

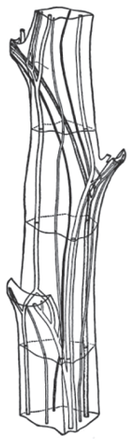


FIGURA 72
Anatomia internodal do caule primário. Sistema vascular primário de *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*). *N.b.*: espirais desenhadas pelos feixes vasculares e os traços que deles divergem em direção às folhas. [Artschwager (1918).]

FIGURA 73
Anatomia nodal: representação diagramática de traços e lacunas em caules primários. **A)** Caule primário de folhas alternas com uma lacuna foliar (corte longitudinal em cima, corte transversal em baixo). **B)** Caule primário de folhas alternas com uma lacuna foliar e outra caulinar: Legenda da duas figuras: cilindro central a verde, tecidos parenquimatosos em branco e traços em negro; a – lacuna foliar; b – traço foliar; c – lacuna caulinar; d – traço caulinar; t – corte transversal. [Original.]

FIGURA 74
Anatomia nodal nos simpódios. Diafragma de um sarmento atempado de videira. [Fotografia do autor.]

FIGURA 75
Anatomia nodal. O loendro (*Nerium oleander*, Apocynaceae) é uma espécie unilacunar com três folhas por nó. Na fotografia observam-se os rastos e as lacunas de duas folhas em corte transversal. [Curtis *et al.* (2002).]

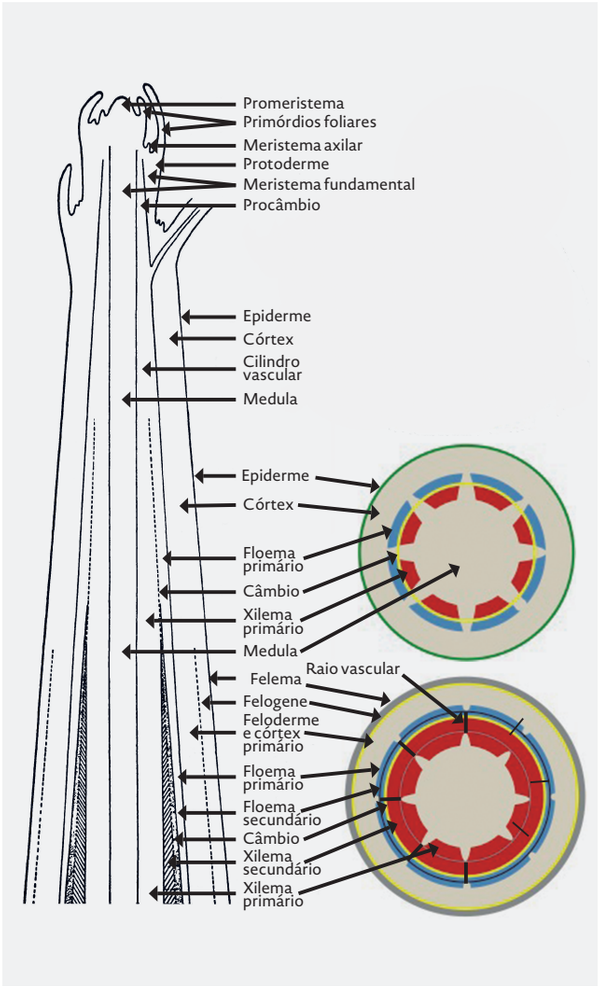


FIGURA 76
Representação esquemática da anatomia entrenodal do caule primário e secundário de angiospérmicas 'dicotiledóneas' em corte radial (à esquerda) e corte transversal (à direita); traços e folhas não representados. [Figura da esquerda adaptada com modificações de Holman & Robbins 1939; figuras da direita originais do autor.]

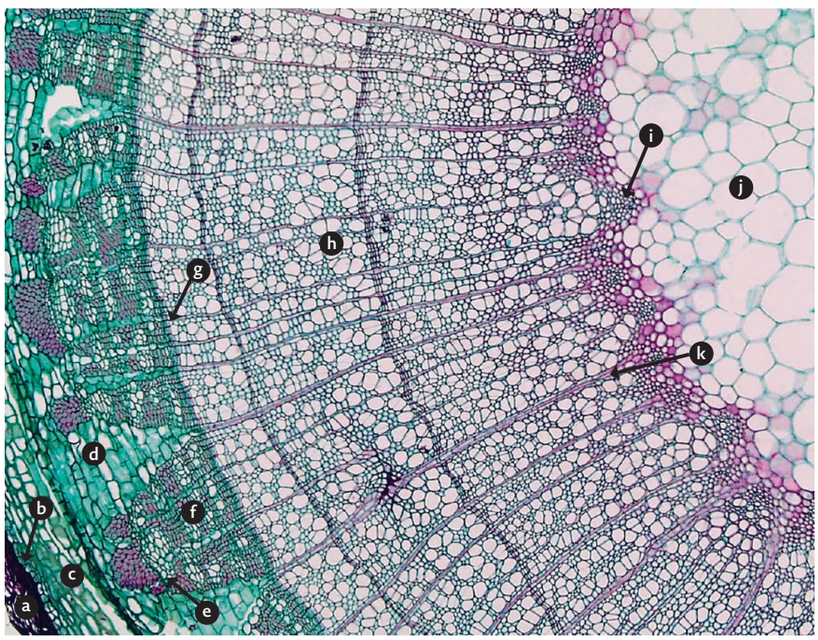


FIGURA 77
Estrutura secundária do caule das angiospérmicas. Raios floémicos. Corte transversal. Caule secundário com três anos de *Liriodendron tulipifera* (*Magnoliaceae*, *Magnoliidae*): a – periderme; b – localização da felogene; c – córtex; d – raios floémicos alargados por divisões celulares; e – floema primário encimado por fibras de esclerênquima primário (*n.b.*: lúmen obstruído); f – floema secundário com elementos crivosos e células companheiras intercaladas com assentadas de fibras floémicas (coradas de vermelho); g – localização do câmbio; h – vasos lenhosos numa matriz de traqueídos e parênquima lenhoso (xilema); *n.b.*: o diâmetro dos vasos lenhosos é maior no lenho de primavera; i – xilema primário; j – parênquima medular; k – raios xilémicos (corados a vermelho); *n.b.*: a formação dos raios inicia-se acima do xilema primário. [Cortesia de Paul J. Schulte, University of Nevada, Las Vegas.]

para o câmbio ter impacto (**plantas efémeras**[49]) ou este não existe, nem tem substituto (*e.g.*, a grande maioria das monocotiledóneas). Ainda assim, plantas efémeras como a *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) produzem abundante tecido secundário na raiz e no caule, mantendo uma consistência herbácea (Nieminen *et al.* 2015). E muitas 'dicotiledóneas' anuais de ciclo, inclusivamente, chegam a produzir periderme (e lenhificar) na base (**plantas sufruticosas**).

As palmeiras (Arecaceae), embora lenhosas, não têm crescimento secundário – quanto mais longevas, mais velho o seu corpo primário (*inc.* floema e xilema) e os meristemas que lhe deram origem. Admite-se que algumas espécies possam atingir os 700 anos de idade (Uhl & Dransfield cit. Boyce & DiMichele 2016).

Nos caules primários de gimnospérmicas e de 'dicotiledóneas', o crescimento secundário principia com a iniciação do câmbio a partir de células procambiais (do procâmbio) retidas no interior dos feixes vasculares, na região de contacto do metafloema com o metaxilema. O câmbio insinua-se depois pelos raios primários diferenciando-se a partir de células parenquimatosas (Nieminen *et al.* 2015). A diferenciação do câmbio faz-se de forma acropetal, *i.e.*, de baixo para cima, em direção ao ápice, neste caso, do caule. Em corte transversal, começa por ter um contorno sinuoso, mas pronto toma a forma de um círculo (Figura 69). Na maior parte das espécies, o câmbio diferencia anéis contínuos, tecidularmente heterogéneos, de xilema secundário em posição centrípeta (por fora do lenho preexistente) e de floema secundário em posição centrífuga (por dentro do floema preexistente) (Figura 76). Em algumas 'dicotiledóneas' herbáceas, o câmbio não gera cilindros contínuos de tecido vascular – limita-se a adicionar xilema e floema aos feixes primários ou a diferenciar novos feixes vasculares entre os raios primários (Dickison 2000). A confirmação do crescimento secundário nestes casos exige critérios específicos, conforme explicito mais adiante.

Numa primeira fase, a epiderme é suficientemente elástica para suportar as tensões criadas pela entrada em funcionamento do câmbio. Será retida (e a felogene não iniciada) se o crescimento secundário for escasso – portanto, nem todas as plantas com crescimento secundário são lenhosas. Nas plantas lenhosas, a epiderme e as camadas mais exteriores do córtex, mais tarde ou mais cedo, rompem-se e esfoliam, podendo permanecer uns tempos soltas, parcialmente aderentes ou suspensas do caule (Figura 78). O papel da epiderme passa a ser desempenhado por um novo tecido – a periderme –, gerado por um segundo meristema lateral – a felogene. Nas regiões extratropicais, os tecidos primários exteriores ao felema geralmente persistem mortos e aderentes durante uma estação desfavorável, talvez com a função de proteger o jovem caule do frio ou da dessecação (observações pessoais).

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

A produção de tecido vascular secundário inuma, esmagados no centro do caule, todos os tecidos primários interiores ao câmbio (xilema primário e medula). Nesta região do caule secundário jovem persistem, temporariamente, pequenas protuberâncias de xilema primário na margem externa da medula (Figura 77). Uma estação de crescimento pode ser suficiente para eliminar todas as evidências anatómicas de crescimento primário.

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

A título de curiosidade anatómica, algumas dicotiledóneas lenhosas não têm um mas sim vários câmbios, resultando o crescimento secundário da acumulação de anéis sucessivos de xilema e floema; *e.g.*, mangue-branco (*Avicennia* spp., Acanthaceae) (Carlquist 2007) – os câmbios diferenciam-se sequencialmente ou vários em simultâneo de cada vez.



FIGURA 78

Sistemas radial e axial

O câmbio é um tecido meristemático exclusivo das gimnospérmicas e angiospérmicas 'dicotiledóneas', com dois tipos celulares (**células iniciais do câmbio**): (i) iniciais fusiformes e (ii) iniciais dos raios; as primeiras axialmente alongadas, as segundas sem uma dimensão maior. Ambos os tipos dividem-se periclinalmente com intensidade. Ciclicamente, ocorrem divisões anticlinais radiais de modo a que o câmbio possa acompanhar o aumento de diâmetro do caule.

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

As **iniciais dos raios** diferenciam o **sistema radial** (Figuras 79 e 85). Os **raios vasculares** (*vascular rays*) que compõem o sistema radial são constituídos por bandas radiais estreitas, com uma a poucas células de espessura, de células radialmente alongadas. Os raios vasculares têm uma porção floémica (**raio floémico**, *phloem ray*) e outra xilémica (**raio xilémico**, *xylem ray*). Há menos tipos celulares no sistema radial do que no sistema axial. O raios são essencialmente constituídos por **parênquima radial** de dois tipos, **parênquima radial xilémico** ou **parênquima radial floémico**. Nas gimnospérmicas

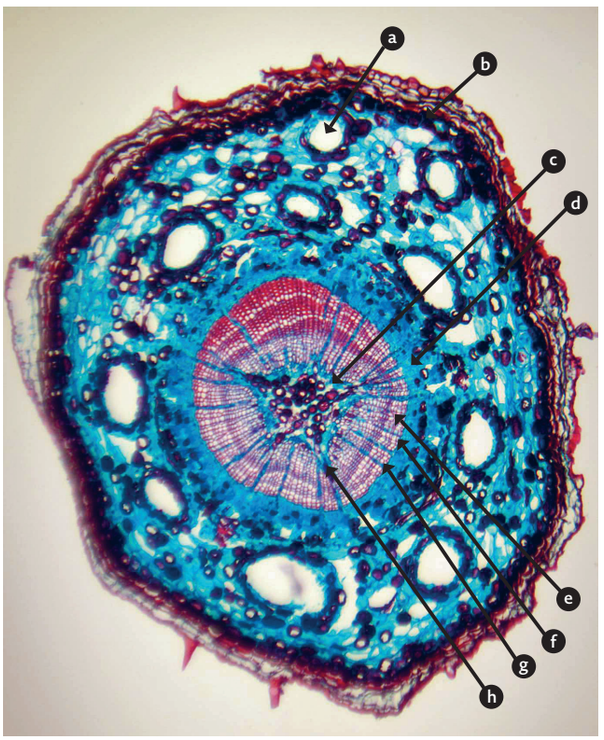


FIGURA 79

FIGURA 78
Esfoliação dos tecidos primários exteriores ao felema num ramo de dois anos de ginjeira (*Prunus cerasus*, Rosaceae) no final do mês de abril. A epiderme e as camadas mais exteriores do córtex das plantas lenhosas extratropicais destacam-se, geralmente, no início do segundo ano do crescimento. [Fotografia do autor.]

FIGURA 79
Estrutura secundária do caule das gimnospérmicas. Corte transversal de um caule jovem de *Pinus* sp. (*Pinaceae*, *Pinidae*) com abundante córtex primário: a – canal resinífero; b – felogene, com formação de felema para o exterior; c – xilema primário colapsado; d – floema secundário intercalado com raios floémicos; e – xilema secundário; f – localização do câmbio; g, h – raios xilémicos. N.b.: xilema pormenorizado na Figura 82. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança.]

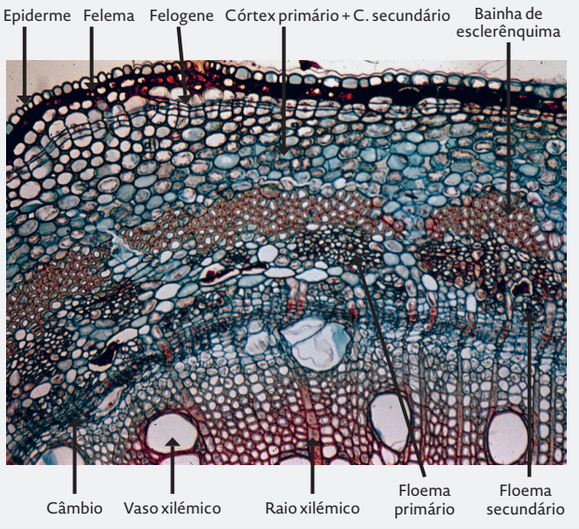


FIGURA 80
Estrutura secundária do caule das angiospérmicas. Corte transversal de um caule jovem de *Robinia* (*Fabaceae*). Comparar com Figura 76. N.*b.*: iniciação da felogene em camadas externas do córtex, epiderme prestes a ser exfoliada, posição exterior do floema primário frente ao floema secundário, massas de parênquima (raios primários) entre os feixes de floema primário, e raios xilémicos em contacto com os raios floémicos. [Adaptado de Curtis *et al.* (2002).]

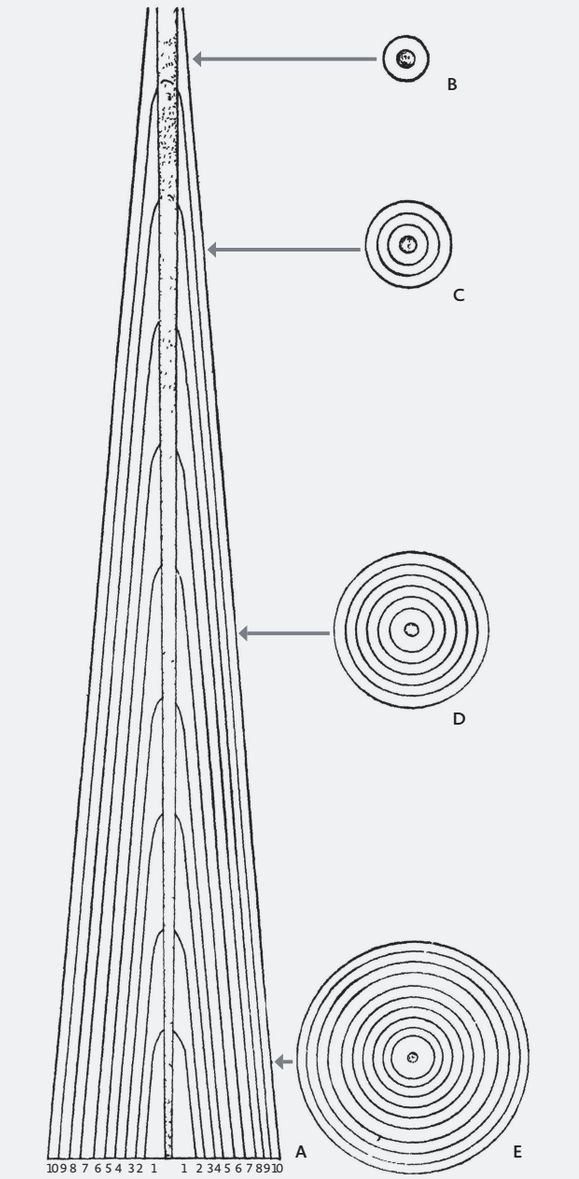


FIGURA 81
Idealização do crescimento secundário de um tronco de uma árvore com dez anos. Corte radial à esquerda; corte transversal à direita. N.*b.*: o colapso da medula e que o xilema mais antigo está no interior e na base do tronco [Holman & Robbins (1939).]

e, pontualmente, em algumas angiospérmicas, os raios contêm traqueídos (**traqueídos transversais**). A espessura, o tipo e o arranjo das células, e a distribuição espacial dos raios variam de espécie para espécie («Anatomia das madeiras [breve referência]»). Existe uma complexa nomenclatura a este respeito. A remoção da casca permite, frequentemente, a observação a olho nu dos raios xilémicos, sob a forma de pequenas bandas quase lineares.

Embora perpendiculares entre si, os parênquimas radial e axial formam uma complexa rede tridimensional, interconectada por plasmodesmos, que guarnece o lenho de um continuo vivo (Morris *et al.* 2016). Os raios estão envolvidos na defesa contra patógenos, no armazenamento de reservas, no transporte para as camadas mais antigas (mais interiores) do xilema secundário de água, nutrientes, substâncias de reserva e substâncias de preservação da madeira (*v.i.*). As suas relações funcionais com os tecidos condutores é mal conhecida – talvez previnam ou corrijam a embolia dos elementos traqueais (Knipfer *et al.* 2016). Vejamos uma consequência prática da função de transporte dos raios. As invasoras arbóreas e as árvores de plantações de produção são, frequentemente, eliminadas por corte raso (eliminação da parte aérea na zona do colo com uma motosserra), seguido da aplicação imediata por pincelagem de um herbicida sistémico na superfície recém-exposta do lenho. A redistribuição das moléculas herbicidas pela raiz e toiça é feita, em grande parte, pelo parênquima lenhoso, axial e radial.

Como há pouco referi, nas plantas herbáceas sem anéis conspícuos de xilema, pode ser difícil comprovar o crescimento secundário com cortes histológicos transversais. O mesmo acontece em muitos exemplares de caules fósseis. A confirmação anatómica do crescimento secundário faz-se, então, com base em três critérios (Gerrienne *et al.* 2011) (Figura 82):

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

Floema secundário

A massa e o volume do floema secundário são residuais quando comparados com o xilema secundário. O floema secundário comporta, à semelhança do floema primário, elementos crivosos e células companheiras nas angiospérmicas, ou células crivosas e células albuminosas nas gimnospérmicas. Estes tipos celulares são

acompanhados, tanto nas gimnospérmicas como nas angiospérmicas, por **parênquima floémico** axial e radial e por abundantes fibras floémicas. Algumas células do parênquima floémico, sobretudo nos raios, recuperam a condição meristemática de modo a acomodar o aumento de diâmetro do caule na região do floema secundário e as forças de tração geradas sobre o floema pela produção de xilema secundário. Para tal, as células parenquimatosas sofrem divisões anticlinais-radiais que dão origem, em corte transversal, a triângulos característicos nos raios floémicos (Figura 77-d).

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

Xilema secundário

O crescimento secundário é dominado pelos elementos traqueais do xilema secundário. As células recém-diferenciadas de xilema têm uma consistência gelatinosa porque a deposição de lenhina está ainda por acontecer. Depois de lenhificado, o xilema secundário desempenha a tripla função de transporte de seiva xilémica, estrutural e de tecido de reserva (apenas as células vivas do xilema). Uma vez que os traqueídos e os vasos lenhosos são constituídos por células mortas, qualquer árvore combina um espesso e mecanicamente rígido *core* de tecido morto (interrompido por cordões vivos de parênquima lenhoso), *grosso modo*, com a forma de um cone (Figura 81), com um delgado revestimento de células vivas (câmbio + floema [exceto fibras] + vários tipos de parênquima + felogene + alguns tipos celulares de menor importância), exteriormente protegido por uma nova camada de células mortas, o ritidoma.

O parênquima xilémico, seja ele axial ou radial, designa-se por **parênquima lenhoso** (*xylem parenchyma*). O **parênquima lenhoso radial** pode ser **unisseriado**, se tiver uma célula de espessura num corte tangencial, ou **plurisseriado** se ostentar mais de duas células de espessura (Figura 87). Em algumas gimnospérmicas, além do parênquima lenhoso, fazem parte dos raios xilémicos traqueídos transversais (**raios heterocelulares**, *heterocelular rays*), células que se distinguem pelas pontuações das suas paredes e pela ausência de protoplasma. Por oposição às gimnospérmicas, diz-se que as angiospérmicas possuem **raios homocelulares** (*homocelular rays*). Outras 'coníferas' contêm ainda no xilema, axial e radial, canais resiníferos. O parênquima lenhoso é invulgarmente espesso nas lianas, o que explica a capacidade das lianas plicadas se distenderem e acompanharem o crescimento dos seus tutores.

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

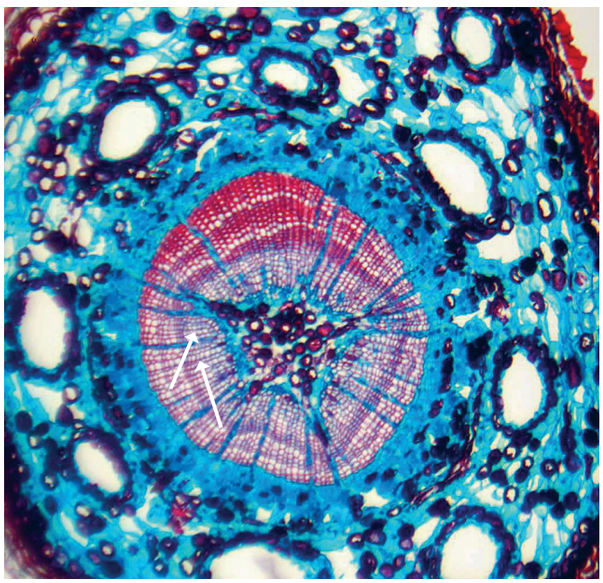


FIGURA 82
Critérios de confirmação anatómica do crescimento secundário num corte transversal do caule: a) células alinhadas radialmente; b) adição de novas fiadas de traqueídos através de divisões anticlinais das células iniciais fusiformes (indicação pelas setas); c) coocorrência de sistema radial (parênquima radial corado de azul) e sistema axial (traqueídos corados a rosa). [Pormenor da **Figura 79**.]

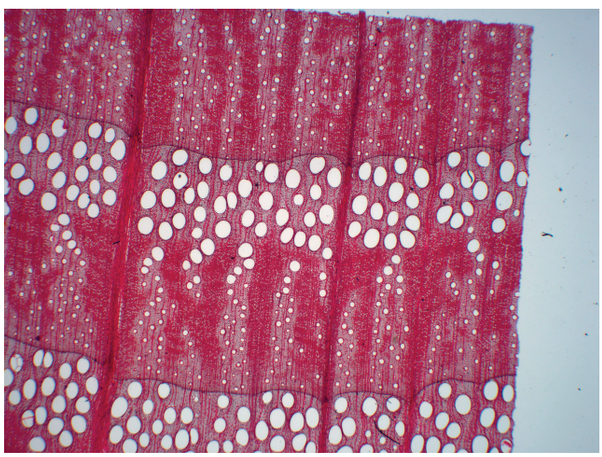


FIGURA 83
Lenho de início e de final de estação e porosidade em anel em *Quercus rubra* (Fagaceae). Corte transversal. N.*b.*: o grande diâmetro dos vasos de primavera, a faixa linear de parênquima axial terminal a marcar o fim da estação de crescimento. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection.]

Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)



FIGURA 84
Anéis de crescimento. Lenho de início e fim de estação. Tronco de ulmeiro (*Ulmus minor*, Ulmaceae) com trinta e oito anos cortado próximo do colo (da base): a – localização do câmbio; b – nó solto; c – nó firme ; d - inserção de uma pernada correspondente ao nó firme assinalado. A idade da árvore foi avaliada contando o número de anéis até à casca. A grande quantidade de lenho de tração mostra que a árvore estava francamente inclinada. Os nós firmes poderão corresponder a pernadas da árvore. O nó solto pertence a um ramo morto incorporado no tronco em consequência do aumento de diâmetro da árvore. [Fotografia do autor.]

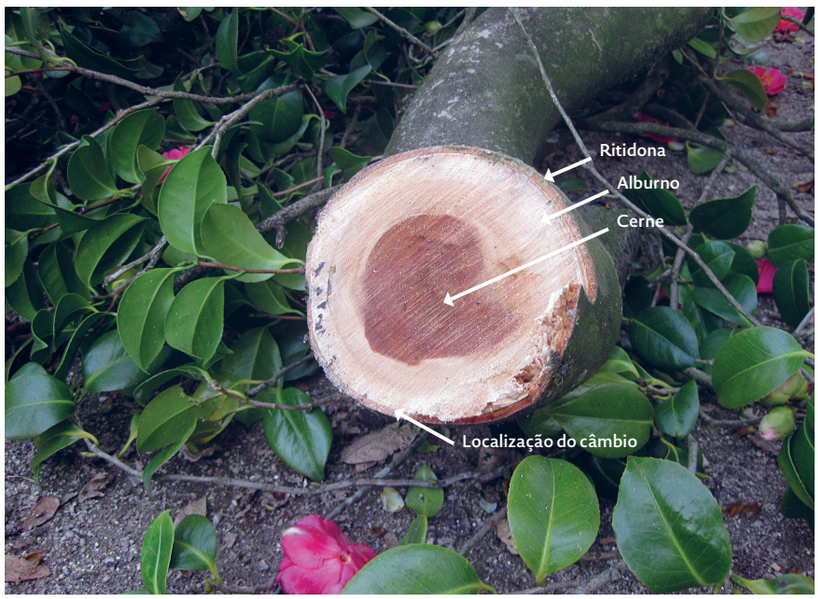


FIGURA 85
Anatomia do lenho das angiospérmicas. Representação dos cortes transversal, tangencial e radial de um tronco (Ferreirinha 1958).

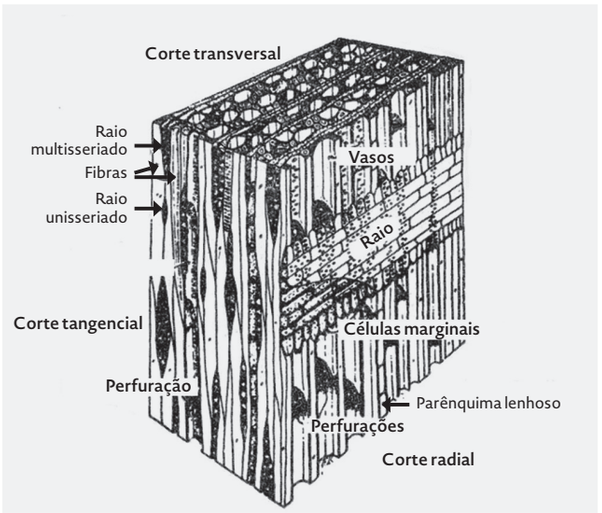


FIGURA 86
Cerne e alburno na cameleira (*Camelia japonia*, Theaceae).

Quando a atividade cambial procede sem grandes interrupções, formam-se dois anéis por ano – um de início e outro de final de estação –, para avaliar a idade de um caule lenhoso basta contá-los. Se a atividade cambial é suspensa e novamente retomada uma ou mais vezes a meio da estação de crescimento, formam-se anéis complexos de difícil interpretação. Este fenómeno é particularmente comum sob clima mediterrânico, onde muitas plantas lenhosas evidenciam dois períodos de atividade cambial, um na primavera e outro no outono, interrompidos, respetivamente, pela secura estival e pelo frio invernal (Cherubini *et al.* 2003). As flutuações interanuais das variáveis ambientais (*e.g.*, precipitação e temperatura) influenciam a espessura dos anéis e a densidade do lenho. Este facto permite datar madeiras (**dendrocronologia**) e inferir as condições ambientais pretéritas (reconstrução ambiental por técnicas de **dendroclimatologia**).

Nos caules secundários, as partes mais velhas (e interiores) do lenho perdem a função de transporte e de reserva (mantêm a de suporte), e ficam relegadas para as camadas mais profundas do caule. No intuito de aumentar a resistência a parasitas, muitas espécies enchem estas células com resinas, gomas e ceras produzidas no câmbio, e são transportadas e depositadas pelas células dos raios xilémicos. Diferencia-se, assim, uma parte mais escura e interna do lenho – o **cerne**, **durame**, **duramen** ou lenho inativo (*heartwood*) – de outra parte clara, externa e parcialmente funcional e com alguns tecidos vivos – o **borne**, **alburno** ou lenho ativo (*sapwood*; Figura 86). O cerne e o borne nem sempre se apresentam bem definidos. Quando invadido for fungos do lenho, o cerne perde cor: descolora-se.

Anatomia das madeiras (breve referência)

A organização espacial dos tipos celulares xilémicos produzidos pelo câmbio tem um grande valor diagnóstico na identificação microscópica de madeiras (Ferreirinha 1958). Para tal, é indispensável a observação dos três cortes referidos na Figura 18: (i) transversal, (ii) radial e (iii) tangencial. Em corte transversal, os elementos traqueais, fibras e parênquima lenhoso do sistema axial surgem com formas poligonais; os elementos do sistema radial tomam formas alongadas no sentido do raio do caule (Figuras 83 e 85). Em corte radial ocorre o inverso, as células do sistema axial observam-se no sentido do seu maior comprimento e as pontuações das células com paredes secundárias são visíveis; os elementos do sistema radial observam-se sob a forma de pequenos polígonos (Figuras 85 e 87). A morfologia do corte tangencial aproxima-se da dos cortes radiais.

O lenho das gimnospérmicas não tem vasos lenhosos, apenas traqueídos (exceto Gnetidae). Também não inclui fibras e os raios são muito estreitos e unisseriados. Os traqueídos transversais são praticamente

exclusivos das gimnospérmicas, não estando presentes em todas as espécies. O parênquima lenhoso axial é raro a ausente. Nas espécies com resina – as **resinosas** na gíria silvícola (*e.g.*, pináceas e cupressáceas) – desenvolvem-se **canais de resina**[50] por entre os traqueídos, delimitados por células parenquimatosas secretoras de resina (Figura 79). Nas gimnospérmicas, o lenho de primavera é mais espesso e difícil de destrinçar do lenho de verão (não se formam anéis evidentes).

A estrutura das madeiras das **folhosas**, *i.e.*, das árvores angiospérmicas, envolve arranjos variados de vasos lenhosos, traqueídos, fibras e vários tipos de parênquima axial e radial. Em algumas espécies, os elementos de vaso têm um diâmetro suficientemente grande para se distinguirem na forma de pequenos poros a olho nu. Com uma simples lupa de bolso de 10-15x veem-se bem os raios e o arranjo geral dos componentes do xilema secundário. Na terminologia de anatomia das madeiras, os vasos lenhosos são **poros**, e é habitual falar-se em **lenho homogéneo** (Figura 79) e **lenho heterogéneo** (Figura 83) para diferenciar o lenho das gimnospérmicas (sem elementos dos vasos) do lenho das angiospérmicas (com elementos dos vasos). No ponto anterior, comparei a estrutura do parênquima lenhoso de folhosas e resinosas, outro tópico fundamental de anatomia das madeiras.

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

Periderme e ritidoma

A primeira felogene caulinar diferencia-se em camadas profundas do córtex, subepidermicamente em camadas externas do córtex (na maior parte das espécies; Figura 80) ou mesmo a partir da epiderme. A felogene é constituída por células meristemáticas isodiamétricas que diferenciam felema para o exterior e feloderme para o interior. O conjunto «feloderme + felogene + felema» constitui a **periderme**. O felema tem uma evidente função de proteção. As pilhas radiais de células mortas suberificadas características do felema são mais espessas do que a feloderme, que se resume a umas poucas camadas de células parenquimatosas com função de reserva. Algumas árvores, sobretudo nos trópicos, têm troncos verdes, porque as células da feloderme possuem cloroplastos (Figura 94-B). No período de mais intenso crescimento vegetativo (em maio/junho, no hemisfério Norte), frequentemente é tão fácil destacar o felema pela felogene, como a casca pelo câmbio (Figura 88-C).

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

A maioria das células da felogene divide-se pelo plano periclinal (Figura 88-E). Consequentemente, a felogene não é capaz de acompanhar o aumento do diâmetro dos caules e rompe-se. Por esse motivo, tem de ser ciclicamente renovada, por regra todos os anos, através da diferenciação de uma nova felogene por dentro da anterior, a partir de tecidos do floema secundário. A diferenciação de um novo felema isola e induz a morte de todos os tecidos a ele exteriores. A reiteração do processo leva à justaposição concêntrica de várias peridermes, por vezes, visíveis a olho nu sob a forma de bandas estreitas. Nas plantas lenhosas adultas, apelida-se de **ritidoma**

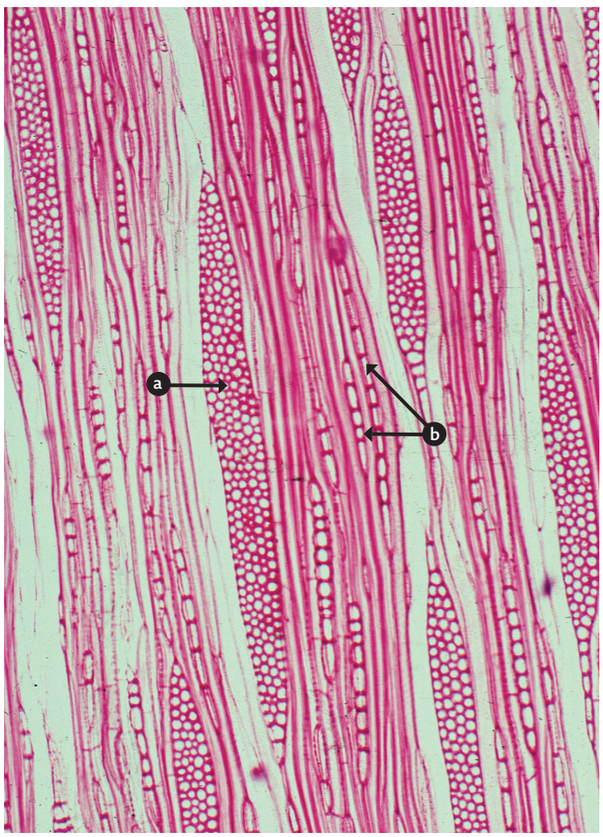


FIGURA 87
Parênquima lenhoso unisseriado (a) e plurisseriado (b) em corte tangencial de *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae). *N.b.*: comparar com *Figura 85*. [Curtis *et al.* (2002).]

(= casca seca) o complexo de tecidos exteriores à felogene ativa. O ritidoma é essencialmente constituído por camadas de felema, com algum floema secundário morto, mais as delgadas camadas celulares correspondentes à feloderme mais a felogene ativa. O **entrecasco** (= casca interna) engloba os tecidos vivos contidos entre o câmbio e a felogene ativa, *i.e.*, a felogene + feloderme + floema secundário (Figura 88-A,C). O termo **casca** é aplicado ao conjunto dos tecidos exteriores ao câmbio (entrecasco + ritidoma) (Figura 88-A,C). Algumas espécies produzem bandas de células de paredes delgadas para facilitar a rutura do ritidoma e a sua acomodação ao aumento do diâmetro do caule. Assim se explica que, em certas espécies, a casca se destaque, por exemplo, em fitas horizontais (*e.g.*, bidoeiro [*Betula alba*, Betulaceae]), em fitas verticais (*e.g.*, eucalipto) ou em placas (plátano [*Platanus orientalis*, Platanaceae]). Tradicionalmente, golpeia-se o ritidoma da cerejeira para aliviar a pressão sobre o câmbio e acelerar o aumento de diâmetro do tronco.

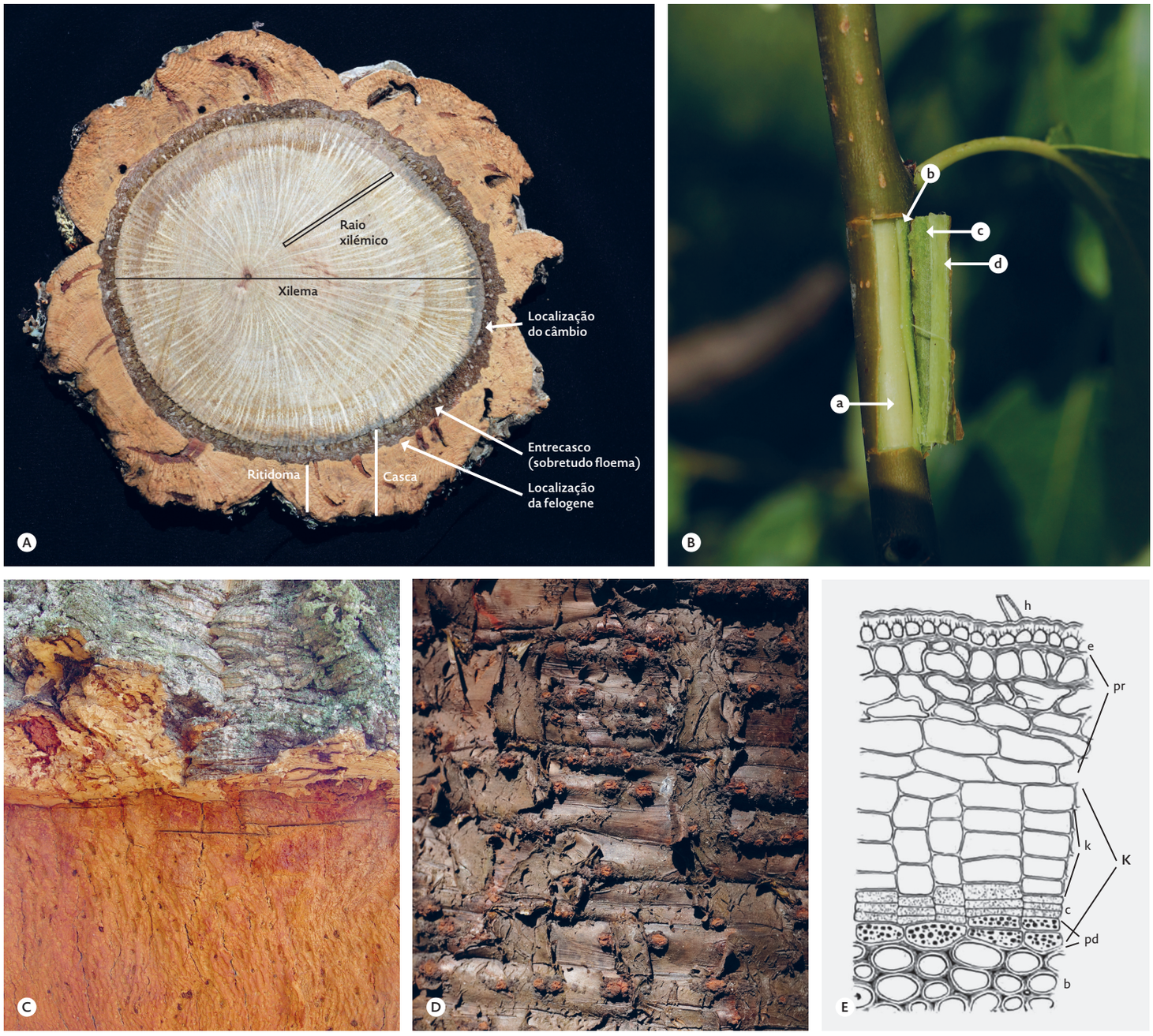


FIGURA 88
Casca, ritidoma e entrecasco. A) Corte transversal de um caule de sobreiro. N.b.: o aumento de diâmetro do caule em consequência do funcionamento do câmbio fratura o ritidoma; no sobreiro, a felogene é ativa vários anos, o que nem sempre acontece noutras espécies. **B)** Caule de pereira: a – lenho; b – entrecasco (tecidos vivos entre o câmbio e a felogene); c – ritidoma destacado pela felogene (tecidos maioritariamente mortos); d – casca (tecidos exteriores ao câmbio). Fotografia realizada no final da primavera, com o câmbio e a felogene em plena atividade. **C)** Sobreiro recentemente descortiçado; *n.b.*: a arranca da cortiça (ritidoma) faz-se pela felogene, deixando o entrecasco exposto e o câmbio intacto. **D)** Ritidoma do pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*, Araucariaceae): lentículas visíveis sob a forma de pontuações castanho-ferruginoso. **E)** Diferenciação da periderme num caule com crescimento secundário. Corte transversal de um caule lenhoso de groselheira-vermelha (*Ribes rubrum*, Grossulariaceae): b – floema; c – felogene; epiderme (e) e córtex primário (pr) já mortos, em vias de exfoliação; K – periderme; k – felema; pd – feloderme; h – pelo. [B) Sachs (1874); A a D) fotografias do autor.]

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

A extração de um cilindro casca em redor de todo o tronco, *i.e.*, a **incisão anelar**, suprime a continuidade no floema (Figura 89). Numa fase inicial, morrem as raízes de fome; a parte aérea deixa de ser abastecida de água e nutrientes, e colapsa. As incisões anelares de pequena espessura ao nível da pernada, ou até da árvore, interrompem temporariamente a conexão vascular. São tradicionalmente usadas para estimular a floração, mas debilitam as árvores não sendo, por isso, aconselhadas em ambientes de elevado stresse (*e.g.*, árvores de fruto de sequeiro).

A casca do sobreiro possui uma característica invulgar: acumula um ritidoma invulgarmente espesso que, na altura certa do ano (junho/julho), pode ser extraído pela feloderme sem danificar o câmbio (Figura 88-A, B). Depois da **tira da cortiça**, a árvore gera uma nova feloderme e o crescimento do ritidoma (cortiça) é retomado. Se a lâmina do machado usado na tira da cortiça vai demasiado fundo a cortiça é extraída pelo câmbio e formam-se feridas que comprometem a longevidade e a utilidade económica da árvore.

Espessamento do caule nas monocotiledóneas

O câmbio vascular, como referi mais de uma vez, é exclusivo das 'dicotiledóneas'. Contudo, muitas monocotiledóneas apresentam caules primários de diâmetro assinalável ou têm crescimento secundário. A espessura do caule da maioria das monocotiledóneas sem crescimento secundário deve-se à ação simultânea de um meristema apical e de um **meristema de espessamento primário** (MEP; *primary thickening meristem*) (Rudal 1991) (Figura 90). O MEP localiza-se na proximidade do meristema apical, entre o córtex e a região vascularizada do caule. Na maioria das espécies, pouco se afasta do meristema apical. O MEP consiste numa camada com várias células de espessura de células meristemáticas que produz, para fora, parênquima e, para dentro, feixes vasculares individualizados numa matriz parenquimatosa, como é próprio das monocotiledóneas. Em algumas espécies, forma células com paredes espessadas com suberina. Além do engrossamento primário, o MEP é ainda responsável pelo estabelecimento de ligações



FIGURA 89

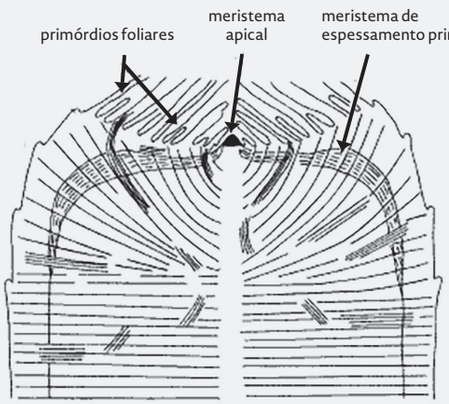


FIGURA 90

FIGURA 89
Incisão anelar a preparar a eliminação de um eucalipto invasor na floresta atlântica brasileira. [Rio Grande do Sul, Brasil; fotografia do autor.]

FIGURA 90
Espessamento primário nas monocotiledóneas. Estrutura do meristema de espessamento primário numa monocotiledónea num corte radial. [Adaptado de DeMason (1983).]

vasculares entre o caule e a raiz, o caule e as folhas e, por vezes, pela formação de raízes adventícias na base dos caules (Rudal 1991).

O crescimento secundário nas monocotiledóneas pode ser **difuso** ou resultar da atividade de um **meristema de espessamento secundário** (MES, *secondary thickening meristem*) (Rudal 2007). O crescimento difuso faz-se pela divisão e diferenciação contínua de células parenquimatosas do tecido fundamental. O assinalável diâmetro atingido pelas palmeiras (Arecaceae) resulta da conjugação de um MEP de grande dimensão com crescimento difuso. O MES, ao contrário do MEP, afasta-se do meristema apical e desce pelo flanco dos caules, tomando uma posição lateral análoga ao câmbio vascular (Figura 91-B). O MES funciona, todavia, de forma distinta do câmbio: diferencia centrifugamente (para fora) parênquima e centriptamente (para dentro) parênquima com feixes vasculares dispersos, radialmente alongados. Praticamente todas as monocotiledóneas com MES pertencem à ordem *Asparagales* (Rudal 2007), na qual se enquadram, entre outros, quatro géneros muito cultivados: *Agave* (Asparagaceae, Agavoideae), *Aloe* (Asphodelaceae)[51], *Cordyline* (Asparagaceae, Lomandroideae) e *Dracaena* (Asparagaceae, Nolinoideae) (Figura 91-A).

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

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

Reparação de feridas. Resposta ao corte

Nas plantas lenhosas, as feridas que não atingem o câmbio são reparadas rapidamente por este mesmo tecido e/ou pela reposição de periderme pela felogene. A primeira etapa da recuperação de feridas mais profundas, que atingem ou ultrapassam o câmbio, compreende o isolamento e a consequente aniquilação das células danificadas, de modo a conter a penetração de microrganismos patogénicos. De acordo com o **modelo CODIT**[52], este processo, conhecido por **compartimentação**, envolve quatro **barreiras de compartimentação** (*compartmentalization walls*) (Merril & Shigo 1979, Shigo 1991; Figura 92):

- Barreira I – a selagem, pela intervenção do parênquima lenhoso axial dos feixes vasculares com tiloses e substâncias polifenólicas, por cima e por baixo da ferida, limita a expansão longitudinal de eventuais infeções (Figura 25);
- Barreira II – anéis (sobretudo de fim de estação) não danificados e interiores à ferida, constituídos por fibras muito lenhificadas, atenuam o avanço radial da infeção em direção ao interior do tronco;
- Barreira III – as células dos raios (parênquima lenhoso radial) contêm lateralmente a ferida com a acumulação de substâncias tóxicas e suberina;



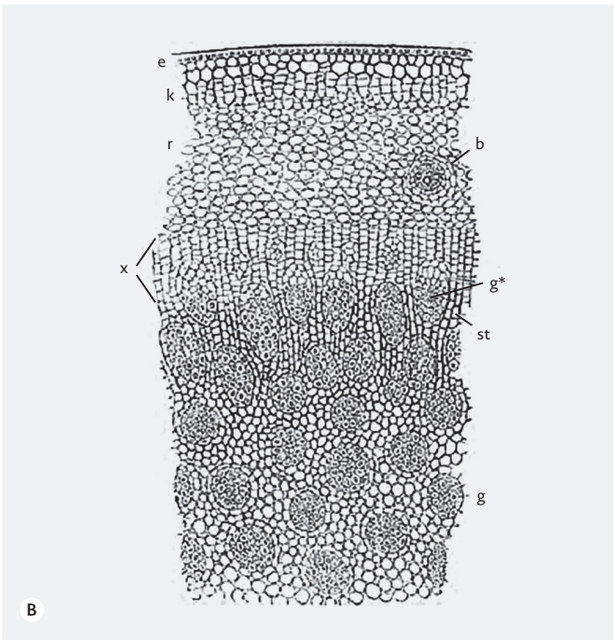


FIGURA 91
Espessamento secundário nas monocotiledóneas.
A) Fiteira (*Cordyline australis*, *Asparagaceae*, Lomandroideae), uma monocotiledónea com crescimento secundário.
B) Corte transversal de um caule de *Dracaena* sp. «dragoeiro» com crescimento secundário recente: b – rastro foliar; e – epiderme; g – feixes vasculares anfivasais primários; k – tecido secundário de proteção; r – córtex; x – meristema de espessamento secundário, no qual se diferenciam já feixes vasculares secundários, (g*) e tecido fundamental secundário (st).
[A) fotografia do autor; B) Sachs (1874).]

- Barreira IV – produção pelo câmbio de parênquima axial suberizado e de elementos traqueais de modo a envolver, por fora, a ferida, isolando-a do exterior; a ferida termina inumada no interior do lenho.

A formação da quarta barreira inicia-se com a diferenciação de um calo na superfície da ferida, a partir de células danificadas do câmbio, de células do parênquima lenhoso ou de xilema imaturo (*vd.* Chano *et al.* 2015). Recordo que as células do parênquima lenhoso, como os outros tipos de parênquima, mantêm capacidade meristemática, mas não se dividem nos caules saudáveis porque estão contidas por elementos traqueais rígidos. Das células do calo localizadas na margem da ferida inicia-se um câmbio e, por fora deste, uma felogene. A cicatrização das feridas avança do bordo para o interior com a formação de lábios mais ou menos espessos de **lenho de ferida** (Figura 228). A parte mais central e exposta do calo de ferida acaba por secar. Algumas espécies, em condições de elevada humidade, conseguem regenerar tecido vascular e ritidoma, simultaneamente, em toda a superfície da ferida (Zhang *et al.* 2011).

A quarta barreira é a mais eficaz, razão pela qual o lenho mais interior de uma árvore pode estar invadido por fungos, mantendo esta uma rigidez estrutural suficiente. Mas nem sempre. Uma árvore com o tronco exteriormente saudável pode estar comprometida por fungos do lenho. Por isso, as árvores em locais públicos devem ser ciclicamente avaliadas com equipamentos adequados para evitar acidentes; *e.g.*, sistemas de ultrassons.

A eficácia da compartimentação varia de espécie para espécie, e depende do vigor e da idade das plantas, da época do ano, da severidade e do tipo das feridas e da virulência dos microrganismos patogénicos que tenham colonizado as feridas. Por exemplo, os *Platanus* (Platanaceae) são muito eficazes a compartimentar; os castanheiros-da-índia não. A reparação das feridas ocorridas durante os períodos de atividade cambial (na primavera-início do verão nas áreas de clima temperado ou mediterrânico) é mais rápida (Pallardy 2007). As feridas de poda em ramos com um ou dois anos são absorvidas com alguma rapidez. As desramações feitas imediatamente acima do colo do ramo saram mais rapidamente do que as desramações rentes; se muito afastadas do colo do ramo há o risco da formação de um cone de dessecação e de um nó solto (Figura 227; «Tipos de ramificação»).

O uso do conceito de cicatrização nas plantas é abusivo porque, ao contrário do ocorrido nos seres animais, as células vegetais danificadas nunca são repostas – são compartimentalizadas. A reparação eficaz de uma ferida num caule com crescimento secundário não evita que os tecidos danificados fiquem retidos no interior do lenho, sendo visíveis, por exemplo, através do corte com uma motosserra. As feridas podem ser facilmente datadas se a árvore produzir anéis de crescimento, uma técnica utilizada para determinar os ciclos de recorrência do fogo em ecossistemas naturais. A anatomia da reparação de feridas e a da enxertia têm muito em comum, como se pode constatar no ponto «Afinidade e compatibilidade em enxertia».

MORFOLOGIA EXTERNA DO CAULE

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

FIGURA 92
CODIT ***Compartmentalisation of Decay in Trees.*** Barreiras II a IV. [USDA Forest Service – Northeastern Area, USDA Forest Service, Bugwood.org.]

FIGURA 93
Espique em corte transversal. No espique são visíveis a olho nu feixes vasculares discretos reforçados com fibras (feixes fibrovasculares), imersos numa matriz de parênquima. [Cortesia de Nathan Brantley.]

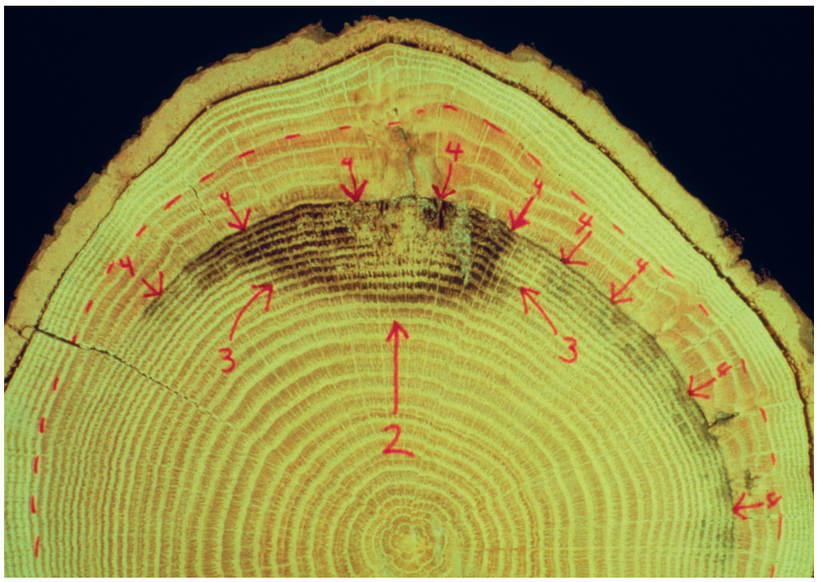


FIGURA 92



FIGURA 93

Situação e consistência do caule

Quanto à situação, os caules podem ser:

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

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

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

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

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

Superfície do caule lenhoso

A superfície dos caules lenhosos é variável (Figura 94). A periderme pode ser castanha, cinzenta (*e.g.*, lódão-bastardo [*Celtis australis*, Cannabaceae]), creme ou mesmo branca (*e.g.*, bidoeiro [*Betula*, Betulaceae]). A periderme pode ainda ser brilhante (*e.g.*, pinheiro-negro [*Pinus nigra*, Pinaceae]) ou baça (carvalho-alvarinho [*Quercus robur*, Fagaceae]), espessa (*e.g.*, sobreiro) ou delgada (*e.g.*, roseiras [*Rosa*, Rosaceae]), mole (*e.g.*, sequoia [*Sequoia sempervirens*, Cupressaceae]) ou dura (condição mais frequente), lisa (*e.g.*, *Celtis australis*), sulcada (*e.g.*, *Quercus*) ou destacar-se em placas (*e.g.*, inúmeras *Commiphora* africanas [Burseraceae]), em fitas verticais (*e.g.*, eucaliptos) ou em fitas horizontais (*e.g.*, cerejeira). Depois de extraída a cortiça no sobreiro, a periderme é inicialmente



FIGURA 94
Superfície de caules lenhosos.
A) Ritidoma de *Betula celtiberica* (Betulaceae).
B) Casca destacável por placas em *Commiphora angolensis* (Burseraceae); *n.b.*: tronco verde.
[A) montanhas do Norte de Portugal; B) Kwanza Sul, Angola; fotografias do autor.]



FIGURA 95
Metamorfoses do caule. A) Escapos em *Leontodon taraxacoides* (Asteraceae). **B)** Paquicaulia em *Cyphostemma uter* (Vitaceae). **C)** Cormos na base de colmos de *Arrhenatherum bulbosum* subsp. *baeticum* (Poaceae). **D)** Tubérculo aéreo do nabo (*Brassica rapa*, Brassicaceae). **E)** Tubérculo aéreo de *Dioscorea bulbosa* (Dioscoreaceae). **F)** Arranca de «toiças» (lenhotubérculo) de *Erica australis* (Ericaceae) após fogo. **G)** Lenhotubérculo de eucalipto. **H)** Lenhotubérculo de *Adenia digitata* (Passifloraceae). **I)** Filocládio de *Ruscus aculeatus* (Asparagaceae). **J)** Filocládios de *Opuntia ficus-barbarica* (Cactaceae). [B) Namibe, Angola, cortesia de J. C. Costa; E) Angola, cortesia de António Martins; F) Portugal, cortesia de Ana Carvalho; H) Zimbabué, cortesia de Bart Wursten (Hyde *et al.* 2019); A, C, D, I, J) Portugal, fotografias do autor.]

rosa, tomando, pouco depois, uma cor vermelho-ocre e, mais tarde, castanha (Figura 88). No choupo-negro (*Populus nigra*, Salicaceae) e na aveleira, entre outras espécies, formam-se complexos de rebentos epicórmicos no tronco, algo que não acontece nos choupos-híbridos (*e.g.*, *P. x canadensis*) («Ramos epicórmicos»).

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

Tipos de caule (metamorfoses)

O caule é evolutivamente mais versátil do que a raiz, havendo, por isso, um grande número de tipos caulinares descritos na bibliografia. Os tipos resumidos no Quadro 13 (Figuras 95, 96 e 97) evoluíram recorrentemente em diferentes ecossistemas e em diferentes linhagens de plantas, *i.e.*, frequentemente não são homólogos.

Clarificação de conceitos

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

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

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

Multiplicação de alguns tipos caulinares

As estações sucedem-se e as partes velhas dos rizomas e estolhos perenes vão morrendo. A sua multiplicação/renovação faz-se pelo prolongamento das estruturas preexistentes pela intervenção da gema apical (alongamento monopodial) ou por gemas laterais (alongamento simpodial) (Figura 96). Os **estolhos** e os **rizomas simpodiais** são mais frequentes do que os **estolhos** e os **rizomas monopodiais**, sobretudo nas monocotiledóneas (Figura 96). Nas plantas obtidas por semente, os rizomas geralmente diferenciam-se no primeiro, na região do epicótilo (Pausas *et al.* 2017).

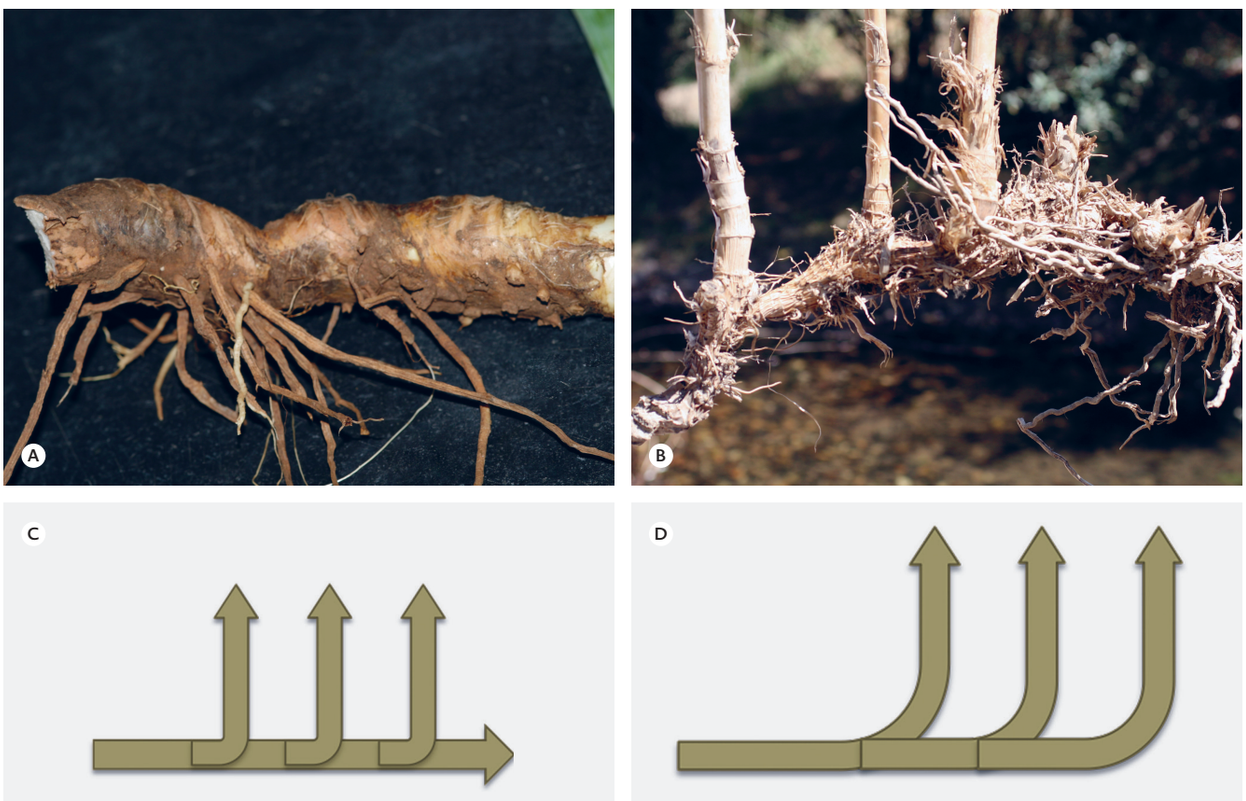


FIGURA 96
Rizomas herbáceos monopodial A) em *Iris germanica* (Iridaceae) e **simpodial B)** na *Arundo donax* (Poaceae). Representação esquemática do rizoma monopodial **(C)** e simpodial **(D)**. [Fotografias e figuras do autor.]

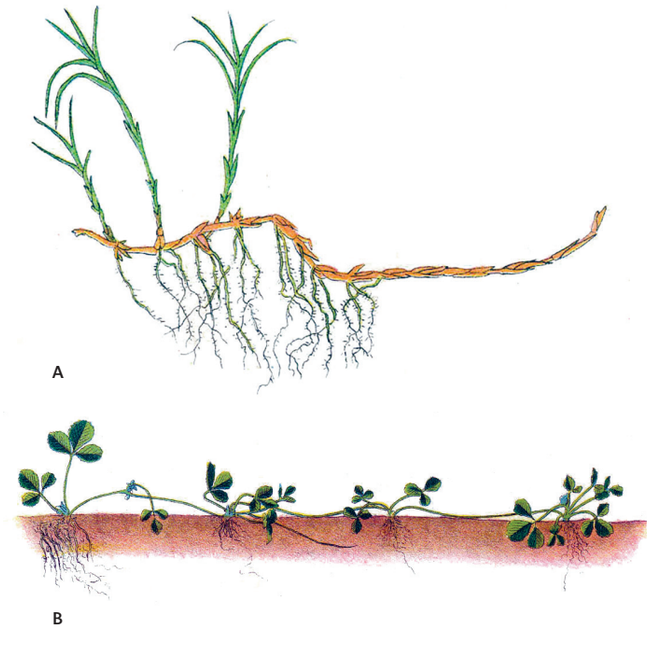




FIGURA 97



FIGURA 98

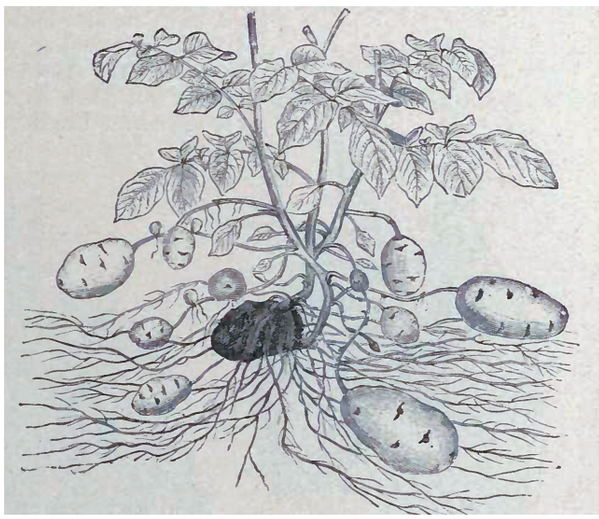


FIGURA 99

FIGURA 97
Rizoma e tubérculo. **A)** Rizoma de grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae). **B)** Estolhos de morangueiro-bravo (*Fragaria vesca*, Rosaceae). **C)** Estolhos de *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae), uma temível invasora de sistemas dunares. [A) e B) Coutinho (1898); C) fotografia do autor.]

FIGURA 98
Multiplicação do cormo. Diferenciação simpodial (a partir de gemas laterais) de cormos-filho em *Crocus vallicola* (Iridaceae). [Cortesia de Ian Young.]

FIGURA 99
Diferenciação de tubérculos na batateira. *N.b.*: a batata-semente deu origem a vários caules dos quais irradiam rizomas com tubérculos em formação na extremidade distal. [Figura clássica de Fitting *et al.* (1921).]

Desde que não dormentes, os cormos, a maioria dos tubérculos e os bolbos extinguem-se anualmente. Alguns rizomas e estolhos têm também este carácter anual; *e.g.*, estolhos de morangos-selvagens (*Fragaria vesca*, Rosaceae) e rizomas de certas orquídeas.

Os cormos e alguns bolbos renovam-se pela produção de um ou mais cormos-filho ou bolbos-filho, de forma monopodial ou simpodial (modo mais frequente) (Figura 98). A multiplicação dos bolbos é mais complexa nas espécies bienais («Bolbos e bolbilhos»).

Os tubérculos são, por regra, diferenciados anualmente *ad novo* a partir de semente, de rizomas ou de caules aéreos, consoante as espécies. Os tubérculos da batateira formam-se na extremidade de rizomas inseridos na parte subterrânea dos caules emitidos pela **batata-semente** (tubérculo usado na propagação da batateira) (Figura 99).

O xilopódio e o lenhotubérculo devem a sua persistência à acumulação de reservas energéticas e à produção de extensos complexos epicórmicos com uma profusão de gomos epicórmicos («Ramos epicórmicos»). Adiante, ver-se-á que rizomas, estolhos, bolbos, cormos e tubérculos são instrumentais na biologia da reprodução de plantas cultivadas e não cultivadas («Multiplicação vegetativa»). A diferenciação e alongamento dos troncos, turiões e outros tipos de caules lenhosos são extensamente discutidos no capítulo dedicado ao «Crescimento e Arquitetura da canópia».

Espinhos

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

providas de feixes vasculares, resultantes da modificação total ou parcial de ramos, folhas, estípulas ou gomos. Não confundir espinhos com acúleos, que são estruturas ponteagudas não vascularizadas («Emergências. Indumento»).

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

Tronco e espique

As **árvores** são plantas lenhosas com um tronco bem diferenciado com ramificações a alturas variáveis do solo (Font Quer 1985, Niklas 2016). A parte ramificada e revestida de folhas das árvores constitui a **canópia**. A canópia das árvores tem *per se* a fisionomia de um arbusto – a árvore é como que um arbusto «pedunculado», com tronco.

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

A fisionomia arbórea e o tronco comportam, porém, custos elevados de construção e manutenção. Os tecidos vivos que constituem o tronco, ainda que reduzidos a uma película sob a casca e a finas camadas de parênquima lenhoso, consomem recursos sem realizar fotossíntese. O caule é protegido por uma espessa camada de tecidos impermeáveis (ritidoma) e o peso da canópia é suportado por uma vasta massa de tecidos de resistência (xilema), caros do ponto de vista energético (Petit & Hampe 2006). E quanto mais alta uma árvore, mais ineficiente a extração de água do solo e o seu transporte até às folhas (Midgley 2003). O facto da altura estabilizar nas árvores adultas sugere que a história evolutiva das árvores converge num equilíbrio entre os custos e os benefícios da altura (King 1999).

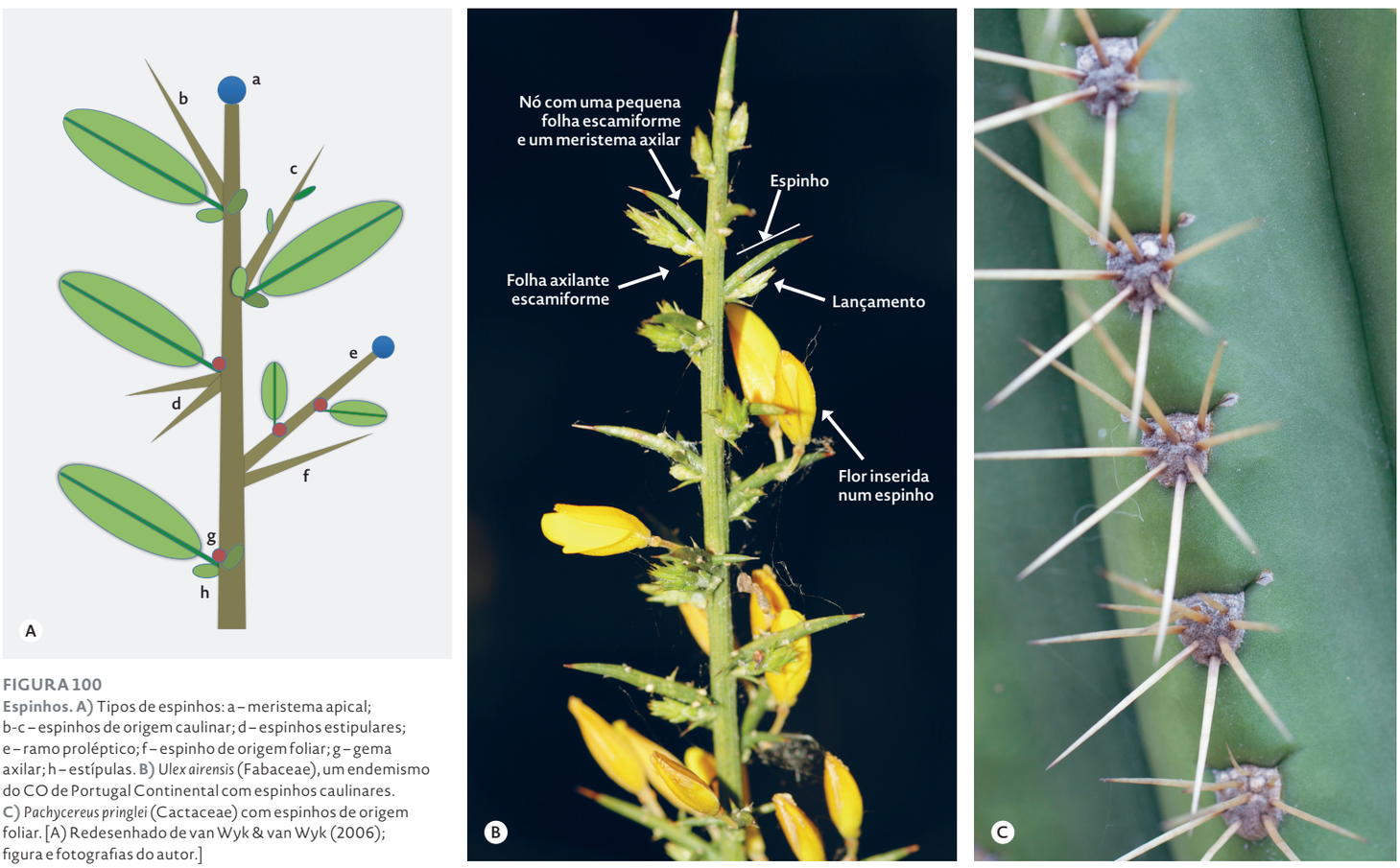


FIGURA 100
Espinhos. A) Tipos de espinhos: a – meristema apical; b-c – espinhos de origem caulinar; d – espinhos estipulares; e – ramo proléptico; f – espinho de origem foliar; g – gema axilar; h – estípulas. **B)** *Ulex airensis* (Fabaceae), um endemismo do CO de Portugal Continental com espinhos caulinares. **C)** *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) com espinhos de origem foliar. [A) Redesenhado de van Wyk & van Wyk (2006); figura e fotografias do autor.]

As primeiras árvores surgidas no Devónico espoletaram uma corrida às armas evolutivas (*vd.* volume II), consequentemente, desde uma etapa muito precoce da evolução das plantas terrestres, em condições ambientais propícias, a vegetação natural potencial é dominada por árvores (Stein *et al.* 2019). Atualmente, os ecossistemas de plantas com tronco cobrem cerca de ⅓ da terra emersa (Köhl *et al.* 2015). E existem *ca.* $3{,}04 \times 10^{12}$ árvores, *ca.* de 46% no número de árvores que ocorreram no período de mais densa arborização no Holocénico, antes da perturbação antrópica se tornar preponderante no funcionamento dos sistemas ecológicos do planeta (Crowther *et al.* 2015).

Referi no ponto «Espessamento do caule nas monocotiledóneas» que o caule das monocotiledóneas lenhosas é percorrido por uma densa rede de feixes vasculares que, em corte transversal, se assemelha a um grosso cabo telefónico (Figura 93). A estrutura da vasculatura das monocotiledóneas tem, obviamente, vantagens e desvantagens. A ausência de câmbio vascular dificulta e limita a ramificação da canópia, e a ocupação do

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

Tipo	Descrição	Exemplos
Caule suculento (*succulent stem*)	Caule volumoso, rico em água, de diâmetro variável consoante a disponibilidade de água no solo; folhas muitas vezes ausentes ou reduzidas a espinhos.	Catos (Cactaceae) e muitas Euphorbiaceae africanas e macaronésicas de climas semiáridos a semi-desérticos.
Caule volúvel (*voluble stem*)	Caule que se acomoda à superfície por onde progride ou que se enrola em torno de um tutor. Consoante as espécies, os caules volúveis enrolam-se para a direita – **caules dextrorsos** –, como para a esquerda – **caules sinistrorsos** (condição mais rara).	*Aristolochia* spp. (Aristolochiaceae), *Ipomoea* sp.pl. (Convolvulaceae) e jasmineiros (*Jasminum*, Oleaceae). Os caules volúveis são dextrorsos nos feijoeiros e sinistrorsos no lúpulo, por exemplo.
Colmo (*culm*)	Caule geralmente herbáceo e flexível, de nós bem marcados, frequentemente oco (fistuloso), revestido pelas bainhas das folhas.	Característico da família das Poaceae.
Cormo * (= bolbo sólido, tuberibolbo, *corm*)	Resulta do engrossamento, na vertical, de um segmento de caule com um ou mais entrenós, revestido por uma ou mais folhas de proteção (catafilos) e com raízes adventícias na base. Os cormos muito pequenos caem no conceito de **bolbilho** («Bolbos e bolbilhos»); os **pseudobolbos** de muitas orquídeas tropicais são cormos revestidos por bainhas de folhas prolongadas num limbo.	*Poa bulbosa* (*Poaceae*), açafrão (*Crocus sativus*, Iridaceae), gladíolos (*Gladiolus*, Iridaceae), frésias (*Freesia*, Iridaceae), gloxínia (*Sinningia speciosa*, Gesneriaceae) e begónias-tuberosas (*Begonia* sp.pl., Begoniaceae) e muitas orquídeas tropicais (Figura 95-C).
Escapo (*scape*)	Caule mais ou menos longo, geralmente sem folhas (áfilo), por vezes, com bractéolas, que termina numa flor ou numa inflorescência, provido ou não de uma roseta de folhas na base, as quais, como ele, frequentemente originadas num bolbo, num rizoma ou em raízes tuberosas.	Margaridas (*Bellis*, Asteraceae) e jacintos (*Hyacinthus*, Hyacinthaceae) (Figura 95-A).
Espinho caulinar	Caule pontiagudo, rijo e difícil de destacar.	Comum nas Rosaceae (Figura 100).
Espique	Caule não ramificado, revestido por restos do pecíolo das folhas, geralmente cilíndrico e esguio, culminado por uma roseta de grandes folhas, com feixes líbero-lenhosos fechados em grande número, dispostos irregularmente.	Característico das palmeiras (Arecaceae).
Estolho (*stolon*)	Caule aéreo, prostrado e com raízes adventícias caulógenas emitidas nos nós.	Morangueiro (Rosaceae) e grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae) (Figura 97-B).
Filocládio (= cladódio) (*phylloclade*)	Caule achatado, mais ou menos laminar, por vezes, suculento (*e.g.*, *Opuntia*), que desempenha a função clorofilina, no qual, por vezes, se inserem ramos, folhas reduzidas ou flores.	Gilbardeira (*Ruscus aculeatus*, Asparagaceae, Nolinoideae) e de *Opuntia* (Cactaceae) (Figura 95-I,J).
Gavinha caulinar (*tendril*)	Extremidade delgada de um caule flexível, ramificada ou não, desprovida de nomofilos, adaptada a envolver ramos ou outros tipos de suportes.	Videira-europeia e maracujazeiros (*Passiflora*, Passifloraceae).
Lenhotubérculo	Caule lenhoso espesso, geralmente tortuoso, diferenciado na região do colo (transição caule-raiz), com abundantes reservas amiláceas e gemas dormentes. Característico de certas espécies lenhosas sujeitas a fogos recorrentes.	Os lenhotubérculos das urzes (*Erica*, Ericaceae) são apreciados pelo seu elevado poder calorífico e pelo lenho tortuoso e duro (como matéria-prima para a fabricação de cachimbos) (Figura 95-F,G,H).
Prato ou disco dos bolbos	Caule curto e de entrenós muito curtos, geralmente subterrâneo ou localizado à superfície do solo, de crescimento vertical e com um grande número de raízes adventícias na base, no qual se inserem uma ou mais folhas carnudas de reserva e, nos bolbos entunicados, revestido por uma túnica externa constituída por uma ou mais folhas membranosas de proteção (catafilos). O conjunto prato do bolbo + folhas recebe o nome de **bolbo** («Bolbos e bolbilhos»).	Todas as aliáceas mediterrânicas; *e.g.*, cebola (Figuras 141 e 142).
Rizoma	Caule subterrâneo, vertical, horizontal ou oblíquo, ramificado ou não, com abundantes raízes adventícias caulógenas, geralmente inseridas nos nós, revestido de folhas escamiformes (catafilos) que axilam gemas ou os caules aéreos gerados por essas gemas. Os rizomas podem ser **herbáceos** ou **lenhosos** (com crescimento secundário). Os **rizomas tuberosos** são engrossados e têm uma função de reserva (Figura 96-A).	Rizoma herbáceo vertical em *Elytrigia juncea* (Poaceae), horizontal no estorno (*Ammophila arenaria*, Poaceae) ou oblíquo nos crisântemos (*Chrysanthemum*, Asteraceae). Rizoma herbáceo tuberoso nos lírios (*Iris*, Iridaceae) e no gengibre (*Zingiber officinale*, Zingiberaceae). Produzem rizomas lenhosos o *Quercus lusitanica* e o *Q. coccifera*.
Sarmento	Caule lenhoso, muito longo, delgado e flexível, que, apoiado em outras plantas, se pode elevar. Os sarmentos jovens, não atempados (*i.e.*, de cor ainda verde), recebem o nome de **pâmpanos**.	Videira-europeia.
Tronco (*trunk*)	Caule lenhoso desprovido de ramos na base, geralmente cónico e engrossando com a idade.	Maioria das gimnospérmicas e angiospérmicas de hábito arbóreo.
Tronco paquicaule (*pachycaul trunk*)	As plantas paquicaules exibem caules lenhosos, suculentos, pouco ramificados, desmesuradamente espessos para a sua altura. As árvores paquicaules são conhecidas por **árvores-garrafa** (*bottle-trees*).	Frequentes nos desertos arábicos, africanos e australianos; *e.g.* várias *Cyphostemma* (Vitaceae) e *Pachypodium* (Apocynaceae) do deserto do Namibe (Angola) (Figura 95-H).
Tubérculo (*stem tuber*)**	Caule engrossado, com abundantes reservas, folhas reduzidas a pequenas escamas com uma gema axilar e sem raízes adventícias. Geralmente, formam-se na extremidade de caules aéreos ou de rizomas; em condições apropriadas, as gemas axilares dão origem a novos caules. Os tubérculos podem ser **subterrâneos** ou **aéreos**.	A batateira tem tubérculos subterrâneos e o inhame-de-são-tomé (*Dioscorea alata*, Dioscoreaceae) tubérculos aéreos (Figura 95-E). Muitas cultivares de nabo e de rábano produzem tubérculos aéreos; a tuberização da raiz nestas plantas é limitada (Figura 95-D).
Turião	Rebentos, frequentemente vigorosos, de origem subterrânea ou aérea, com folhas (por vezes rudimentares) e sem flores, emitidos na estação de crescimento por plantas vivazes ou perenes. Em *Rubus* e *Rosa*, as flores formam-se nos ramos do ano laçados pelos turiões nascidos no ano anterior.	Os turiões dos espargos têm origem aérea ou subterrânea, e os turiões das roseiras (*Rosa*, Rosaceae) e das silvas (*Rubus*, Rosaceae) subterrânea.
Xilopódio	Estrutura lenhosa e subterrânea com origem hipocotilar, envolvendo, por vezes, tecidos da parte superior da raiz, com gemas de renovo concentradas na parte distal.	Numerosas plantas das savanas africanas, sul-americanas e australianas.

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

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

espaço aéreo. Nas monocotiledóneas, em particular nas lenhosas, os primeiros nós das ramificações laterais são curtos e de diâmetro progressivamente maior. Este facto cria uma zona de fragilidade mecânica na inserção das ramificações, aproveitadas por algumas espécies para se propagarem vegetativamente; *e.g.*, dragoeiro (*Dracaena draco*, Asparagaceae, Nolinoideae) (Figura 260-C). Em contrapartida, algumas monocotiledóneas lenhosas, e em particular as palmeiras, têm um tronco mais flexível do que o tronco das árvores 'dicotiledóneas', que suporta sem quebrar ventos ciclónicos, uma adaptação útil nas regiões tropicais sujeitas a furacões e outras tempestades. Nas palmeiras, a adaptação a ventos fortes continua nas folhas: as folhas são muito flexíveis e plicam como um leque, reduzindo o efeito de tração do vento e os riscos de rotura e quebra do espique.

Caules subterrâneos

Os caules subterrâneos (*inc.* prato do bolbo), assim como as raízes com capacidade de emitir pôlas ou rebentos (Quadro 54), são frequentes em climas sazonais, com uma estação seca e/ou fria pronunciadas, porque asseguram a persistência das plantas nos períodos desfavoráveis do ano. Nestas condições, é vantajoso deter reservas de fácil mobilização, ocultas num ambiente estável e protegido (solo ou água), prontas para alimentar o crescimento e a reprodução no começo da estação favorável, antes de eventuais competidores. Por exemplo, numerosas espécies com cormos ou bolbos – **plantas bulbosas** – holárticas e capenses[53] das famílias Amaryllidaceae, Liliaceae, Iridaceae, Alliaceae e Hyacinthaceae produzem folhas e/ou flores no cedo, no final do inverno-início da primavera, antes do abrolhamento das folhas dos bosques caducifólios, ou do encanamento das gramíneas nos prados naturais e seminaturais. O aumento do poder competitivo das gramíneas pratenses, através da aplicação de fertilizantes azotados ou da redução do pastoreio no início da estação de crescimento, pode conduzir à exclusão competitiva das plantas bulbosas nos prados de feno (lameiros) (Aguiar & Henriques 2019).

Os rizomas herbáceos, e também os estolhos e os caules flexuosos de fácil enraizamento (*inc.* sarmentos e turiões), ocorrem com abundância em habitats ciclicamente perturbados que promovam a sua fragmentação (e quebra da dominância apical), transporte e enterramento; *e.g.*, margens de cursos de água e sistemas dunares («Multiplicação vegetativa»). O impacto económico da grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae) na vinha ou da junça (*Cyperus longus*, Cyperaceae) em horticultura, duas espécies com habitat primário nas margens de cursos de água, agravou-se com o uso de máquinas de mobilização do solo que fragmentam e dispersam os seus rizomas ou estolhos; *e.g.*, fresa e rototerra. Os rizomas verticais da gramínea europeia *Elytrigia juncea* são uma adaptação à mobilidade das areias das dunas embrionárias.

Os rizomas herbáceos e os estolhos desempenham um importante papel na colonização de novos espaços. A conexão e o usufruto de fotoassimilados, ainda que temporário, da planta-mãe permitem a colonização de **microssítios** (**micro-habitats**) dominados por plantas muito competitivas, a rápida disseminação horizontal, ou a fuga de microssítios de elevado stresse ambiental e a descoberta de outros mais favoráveis (Sutherland & Stillman 1988). As gramíneas rizomatosas são particularmente eficientes nesta estratégia.

Adaptações à perturbação pela herbivoria e pelo fogo a nível caulinar

Após um evento de perturbação pela herbivoria, enterramento, seca, corte ou fogo, a regeneração da canópia faz-se através da reativação das gemas sobreviventes ou por semente. Nas plantas perenes, quanto maior a intensidade de uma perturbação, mais protegidas no solo (ou na água), ou, eventualmente, por debaixo da casca (nas plantas lenhosas) estarão as gemas sobreviventes.

Pressões intensas de pastoreio por grandes herbívoros selecionam positivamente plantas com gemas de renovo ou sementes que escapem ao dente do herbívoro. Por isso, nas comunidades pratenses são frequentes plantas escaposas arrosetadas (com escapo e roseta de folhas), por vezes, equipadas com rizoma herbáceo ou que produzem rebentos de raiz. O rizoma herbáceo e o estolho são metamorfoses caulinares comuns em comunidades pratenses. Pela mesma razão, algumas das espécies com idênticas adaptações são semeadas ou invadem facilmente relvados artificiais sujeitos a corte mecânico cíclico; *e.g.*, *Poa pratensis* (Poaceae) e *Plantago* spp. (Plantaginaceae). No ponto «Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas», mostro que o colmo é uma das causas do sucesso da adaptação das gramíneas à herbivoria.

No que à perturbação pelo fogo diz respeito, a capacidade de regenerar a canópia em fogos de baixa intensidade – que praticamente não consomem caules – não envolve adaptações particulares nas plantas perenes. Pelo contrário, a sobrevivência das plantas perenes em ecossistemas sujeitos a fogos cíclicos e intensos – *e.g.*, matagais e bosques mediterrânicos, e savanas tropicais – depende de um adequado isolamento das gemas (e respetivos meristemas) do calor libertado pelo fogo.

O eucalipto (*E. globulus*) e o sobreiro, e outras espécies de ecossistemas adaptadas a regimes de fogo recorrente, são capazes de reconstruir a canópia após fogos intensos a partir de gemas epicórmicas protegidas sob a casca, sediadas no tronco ou na canópia («Ramos epicórmicos»; Figura 101) (Pausas 2017). Muitas outras espécies arbóreas e arbustivas respondem a um fogo de copa com um intenso rebentamento epicórmico de toiça, *i.e.*, com a emissão de poulas de toiça; *e.g.*, oliveira e o seu ancestral selvagem, o zambujeiro (*Olea europea* var. *sylvestris*, Oleaceae). A rebentação epicórmica é rara

nas gimnospérmicas, a sua regeneração pós-fogo faz-se por semente; *e.g.*, pinheiro-bravo. Uma solução evolutiva alternativa para perturbações cíclicas e intensas pelo fogo passa por soterrar os meristemas no interior ou à superfície do solo (o solo transmite mal o calor) (Pausas *et al.* 2018). As estruturas com gemas soterradas no solo, consoante os casos, têm origem radicular ou caulinar, e são constituídas por tecidos lenhosos, semilenhosos ou carnudos. O lenhotubérculo, o xilopódio, os rizomas lenhosos e herbáceos, os bolbos, os cormos, as raízes tuberosas e os tubérculos são metamorfoses caulinares frequentes nas paisagens de fogo (Pausas *et al.* 2018).

Caules suculentos

Ecólogos aplicam o conceito de suculência com grande rigor. Para Eggli & Nyffeler (2009), as plantas suculentas armazenam em tecidos vivos da raiz, caule e/ou folha água suficiente de modo a se manterem, temporariamente, independentes de fontes externas de água, e com alguma atividade fisiológica. Os tecidos aquosos não desempenham um papel significativo na economia da água quando as plantas não dispõem de mecanismos fisiológicos para mobilizar a água armazenada, ou quando os tecidos de reserva não são acompanhados por adaptações para reduzir perdas por transpiração (*e.g.*, cutícula espessa e hipoderme), como acontece em muitas plantas halófilas. Assim, as folhas de *Atriplex* (Amaranthaceae) seriam carnudas e as de *Sedum* (Crassulaceae) suculentas; tanto os caules verdes dos catos (*inc.* espécies com filocládios) e eufórbias como os caules não fotossintéticos das sardinheiras (*Pelargonium* spp., Geraniaceae) e das grandes árvores paquicaules do deserto do Namibe têm caules suculentos; as raízes tuberosas, os tubérculos ou bolbos são igualmente um tipo de suculência («Situação e consistência do caule»).

A **suculência** é uma estratégia de adaptação à secura. A água armazenada é usada para manter hidratadas e funcionais as células do clorênquima na estação seca; nas plantas anuais, prolonga o ciclo de vida pela estação desfavorável adentro, coincidindo a depleção da água com a senescência e a dispersão das sementes, como se vê na Europa no comum *Sedum arenarium* (Crassulaceae) (Ogburn & Edwards 2015).

A espessura das folhas e caules carnudos reduz a razão superfície/volume e, por essa via, evita que aqueçam excessivamente, e reduz as perdas de água por evaporação. Esta relação é maximizada nas formas cilíndrica ou esférica. Os espaços intercelulares são mínimos (*e.g.*, o parênquima lacunoso, por regra, não existe nas folhas suculentas), consequentemente, a superfície evaporativa interna é minimizada assim como as perdas de água pelos estomas (Males 2017). Em certas aizoáceas, as camadas celulares superficiais das folhas e caules carnudos são translúcidas e especializadas na concentração da luz em camadas celulares fotossintéticas mais profundas (Gibson 1996).

As plantas suculentas são eficientes a usar água[54] em ambientas áridos a semiáridos, para mais que muitas delas partilham um tipo particular de metabolismo fotossintético – o metabolismo ácido das crassuláceas (*crassulacean acid metabolism*-CAM) – que lhes permite fixar CO_2 na forma de ácidos orgânicos durante a noite, com os estomas abertos com taxas evaporativas negligíveis, que depois é cedido à RuBisCo durante o dia, com os estomas fechados (Gibson 1996).

Em contrapartida, as plantas suculentas são menos eficientes a absorver CO_2 (por unidade de volume de folha) com efeitos deletérios na taxa de crescimento. A suculência requer um investimento em tecidos e estruturas, caros do ponto de vista energético, que confiram alguma resistência mecânica à massa plástica de tecidos aquosos que enche os seus órgãos de reserva, e diminuam as perdas de água por evaporação; *e.g.*, cutícula rígida, fibras foliares e epiderme/hipoderme com várias camadas celulares (Males 2017).

As plantas de caules e/ou folhas suculentos são particularmente frequentes em territórios semiáridos a áridos, com uma estação da chuva mais ou menos regular, que lhe permita repor a água perdida na estação seca (Eggli & Nyffeler 2009). A Bacia Mediterrânica e, sobretudo, os desertos do SO de África, por exemplo, têm uma diversa flora de suculentas (Males 2017).

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



FIGURA 101
Rebentação epicórmica em eucalipto no ano seguinte após o grande fogo de 15 de outubro de 2017, em Portugal. [Cortesia de Rosalina Araújo e Armando Brito.]



FIGURA 102
Caule suculento *Euphorbia mendesii* (Euphorbiaceae) no deserto do Namibe. [Fotografia do autor.]

Hábito lianoide

A construção de um caule ereto e rígido para elevar a canópia acima do solo é energeticamente dispendiosa. Nas lianas, essa função é desempenhada por um tutor («Tipos fisionómicos») (Figura 103). As lianas atingem o topo dos tutores investindo muito menos biomassa em caule, sobrando, por isso, mais energia para produzir folhas, flores, frutos e sementes. Por outro lado, a flexibilidade dos caules permite-lhes acompanhar o crescimento e alterações da morfologia dos tutores.

As vantagens de ser liana explicam por que razão o hábito lianoide evoluiu de forma independente em tantos grupos de plantas. As soluções evolutivas seguidas pelas plantas trepadoras para se suspenderem nos seus tutores envolveram metamorfoses da raiz, caule ou folha; *e.g.*, raízes trepadoras («Metamorfoses da raiz»), caules volúveis, gavinhas caulinares, acúleos («Emergências. Indumento»), espinhos («Espinhos»), pecíolos volúveis que se enrolam em torno do tutor como em *Clematis* spp. (Ranunculaceae), e gavinhas folheares («Metamorfoses da folha»). O enrolamento das gavinhas, quer folheares quer caulinares, é forçado por um crescimento mais lento dos tecidos mais próximos do tutor do que os tecidos a ele externos. Nos caules volúveis acontece algo semelhante. As bougainvíleas (*Bougainvillea*, Nyctaginaceae), e outras lianas, suspendem-se emitindo caules por entre os ramos ou anfractuosidades do tutor.



FIGURA 103
Liana. Costela-de-adão (*Monstera deliciosa*, Araceae). [Jardim Botânico de Porto Alegre, Brasil; fotografia do autor.]

5. FOLHA

NATUREZA E FUNÇÕES DA FOLHA

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

A folha é essencialmente um órgão especializado na fotossíntese, transpiração e fotoperceção (Ichihashi & Tsukaya 2015). Estas e outras funções desempenhadas pela folha estão sistematizadas no Quadro 14.

FILOMAS

Microfilos *vs.* megafilos

A folha, num sentido lato, evoluiu, pelo menos, quatro vezes nas plantas vasculares[55], ou talvez mais, sob a forma de microfilo ou de megafilo[56]. Os **microfilos** (*microphyll*) são estruturas folheares irregularmente distribuídas pelo caule, pequenas e em forma de agulha (aciculares), sem lacunas foliares e abastecidas por uma única nervura não ramificada. Crescem de forma difusa, mais intensamente na base, pela ação de meristemas intercalares. São característicos dos licófitos (Figura 105). Os microfilos dos ophioglossófitos, um grupo primitivo de eufilófitos, são secundários: resultam de uma simplificação de megafilos (volume II).

Os **megafilos** (= eufilos ou folhas verdadeiras; *megaphyll*) diferenciam-se em meristemas de posição apical ou axilar, e apresentam uma forma laminar, secundariamente acicular, uma estrutura dorsiventral (as folhas unifaciais e equifaciais são derivadas), um sistema vascular complexo, lacunas foliares e dispõem-se num arranjo previsível (filotaxia) ao longo dos eixos caulinares (Kaplan 2001). Os megafilos são característicos dos Euphyllophyta (= cormófitos), um grupo natural que contém os fetos, as gimnospérmicas e as plantas com flor (Figura 3-A). A evolução dos microfilos e dos megafilos é recuperada no volume II aquando da discussão da teoria telomática de W. Zimmermann. É consensual que os megafilos evoluíram no Devónico a partir de sistemas tridimensionais de caules determinados que desenvolveram entre si uma delgada camada tecidular – os caules estão na génese das nervuras e essa camada tecidular converteu-se no mesofilo foliar.

Tipos de filomas

As estruturas foliares tipo megafilos são genericamente designadas por **filomas** (*phyllome*). Desde o estádio de plântula (planta recentemente germinada) até à senescência sucedem-se e coexistem, em maior ou menor número, no corpo das plantas vários tipos de filomas. No Quadro 15, estão descritos os principais tipos de filomas e as suas características. Seguem-se alguns esclarecimentos adicionais.

QUADRO 14
Funções da folha (diversos autores)

Função	Descrição/comentários
Absorção de água	A água absorvida pelos estomas e hidátodos em folhas humedecidas pelo orvalho ou nevoeiro (precipitação oculta) tem grande relevância em numerosos ecossistemas. O transporte da água absorvida nas folhas até às raízes foi demonstrado em pelo menos 70 espécies de 34 famílias, de ambientes desérticos às florestas tropicais (Goldsmith *et al* 2013).
Absorção de nutrientes	90% da matéria seca das plantas é constituída, em partes quase iguais, por carbono e oxigénio; as folhas capturam do ar o carbono e a maioria do oxigénio. Nos ecossistemas naturais, as folhas desempenham um papel com algum significado na absorção do azoto (sob a forma de amoníaco gasoso e dióxido de azoto) e do fósforo (a partir de poeiras, sobretudo nos ecossistemas tropicais). A adubação foliar é muito usada em agricultura.
Assimilação (fotossíntese)	A produção de fotoassimilados ocorre ao nível das folhas e, em muito menor grau, nos caules jovens.
Captura de presas	Na maioria das plantas carnívoras, as presas são capturadas pelas folhas («Metamorfoses da folha»).
Fotoperceção	Os estímulos ambientais relacionados com a luz (comprimento e qualidade da luz) são percecionados nas folhas.
Interceção de material particulado	As folhas intercetam material particulado que posteriormente é arrastado para o solo na proximidade da planta. Os nutrientes contidos nesse material podem posteriormente ser absorvidos pelo sistema radicular (Edwards *et al*. 2015).
Mimetismo e camuflagem	A folha tem um importante papel em muitos dos casos de mimetismo e camuflagem («Mimetismo e camuflagem»).
Proteção	Os meristemas estão sempre protegidos por esboços foliares (= folhas recém-diferenciadas ainda imaturas), por folhas «modificadas» para o efeito (catafilos) ou pelas estípulas. As folhas defendem os caules da inclemência dos raios solares.
Reprodução	As peças florais são folhas muito modificadas. Raramente, por via assexuada, obtêm-se novas plantas a partir de pequenas gemas diferenciadas na margem das folhas ou de folhas com capacidade de emitir raízes adventícias peciolares; *e.g.*, *Begonia* (Begoniaceae) e alguns *Bryophyllum* (*Crassulaceae*) (Figura 130).
Reserva	As folhas que revestem os bolbos são o exemplo mais conhecido de folhas de reserva; *e.g.*, cebola (*Allium cepa*, Alliaceae).
Síntese de reguladores de crescimento	*E.g.*, síntese de giberelinas que, posteriormente, são exportadas para outras partes da planta.
Suporte	Através de folhas metamorfoseadas em gavinhas («Metamorfoses da folha»).
Transpiração	A perda de água sob a forma de vapor pela cutícula ou pelos estomas é fundamental no arrefecimento das plantas e na génese das forças de sucção responsáveis pela circulação de água e nutrientes no xilema das plantas (**teoria da coesão-tensão**). A turgidez excessiva reduz o crescimento – a transpiração, ao reduzir o teor de água das células, incrementa, dentro de determinados limites, a taxa de crescimento das plantas.

Nas folhas fotossintéticas (nomofilos), a página superior está geralmente especializada na interceção e no processamento bioquímico da luz, e a página inferior otimizada na absorção de CO_2. Geralmente, são um tanto transparentes – alguma da luz incidente atravessa-as e alcança folhas de camadas mais profundas da canópia. As plantas vasculares só secundariamente[57] são **ápilas**, *i.e.*, não têm folhas fotossintéticas ou estas estão reduzidas a bainhas, espinhos ou pequenas escamas (Figura 47).

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

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

QUADRO 15
Tipos de filoma

Tipo	Descrição/comentários
Cotilédones (*cotyledon*)	Filomas embrionários, frequentemente ricos em reservas; interpretáveis como profilos de um caule embrionário.
Folhas primordiais	Filomas de transição, próprios das plântulas recém-germinadas, localizados entre os cotilédones e os nomofilos (**Figura 307-C**).
Nomofilos (*nomophyll*)	Ou **folhas fotossintéticas**. Filomas especializados na função de respiração e assimilação.
Profilos (*prophyll*)	Filoma(s) do primeiro ou do primeiro e segundo nó de um caule lateral (**Figura 104**).
Catafilos (*cataphyll*)	Filomas com função de proteção, geralmente em forma de escama (escamiformes), impregnados de suberina, sem clorofila, rígidos e, geralmente, sem meristemas na sua axila; frequentes a envolver bolbos, cormos, rizomas e gomos.
Hipsofilos (= brácteas, *hypsophyll*)	Filomas, geralmente modificados na cor, forma, dimensão, consistência, situados nas inflorescências («Brácteas e bractéolas»).
Antofilos (*antophyll*)	Filomas profundamente modificados que constituem a flor; *e.g.*, sépalas, pétalas, estames e carpelos.

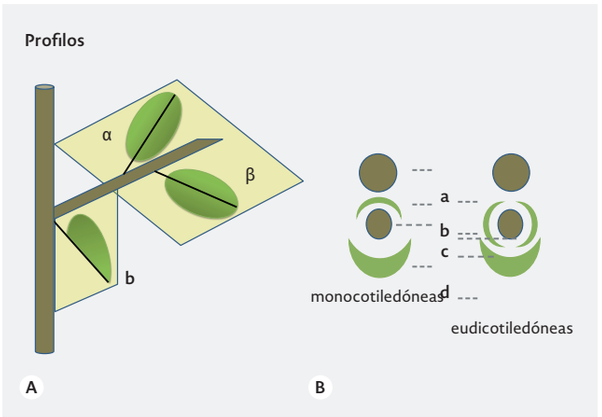




FIGURA 104
Profilo.
A) Profilos numa eudicotiledónea; *n.b.*: profilos inseridos num plano perpendicular ao plano formado pelo eixo primário e pela sua ramificação; os profilos são geralmente designados com as letras α e β.
B) Posição dos profilos nos ramos laterais das mono e eudicotiledóneas (corte transversal). Legenda de A e B: a – eixo primário; b – profilos; c – ramo lateral; d – folha axilante. *N.b.*: a folha axilante insere-se no eixo primário e axila uma ramificação lateral; profilo em posição adaxial nas monocotiledóneas.
C) Profilos num ramo siléptico de cajueiro (*Anacardium occidentale*, Anacardiaceae). [A) redesenhado de Keller (2004); B) original; C) Guiné Bissau, fotografia do autor.]



FIGURA 105
Microfilos em forma de agulha de *Palhinhaea cernua* (Lycopodiaceae, Lycopodiidae). O género *Palhinhaea* é dedicado ao botânico terceirense, Ruy Telles Palhinha (1871-1957). [S. Miguel, Açores; fotografia do autor.]

ANATOMIA DA FOLHA (NOMOFILO)

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

- Tecido dérmico – epiderme;
- Tecido vascular – feixes vasculares;
- Tecido fundamental – situado no mesofilo[58], *i.e.*, na parte da folha entre as duas epidermes.

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

Crescimento e desenvolvimento da folha

As folhas têm origem nas **folhas primordiais** do embrião ou são geradas *ad novo* nos meristemas apicais caulinares. No primeiro caso, são produzidas durante o desenvolvimento embrionário. A maior parte das folhas emerge, porém, sob a forma de pequenas projeções cónicas (**esboços folheares**) segregadas nos flancos dos meristemas apicais caulinares, prosseguindo a diferenciação de caule no ápex do meristema apical (Claßen-Bockhoff 2016).

O crescimento da folha nas angiospérmicas tem um carácter mais difuso quando comparado com a raiz e o caule, ou com as folhas dos restantes grupos de plantas vasculares. Faz-se pela intervenção simultânea ou sequencial de vários tipos de meristemas foliares, salvo raríssimas exceções extintos na folha madura (*vd.* Khan 2002). A diferenciação das folhas nos meristemas apicais tem início em divisões periclinais de um pequeno grupo de células localizadas na camada ou nas camadas mais externas do meristema apical. Sabe-se muito pouco sobre a organogénese da folha. Em *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), a planta modelo dos estudos de genética e desenvolvimento, cedo se diferencia um meristema intercalar no encontro do pecíolo com o limbo (Ichihashi & Hirokazu Tsukaya 2015). Os **meristemas intercalares das folhas** são funcionais durante muito mais tempo nas poáceas do que nas 'dicotiledóneas', tendo, por essa razão, folhas lineares («Desenvolvimento e arquitetura das gramíneas»). A extensão lateral da folha faz-se em grande parte por intermédio dos **meristemas marginais da folha** (*leaf marginal meristems*), com maior expressão nas folhas de limbo largo. Nas folhas pecioladas, o crescimento em largura é cedo suprimido no pecíolo. Geralmente, quase todas as células estão formadas antes da folha se expandir da gema, sendo as células do ápice mais velhas do que as da base.

Epiderme

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

A forma das células epidérmicas folheares é variável. Nas poáceas são alongadas no sentido dos feixes vasculares e, implicitamente, do eixo maior das folhas. Ainda nas poáceas, na página superior, as células epidérmicas «normais» são frequentemente interrompidas por células de grandes dimensões, de paredes delgadas e grande vacúolo – as **células buliformes** (= células motoras, *bulliform cells*) – que desempenham um

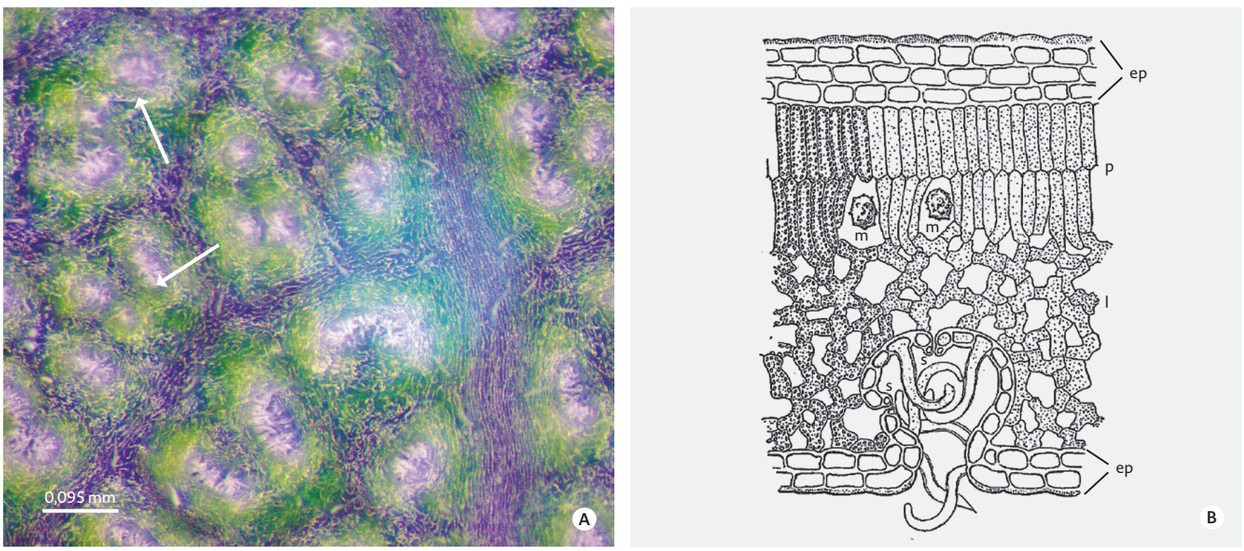


FIGURA 106
Cripta estomática no loendro (*Nerium oleander*, Apocynaceae). **A)** *N.b.*: pelos na entrada da cripta. **B)** Representação esquemática: p – parênquima em paliçada; l – parênquima lacunoso; ep – epiderme multisseriada; s – estomas encerrados numa cripta estomática; m – inclusão de oxalato de cálcio. [A) Fotografia do autor; B) Van Tieghem (1898).]

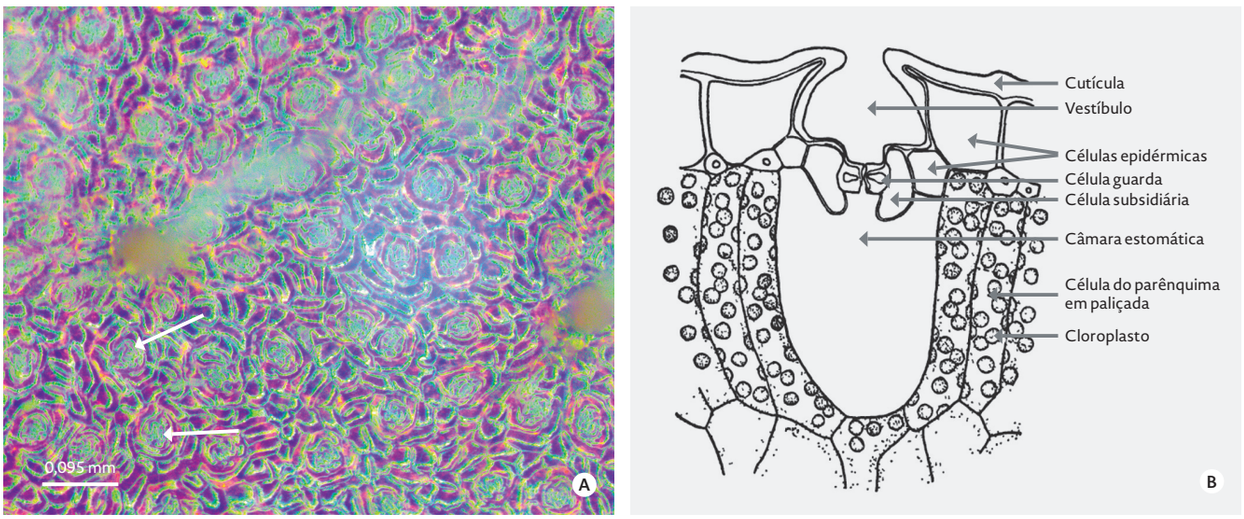


FIGURA 107
Estomas. **A)** Epiderme de um híbrido cultivado de *Begonia* (Begoniaceae); setas indicam localização dos estomas. **B)** Representação esquemática do aparelho estomático em corte transversal. [A) Fotografia do autor; B) adaptação de Holman & Robbins (1939).]

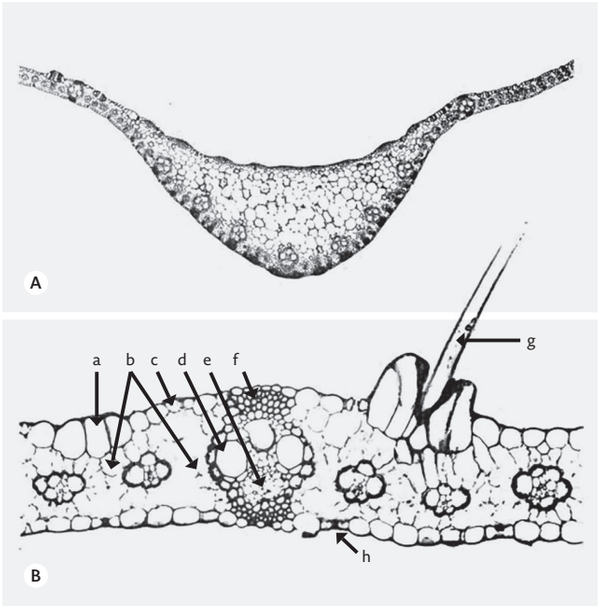


FIGURA 108
Anatomia da folha de uma monocotiledónea (*Zea mays*, *Poaceae*).
A) corte da nervura média.
B) Pormenor da folha: a – células buliformes; b – bainha de Kranz; c – epiderme; d – xilema; e – floema; f – fibras de esclerênquima; g – pelo; h – estoma. [Adaptado de Sass (1951).]

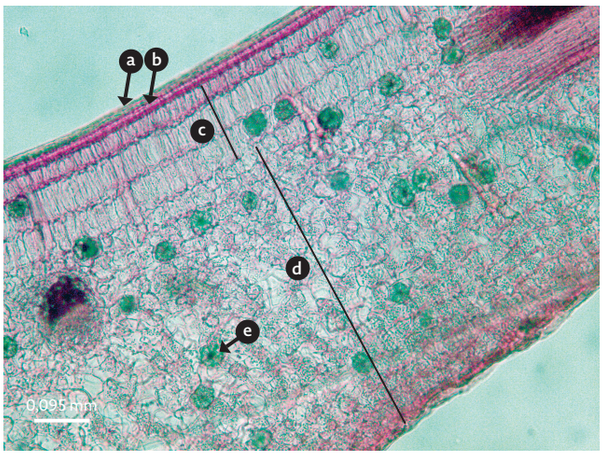


FIGURA 109
Anatomia da folha dorsiventral de uma 'dicotiledónea': cameleira (*Camellia japonica*, Theaceae): a – cutícula; b – epiderme; c – três camadas de parênquima em paliçada; d – parênquima lacunoso com inclusões dispersas de oxalato de cálcio (e). [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança.]

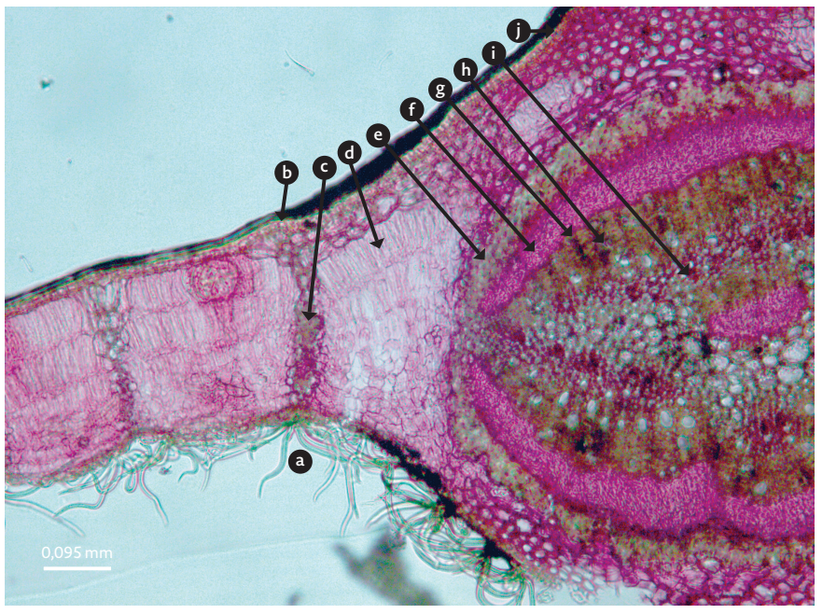


FIGURA 110
Feixes vasculares da folha. Corte transversal de região do limbo pouca acima do encontro do pecíolo com o limbo de uma folha de sobreiro. Folha com três feixes bicolaterais sobrepostos, com crescimento secundário. a – pelos estrelados; b – epiderme; c – nervura secundária cortada obliquamente onde se identifica uma bainha do feixe e extensões de esclerênquima em direção à epiderme; d – parênquima em paliçada; e – fibras de esclerênquima; f – floema; g – localização do câmbio; h – xilema secundário; i – xilema primário; j – cutícula de grande espessura. [Coleção da Escola Superior Agrária de Bragança.]

importante papel no enrolamento das folhas quando as raízes são incapazes de repor as perdas de água por evapotranspiração através da canópia (Figura 108). Este enrolamento é uma forma evolutivamente elegante das folhas reduzirem as suas perdas de água. Na epiderme das poáceas são também frequentes corpos de sílica («Célula vegetal»).

Como acontece no caule primário, a folha está recoberta por uma cutícula, geralmente mais espessa na página superior, interrompida por ostíolos e vários outros tipos de estruturas. Os **estomas** (*stoma*, pl. *stomata*) são pequenos poros (**ostíolos**) que pontuam a epiderme, marginados por duas **células-guarda** de geometria variável (abrem e fecham o poro), de grande núcleo e ricas em cloroplastos, com uma parede celular desigualmente espessada, reniformes (em forma de rim) na maior parte das plantas, ou halteriformes (em forma de alter) nas gramíneas e ciperáceas (Figura 107). As células em contacto com as células-guarda têm um papel importante na sua fisiologia, sendo designadas por **células subsidiárias** (= células anexas; *subsidiary cells*). O conjunto «estoma + células subsidiárias» constitui o **complexo estomático** (= aparelho estomático). A disposição espacial destes tipos celulares deu origem a uma complexa tipologia dos estomas que não cabe aqui desenvolver. Por debaixo do estoma, mergulhada no mesofilo da folha, situa-se uma **câmara estomática**.

Os estomas regulam as trocas gasosas com o exterior. Ocorrem nas folhas, nos caules primários e em algumas peças da flor. Nas folhas dorsiventrais, os estomas concentram-se na página inferior, podendo ou não estar presentes na página superior. Algumas plantas aquáticas de folhas flutuantes só têm estomas na página superior. Em muitas espécies xeromórficas – *e.g.*, na oliveira ou no loendro (*Nerium oleander*, Apocynaceae) –, os estomas estão abrigados em reentrâncias (**criptas estomáticas**) mais ou menos repletas de pelos com a função de reduzir as perdas de água por transpiração (Figura 106). Em contrapartida, as criptas dificultam a difusão do CO_2 e, por essa via, diminuem a taxa fotossintética. Muitas outras estruturas têm sede na epiderme; *e.g.*, nectários («Nectários florais e osmóforos»), hidátodos e nectários extraflorais («Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos»), e pelos e outras emergências («Emergências. Indumento»).

Mesofilo

O **mesofilo** da folha corresponde à massa de células entre a epiderme da página superior e a epiderme da página inferior. As folhas dorsiventrais têm um mesofilo heterogéneo com dois tipos de clorênquima: (i) parênquima em paliçada e (ii) parênquima lacunoso (Figura 109). O **parênquima** (ou **clorênquima**) **em paliçada** (*palisade parenchyma*) situa-se por debaixo da epiderme da página superior (posição adaxial). É constituído por células com abundantes

cloroplastos, cilíndricas, dispostas numa espécie de muralha (paliçada) compacta com uma ou mais células de espessura, de eixo maior perpendicular à superfície da folha. O verde mais escuro que caracteriza a página superior das folhas dorsiventrais deve-se ao parênquima em paliçada. O **parênquima** (ou **clorênquima**) **lacunoso** ou **esponjoso** (*spongy parenchyma*) tem uma posição abaxial. As suas células têm uma forma variada tendencialmente isodiamétrica, parede celular delgada, menos cloroplastos do que as células do parênquima em paliçada e dispõem-se irregularmente criando abundantes espaços intercelulares interconectados (**lacunas**), alguns dos quais abrem para o exterior através dos estomas. As lacunas têm a óbvia função de facilitar as tocas gasosas das células fotossintéticas.

Nas 'dicotiledóneas' de **folhas isobilaterais**, o mesofilo está preenchido com parênquima em paliçada – o parênquima lacunoso está ausente ou reduzido a uma faixa estreita no centro da folha (Moreira 2010). Esta condição – **mesofilo isobilateral** ou homogéneo – é muito frequente nas plantas xeromórficas (*e.g.*, eucalipto).

As folhas das monocotiledóneas apresentam diferenças anatómicas notáveis frente às folhas dorsiventrais das 'dicotiledóneas'. A densidade dos estomas das páginas superior e inferior é similar. Na maioria das espécies, entre as quais se contam as gramíneas, o mesofilo é isobilateral; está homogeneamente preenchido por um clorênquima compacto, de células mais ou menos isodiamétricas de paredes lobadas, e reforçado com fibras de esclerênquima (Figura 108). O género *Allium* (Alliaceae; *e.g.*, cebola e alho) é uma exceção: o mesofilo é heterogéneo, com parênquimas lacunoso e em paliçada.

As folhas das gimnospérmicas e das angiospérmicas têm uma organização anatómica distinta. As folhas das gimnospérmicas contêm mais esclerênquima. O mesofilo pode estar diferenciado em parênquima, em paliçada e parênquima esponjoso, e as folhas serem interpretadas como dorsiventrais (*e.g.*, *Gnetum* e *Cycas*), ou ser homogéneo e as folhas isobilaterais (condição de longe mais frequente, *e.g.*, *Pinus*) (Pant 2002). Geralmente, os feixes vasculares estão envolvidos por uma espessa camada celular de **tecido de transfusão** (*transfusion tissue*), um tecido parenquimatoso percorrido por traqueídos de parede espessa e células albuminosas, com o papel de facilitar o transporte de água e solutos entre os feixes vasculares e o parênquima clorofilino (Hu & Yao 1981).

As folhas de *Euphorbia* (Euphorbiaceae) e de *Ficus* (Moraceae), entre outros géneros produtores de látex, são percorridas por laticíferos. Muitas mirtáceas (*e.g.*, eucaliptos), hipericáceas (*e.g.*, *Hypericum*) e rutáceas (*e.g.*, citrinos do género *Citrus*) apresentam glândulas secretoras de óleos essenciais embebidas no mesofilo folhear, visíveis a olho nu a contraluz (Figura 111).

Feixes vasculares

Os feixes vasculares foliares são geralmente colaterais, com xilema adaxial e floema abaxial. Os feixes bicolaterais e anfibasais são raros. Nas folhas pecioladas, o pecíolo recebe diretamente do caule um grande feixe vascular colateral fechado, coadjuvado ou não por outros feixes análogos. A mesma estrutura mantém-se no limbo, por norma com apenas um feixe por nervura. Nas nervuras terminais, os feixes vasculares reduzem-se a um xilema simplificado, só com traqueídos (Dickison 2000).

O crescimento secundário é infrequente. A existir, atinge o pecíolo e uma porção variável da nervura principal. Neste caso, observa-se, como no caule e na raiz secundária, a diferenciação de câmbio e de tecido vascular secundário (Figura 110). As folhas com crescimento secundário têm, necessariamente, maior rigidez estrutural no pecíolo e na nervura primária; *e.g.*, azevinho (*Ilex aquifolium*, Aquifoliaceae) e outras espécies esclerofilas.

Pela simples observação de cortes foliares transversais constata-se que os feixes vasculares ocupam uma posição mediana no mesofilo do limbo foliar. Nas dicotiledóneas, progridem encaixados entre os parênquimas em paliçada e lacunoso; nas monocotiledóneas estão imersos num clorênquima. Nas angiospérmicas é comum observar-se uma bainha parenquimatosa compacta (**bainha do feixe**; *bundle sheath*), com uma ou duas células de espessura, a envolver radialmente as nervuras mais finas. Frequentemente, prolonga-se em direção à superfície da folha, formando **extensões da bainha do feixe** (*bundle sheath extensions*), com a função de abastecer as células da epiderme com água (Esau cit. Brandão Oliveira 2011). A bainha do feixe é geralmente distinta nas plantas C3 e C4 (*v.i.*).

Em muitas espécies, a rigidez das folhas é atribuída por feixes longitudinais de tecidos mecânicos – de colênquima e/ou esclerênquima –, localizados na margem



FIGURA 111
Glândulas no mesofilo da folha. Glândulas secretoras de óleos essenciais em *Hypericum perforatum* (Hypericaceae). [Cortesia de Paulo Araújo.]

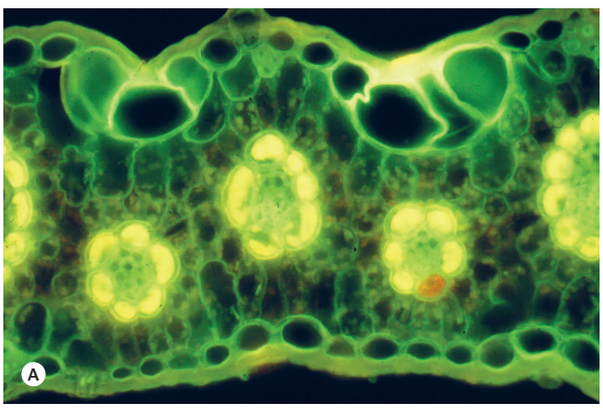
das folhas ou em torno dos feixes vasculares, sendo os feixes vasculares das nervuras principais mais espessos e reforçados com tecidos mecânicos do que os restantes (Figura 110). A disposição espacial dos tecidos de suporte, concretamente de esclerênquima, tem um grande interesse taxonómico em alguns géneros de gramíneas; *e.g.*, *Festuca* (Poaceae).

Anatomia de Kranz

Reconhecem-se três tipos de metabolismo fotossintético nas plantas terrestres: C3, C4 e metabolismo ácido das crassuláceas (= plantas CAM) (Teixeira & Ricardo 1993). As designações C3 e C4 referem-se à estrutura carbonada do primeiro produto da fixação biológica do CO_2. Nas plantas C3, o CO_2 é fixado nas células do mesofilo folhear pela enzima mais abundante do planeta, a ribulose bifosfato carboxilase/oxigenase, de acrónimo RuBP ou **RuBisCo**, produzindo-se uma molécula de 3 átomos de carbono. Nas plantas C4, o CO_2 é, primeiro, metabolizado nas células do mesofilo. Um ácido em C4 é, depois, transportado para as células da bainha de Kranz. O ácido em C4 é, então, descarboxilado e as moléculas de CO_2 cedidas à RuBisCo, retomando-se o mecanismo anabólico de fixação do CO_2 característico das plantas C3 (ciclo de Calvin-Benson).



FIGURA 112
Diferenciação da folha. Legenda: 1 – folha completa de *Arum* (Araceae); 2 – folha peciolada; 3 – folha séssil de Poaceae; 4 – folha séssil; 5 – folhas reduzidas à bainha de *Juncus* (Juncaceae); 6 – filódios e folhas recompostas de *Acacia* (Fabaceae) [Coutinho (1898).]



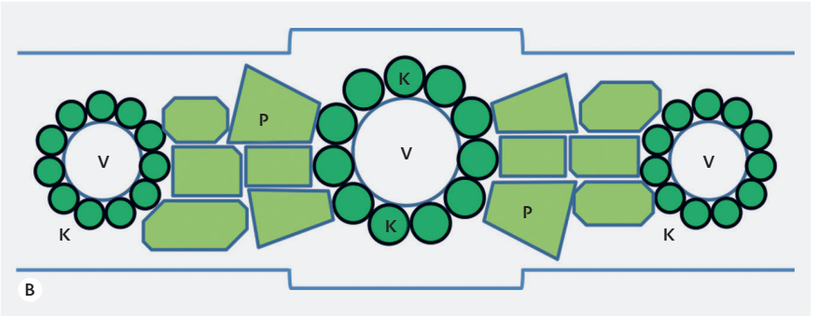


FIGURA 113
Anatomia de Kranz. **A)** Marcação por imunofluorescência (a amarelo) de células da bainha de Kranz em *Pennisetum villosum* (Poaceae); *n.b.*: células buliformes na página superior. **B)** Representação diagramática de um corte histológico transversal de uma folha de uma planta C4. Legenda: V – feixes vasculares; P – células do mesofilo tipo parênquima esponjoso; K – bainha e células de Kranz. [A) Hattersley *et al.* (1977); B) original.]

As fisiologias C3 e C4 têm uma tradução anatómica. Salvo raras exceções (*e.g.*, muitas Chenopodiaceae C4), as folhas das plantas C4 têm dois tipos de células fotossintéticas: as células do mesofilo e as **células de Kranz**[59] (*Kranz cells*) (Sage *et al.* 2011). As células de Kranz sobressaem pela sua dimensão; têm paredes espessas, e contêm grânulos de amido e muitos cloroplastos de grande dimensão; envolvem radialmente os feixes vasculares, até às nervuras de ordem superior, desenhando uma bainha unicelular, ou com duas camadas de células em certas monocotiledóneas. As células do parênquima do mesofilo, por sua vez, estão orientadas radialmente para a **bainha de Kranz** (Figuras 108 e 113). Nas plantas C3, as células parenquimatosas que embainham os feixes vasculares podem ou não possuir clorofila – desempenham um papel menor na fotossíntese –, e não há uma orientação das células do mesofilo. A densidade de nervuras é superior nas plantas C4, consequentemente, a razão «número de células do mesófilo/n.º de células da bainha» é baixa (Ueno *et al.* 2006).

A fotossíntese C4 evoluiu pelo menos 66 vezes de forma independente a partir de ancestrais C3 (Sage *et al.* 2012). Por causas fisiológicas que não cabe aqui desenvolver, a fotossíntese C4 é vantajosa sob duas condições ambientais: (i) baixas concentrações de CO_2 e/ou (ii) elevadas temperaturas. É particularmente frequente nas monocotiledóneas, sobretudo nas Poaceae (*e.g.*, cana-de-açúcar e milho-graúdo) e nas Cyperaceae de climas tropicais. Existe um grande entusiasmo em torno da introdução da fisiologia C4 em plantas cultivadas C3, sobretudo no arroz, onde os ganhos de produtividade poderiam atingir os 50% (Hibberd *et al.* 2008). A evolução da fotossíntese em C4 é discutida no volume II.

MORFOLOGIA EXTERNA DA FOLHA

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

Situação e diferenciação

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

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

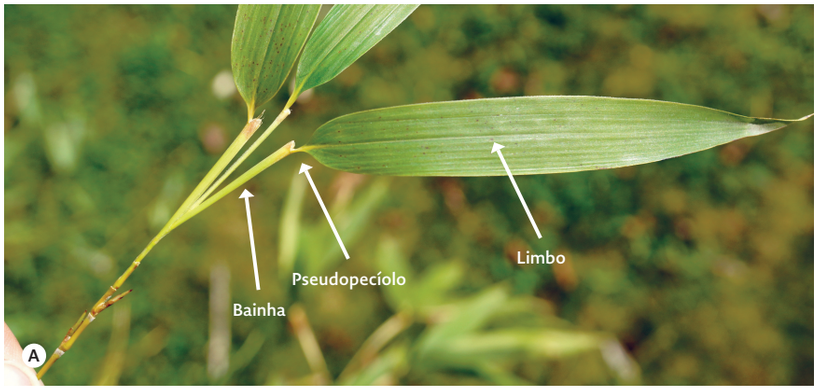
Na folha dita **completa** – o tipo mais diferenciado de folha – reconhecem-se três partes (Figura 112-1), a saber:

- **Bainha** (*sheath*) – parte proximal da folha, alargada e que envolve parcialmente o caule, com a função de proteger o meristema axilar e de aumentar a resistência da folha à força do vento;
- **Pecíolo** (*petiole*) – parte da folha, normalmente cilíndrica e flexível, situada entre o limbo e a bainha ou que conecta, diretamente, o limbo ao caule;
- **Limbo** (*blade*) – parte distal da folha, de ordinário laminar onde se concentra a função fotossintética.

O conceito de folha completa é um artifício pedagógico: não é um carácter ancestral a partir do qual teriam evoluído as folhas pecioladas ou sésseis. Os pecíolos das 'dicotiledóneas' e das monocotiledóneas têm uma ontogénese distinta, não são homólogos. Por esse motivo, a constrição localizada entre a bainha e o limbo nos *Bambus* (Poaceae, Bambusoideae) e noutras monocotiledóneas deveria ser designada por **pseudopecíolo** (Figura 114-A). As **folhas pecioladas** (folhas com



FIGURA 115



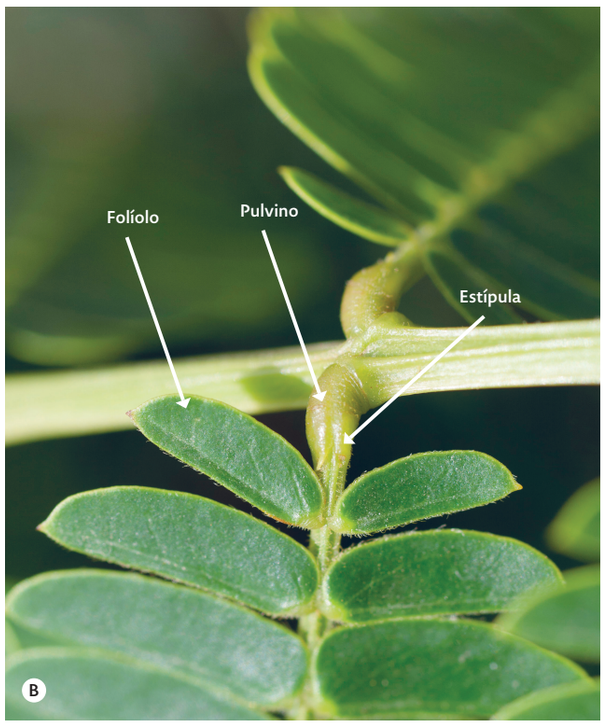


FIGURA 114

FIGURA 114
Pseudopecíolo e pulvino.
A) Folha simples de *Phyllostachys aurea* (Poaceae, Bambusoideae).
B) Folha recomposta de *Albizia julibrissin* (Fabaceae, Mimosoideae).
[Fotografias do autor.]

FIGURA 115
Pseudocaule de bananeira (*Musa* sp., Musaceae). A bananeira é uma erva de grandes folhas com os pecíolos organizados num pseudocaule. N.b.: raízes adventícias na base. [Bogotá, Colombia; fotografia do autor.]



FIGURA 116
Movimentos násticos em *Mimosa pudica* (Fabaceae, Mimosoideae). N.b.: contração dos folíolos em curso na folha superior esquerda. A M. *pudica* tem origem nas Américas Central e do Sul; está assilvestrada em muitas regiões tropicais, sendo frequente a infestar palmares e entulhos de construção. Os movimentos násticos dos folíolos da M. *pudica* afastam insetos fitófagos que pousem nas folhas, mas gastam energia e interrompem, temporariamente, a fotossíntese. Constatou-se que as folhas vizinhas da inflorescência, ao contrário das restantes folhas, tendem a não se contrair por completo e recuperam rapidamente, expondo os folíolos ao sol (o período de interrupção da fotossíntese é menor). Este comportamento é vantajoso porque as folhas das inflorescências estão expostas a toques inadvertidos não danosos dos polinizadores (Amador-Vargas *et al.* 2014). [Gabú, Guiné-Bissau, fotografia do autor.]

pecíolo e sem bainha) e as **folhas sésseis** (folhas sem pecíolo) são dois tipos frequentes de **folhas incompletas** (Figura 112-2 a 4).

A bainha é muito comum nas monocotiledóneas e rara nas dicotiledóneas. Nas bananeiras (*Musa* spp., Musaceae) e na fase vegetativa de muitas Poaceae herbáceas, as bainhas das folhas estão sobrepostas e comprimidas num **pseudocaule** (Figura 115). Nas palmeiras (Arecaceae), a estrutura formada pelas bainhas adpressas chama-se **capitel**. As folhas das palmeiras são rejeitadas pela base ou parte da bainha fica retida seca, por vezes, desfeita em fibras.

O pecíolo afasta o limbo do caule que pode, assim, vibrar e flutuar ao sabor do vento. A agitação do limbo dissipa a energia do vento e da chuva, evitando que o limbo se rasgue, favorece o arrefecimento das folhas, facilita o deslizamento das gotas da chuva e a secagem do limbo, dificulta a aderência do inóculo de microrganismos patogénicos, afasta insetos herbívoros, facilita a absorção de carbono (através da redução da camada limite), e aumenta a quantidade de luz que atinge as camadas mais profundas da canópia, ao mesmo tempo que diminui a probabilidade das folhas mais expostas à luz ultrapassarem o **ponto de saturação para a luz** (*light saturation point*)[60]. Estes dois últimos mecanismos certamente permitem um uso mais eficiente da luz. A maioria das monocotiledóneas segue outras estratégias com os mesmos fins: as folhas são sésseis, mas o limbo é linear e oscila facilmente pela força do vento e da chuva, tendo na base uma bainha que aumenta a resistência aos seus efeitos. Por alguma razão, as monocotiledóneas com limbo geralmente têm um pecíolo bem definido (Figura 114-A,B).

No movimento reversível de folhas ou folíolos estão envolvidos pequenos engrossamentos circunscritos à base, ou ao ápice do pecíolo, conhecidos por **pulvinos** (Figura 116). Nas Fabaceae, por exemplo, os pulvinos comandam a sobreposição dos folíolos dos trevos (*Trifolium*) quando falta água no solo, e o movimento dos folíolos ao toque na mimosa-púdica (*Mimosa pudica*) ou em resposta aos dias nublados na árvore-da-chuva (*Samanea saman*) (Figura 116).[61] Os movimentos násticos dos folíolos em *Trifolium* diminuem a exposição ao sol e as perdas de água por evaporação; na mimosa-púdica afastam potenciais herbívoros e na *Samanea* reduzem os potenciais efeitos negativos das chuvas e dos ventos violentos tropicais. Muitas leguminosas arbóreas tropicais de folhas compostas sobrepõem os folíolos durante a noite possivelmente para reduzir o efeito dessecante do vento. Os nós salientes das Poaceae da subfamília Pooideae também cabem no conceito de pulvino.

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

FIGURA 117
Folha ensiforme. *Iris germanica* (Iridaceae). [Fotografia do autor.]





FIGURA 118
Nervação do limbo da folha. A) 1 – folha peninérvea; 2 – folha palminérvea; 3 – folha paralelinérvea; 4 – folha palminérvea (curvilíneo-paralelinérvea) [Coutinho (1898).]

Posição da folha

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

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

A folha dorsiventral é característica das 'dicotiledóneas'. Mas as exceções são muitas. As folhas da alface e da ervilheira, por exemplo, mostram um mesofilo isobilateral, mas são classificadas como dorsiventrais dadas as diferenças morfológicas entre as páginas superior e inferior. As folhas isobilaterais são frequentes nas plantas adaptadas a ambientes áridos (plantas xeromórficas). Na Austrália, os eucaliptos de regiões húmidas têm geralmente folhas dorsiventrais, e as espécies de territórios áridos folhas isobilaterais com mesofilo

homogéneo (Brooker 2002) (Figura 139-C). As folhas **cilíndricas** das *Hakea* e de outras Proteaceae e as folhas carnudas, algumas delas cilíndricas, de Crassulaceae, Portulacaceae e Aizoaceae são tipicamente isobilaterais (Figura 249).

As monocotiledóneas são geralmente isobilaterais. Algumas espécies desenvolvem um mesofilo heterogéneo e têm folhas claramente dorsiventrais; *e.g.*, bananeiras e algumas gramíneas. Nas **folhas ensiformes**, um tipo de folha isobilateral próprio das Iridaceae, dá-se um sobredesenvolvimento da parte central da página superior em detrimento da página inferior e da expansão lateral da folha, assemelhando-se o limbo a uma espada (Figura 117).

Nervação do limbo

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

As nervuras das folhas desempenham duas importantes funções:

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

A nervação das folhas é um tema especializado e de grande importância nos estudos de filogenia de plantas vasculares. Reconhecem-se dois modelos básicos de ramificação (Roth-Nebelsick *et al.* 2001): (i) nervação aberta e (ii) fechada (= nervação reticulada ou nervação em rede). Na **nervação aberta**, as nervuras organizam-se em árvore e terminam, de forma livre, no interior do mesofilo folhear, ou na sua margem (Figura 119-A). Este tipo de nervação é comum em fetos, característica do ginkgo, e raríssima e secundária nas angiospérmicas.

Caracteriza a **nervação fechada** a presença de **nervuras anastomosadas**, organizadas de forma hierárquica (Figura 119-B). As nervuras dizem-se anastomosadas quando se ramificam numa rede na qual as nervuras mais finas circundam, e por vezes penetram, pequenas células fechadas (= **aréolas**[62] **folheares**). A anastomosação facilita a difusão de líquidos na folha, a nutrição de zonas danificadas e a sobrevivência em climas áridos. A natureza hierárquica da nervação fechada evidencia-se pela presença de uma ou mais nervuras principais (nervuras de 1.ª ordem), nas quais se inserem nervuras de 2.ª ordem (secundárias), por sua vez, subdivididas em nervuras de ordem superior. A nervação fechada evoluiu mais de uma vez a partir de tipos ancestrais de nervação aberta, sendo o tipo dominante em fetos, gimnospérmicas e angiospérmicas (Roth-Nebelsick *et al.* 2001).

As folhas dos fetos de nervação fechada não demonstram uma hierarquização clara das nervuras. Esta hierarquização é máxima nas eudicotiledóneas. Nas 'dicotiledóneas', as nervuras mais finas geralmente têm as extremidades livres que acabam no interior das aréolas (Figura 119-B); estas «terminações livres» faltam nas monocotiledóneas.

A **densidade de nervuras** (*vein density*) nas angiospérmicas, medida em mm de nervura por mm^2 de superfície foliar, não tem paralelo entre as plantas vasculares (Boyce *et al.* 2009). Está provado que as taxas de transpiração e de extração de CO_2 da atmosfera (assimilação) estão positivamente correlacionadas com a densidade de nervuras. Por outro lado, na nervação reticulada, o pequeno diâmetro dos feixes vasculares de ordem superior permite uma distribuição equitativa da água

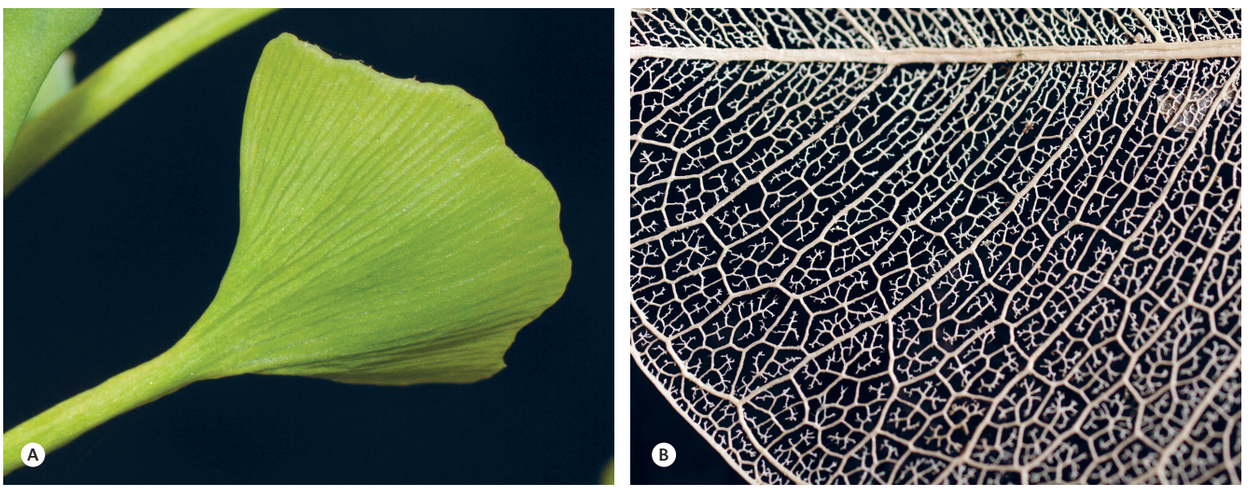


FIGURA 119
Nervação do limbo da folha.
A) Nervação aberta: folha de *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae). *N.b.*: ramificação dicotómica das nervuras. **B) Nervação reticulada:** folha peninérvea de *Ficus benjamina* (Moraceae). *N.b.*: nervura média (em cima), nervura marginal e submarginal (canto inferior esquerdo), nervuras anastomosadas e aréolas. [Fotografias do autor.]

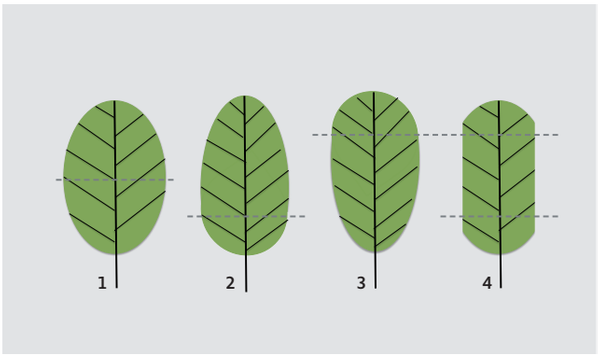


FIGURA 120
Formas do limbo mais frequentes. Consoante a posição do eixo de maior largura das folhas assim se definem os tipos: 1 – elíptico; 2 – obovado; 3 – ovado; 4 – oblongo. [Redesenhado de Leaf Architecture Working Group (1999).]

por todo o limbo foliar (Zwieniecki *et al.* 2002). Uma vez que a folha das angiospérmicas é eficente a transpirar, arrefece com facilidade e, por essa razão, pôde tomar formas tão diversas e atingir dimensões assinaláveis. Estas causalidades ajudam a explicar o sucesso evolutivo das angiospérmicas (volume II). Ao contrário do ocorrido nas gimnospérmicas, nas angiospérmicas observa-se uma tendência evolutiva de complexificação da rede vascular (Nicotra *et al.* 2011).

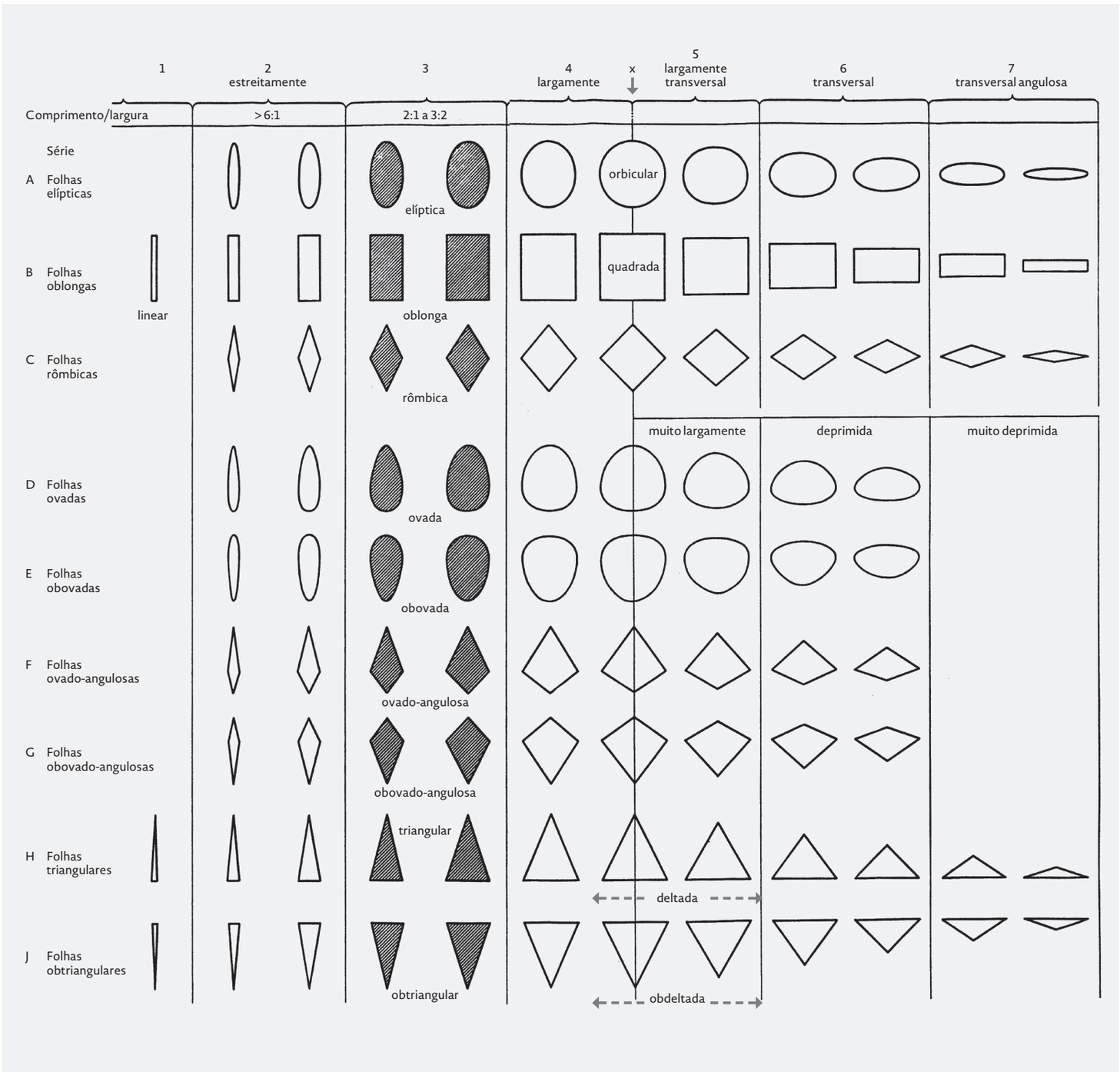


FIGURA 121
Forma do limbo em folhas planas e simétricas. E.g., as folhas semelhantes ao modelo D3 são ovadas e as semelhantes ao modelo E2 estreitamente-obovadas. N.b.: nem todos os valores da relação comprimento/lagura e nem todas as posições do eixo de maior largura estão considerados na figura; para as condições intermédias usam-se designações compósitas tipo «folha oblongo-elíptica» ou «linear-oblonga». [Adaptado de Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962).]

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

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

As folhas peninérveas dizem-se **uninérveas** quando se identifica apenas a nervura média. Na maioria das plantas vasculares peninérveas, as nervuras secundárias (i) atingem a margem (terminando ou não num dente), (ii) anastomosam-se sem atingir a margem, ou (iii) arqueiam-se em direção ao ápice sem o alcançar. Algumas nervuras das folhas peninérveas merecem designações especiais: a **nervura marginal** percorre todo o limbo paralela às margens da folha; atrás da nervura marginal pode ocorrer uma **nervura submarginal** (Figura 119-B). Nas folhas palminérveas, consoante as espécies, as nervuras secundárias são retas e divergentes (*e.g.*, *Malva*, Malvaceae) ou curvilíneas e convergentes em direção ao ápice (*e.g.*, *Tamus communis*, Dioscoreaceae), sendo, neste último caso, impropriamente cunhadas de **curvilíneo-paralelinérveas** (Figura 118-4).

A tipologia enunciada não abarca todos os tipos de nervação fechada conhecidos nas plantas com flor, sobretudo nos trópicos ou no registo fóssil. Para obviar esta dificuldade é cada vez mais utilizada a classificação de Hickey (1979). Dada a sua complexidade, não é desenvolvida neste livro.

QUADRO 16
Outras formas do limbo da folha

Tipo	Descrição	Exemplo
Acicular	Em forma de agulha.	Folhas clorofiladas de pinheiro (*Pinus*, Pinaceae).
Cilíndrica	Em forma de cilindro, oco ou maciço.	Cebola (*Allium cepa*, Alliaceae).
Cordiforme	Maior largura próximo da base do limbo e duas aurículas na base, em forma de coração estilizado.	*Tamus communis* (Dioscoriaceae) e *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae).
Escamiforme	Em forma de escama.	Folhas de cipreste (*Cupressus*, Cupressaceae).
Espatulada	Em forma de espátula.	*Pittosporum tobira* (Pittosporaceae).
Ensiforme	Folha unifacial lateralmente comprimida.	*Iridaceae*.
Falciforme	Em forma de foice.	Folhas adultas de *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae).
Flabelada	Em forma de leque.	*Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae).
Hastada	Com a folha pontiaguda com lóbulos da base muito divergentes; com a forma da folha da alabarda.	*Rumex angiocarpus* (Polygonaceae).
Peltada	De contorno mais ou menos circular com o pecíolo inserido no centro ou na sua proximidade.	Chagas (*Tropaeolum majus*, Tropaeolaceae) e rícino (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae).
Reniforme	Em forma de rim.	*Calystegia soldanella* (Convolvulaceae).
Sagitada	De contorno triangular agudo, prolongando-se, na base, em duas aurículas ou lóbulos agudos, dirigidos mais ou menos divergentes.	Jarro-branco (*Zantedeschia aetyopica*, Araceae).

Tamanho, forma, recorte e simetria do limbo

Ellenberg & Mueller Dombois (1967) classificaram as plantas em função do tamanho (área) das folhas (ou dos folíolos nas folhas compostas) em cinco estados de carácter: (i) **nanofilas** (< 1 cm^2); (ii) **microfilas** (1-5 cm^2); (iii) **mesofilas** (20-100 cm^2); (iv) **macrofilas** (> 100 cm^2); (v) **megafilas** (folhas gigantes, >500 cm^2).

Na descrição da forma do limbo das folhas há que considerar os seguintes caracteres: (i) forma geral do limbo, (ii) ângulo da base, (iii) ângulo do ápice, (iv) forma da base, (v) forma do ápice, (vi) recorte e (vii) simetria. A classificação da **forma do limbo** baseia-se na (i) posição do eixo de maior largura, na (ii) relação comprimento/largura e na (iii) angulosidade do limbo. Em função do primeiro critério, definem-se quatro formas fundamentais de folhas planas e simétricas: **elíptica**, **obovada**, **ovada** e **oblonga** (Figura 120). Cruzando os

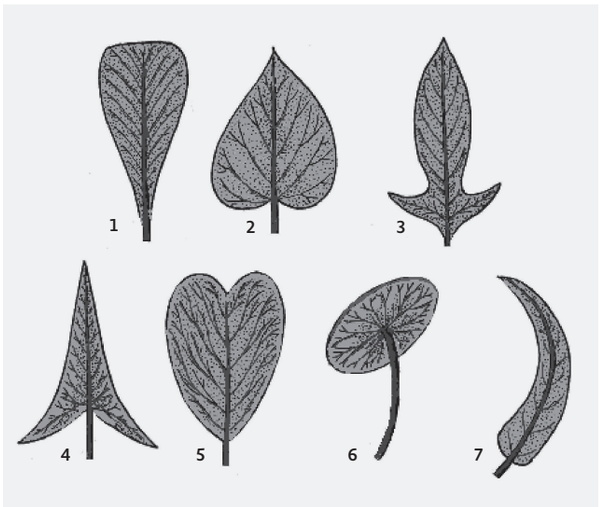


FIGURA 122
Outras formas do limbo da folha:
1 – espatulada;
2 – cordiforme;
3 – hastada;
4 – sagitada;
5 – obcordiforme;
6 – peltada;
7 – falcada.
[Cortesia de T. Díaz Gonzalez.]

três critérios «posição do eixo de maior largura», «relação comprimento/largura» e angulosidade obtém-se uma terminologia mais complexa, resumida na Figura 121. Alguns exemplos: folhas elípticas – diospireiro; folhas orbiculares – jacinto-de-água (*Eichhornia crassipes*, Pontederiaceae); folhas oblongas – incenso (*Pittosporum undulatum*, Pittosporaceae); folhas ovadas – laranjeira-doce; folhas obovadas – borrazeira-preta (*Salix atrocinerea*, Salicaceae); folhas lineares – gramíneas; folhas ovado-angulosas – erva-moira (*Solanum nigrum*, Solanaceae); folhas triangulares (= folhas deltoides) – choupo-negro (*Populus nigra*, Salicaceae) e espinafre-da-nova-zelândia (*Tetragonia tetragonoides*, Aizoaceae). O Quadro 16 e a Figura 122 reúnem outras formas folheares de uso corrente na bibliografia botânica que não cabem nos modelos da Figura 121. A designação «folha lanceolada» (em forma de lança) é dúbia e deve, por isso, ser evitada, embora seja recorrente na bibliografia.

O Leaf Architecture Working Group (1999) propõe que o **ângulo da base** seja medido definindo três pontos: um vértice situado na inserção do pecíolo no limbo e outros dois pontos resultantes da interceção da margem com uma linha perpendicular ao eixo da folha, situada a ¼ do comprimento do limbo (a partir da base). A avaliação do **ângulo do ápice** segue uma lógica similar (Leaf Architecture Working Group 1999). Os ângulos do ápice e da base são agudos ou obtusos consoante os respetivos ângulos sejam inferiores ou superiores a 90 ° (Figura 123). Os tipos morfológicos do ápice e da base folhear estão explicitados no Quadro 18. A folha da maior parte das árvores das florestas equatoriais e tropicais húmidas termina numa **goteira**, uma curta extensão do ápice foliar que acelera a secagem da folha após chuva, importante em ambientes tão favoráveis ao crescimento de fungos e bactérias fitopatogénicos como estes.

As folhas não recortadas dizem-se **inteiras**. Dois tipos fundamentais de recorte: **marginal** e **profundo**, cada um dos quais com vários subtipos (Quadro 17, Figura 124). Os recortes das folhas lobadas ou fendidas designam-se por **lobos**; nas folhas partidas a sectas reconhecem-se **segmentos** (Vasconcellos 1969). Consoante o tipo de nervação, os tipos de recorte profundo enunciados no

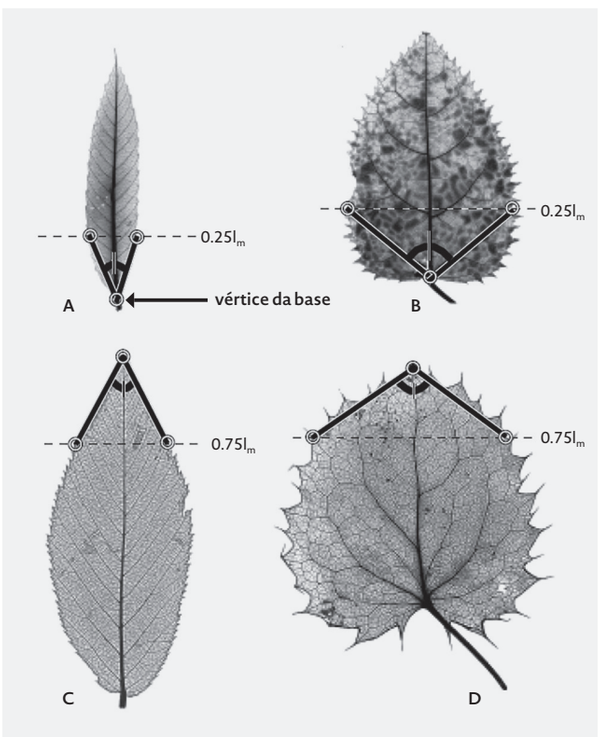


FIGURA 123
Ângulos da base e do ápice. Ângulo da base: A – agudo (>90°); B – obtuso (<90°). Ângulo do ápice: C – agudo; D – obtuso. [Leaf Architecture Working Group (1999).]

QUADRO 17
Tipos de recorte do limbo

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

QUADRO 18
Forma da base e do ápice da folha

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

Quadro 17 são combinados com os prefixos «palmati» e «penati»; *e.g.*, palmatilobado, palmatissecto, penatifendido e penatipartido. As folhas podem combinar recorte marginal com recorte profundo; *e.g.*, a *Malva sylvestris* (Malvaceae) tem folhas palmatilobadas com lobos dentados (Figura 124-5).

Regra geral, as folhas são simétricas, *i.e.*, a aba esquerda e a aba direita são a imagem no espelho uma da outra. Três exemplos de folhas assimétricas: folhas adultas falciformes de eucalipto, folhas dos ulmeiros (*Ulmus*, Ulmaceae; Figura 124-8) e de muitas *Grewia* (Malvaceae, Tilioideae) africanas.

Divisão ou composição da folha

As **folhas simples** têm apenas um limbo, não articulado na base. Nas **folhas compostas** (= folhas folioladas[63]; *compound leaf*) reconhecem-se um ou mais limbos independentes – os **folíolos** (*leaflet*) – semelhantes entre si e providos de uma pequena articulação no pecíolo do folíolo (**peciólulo**). Esta articulação identifica-se pela

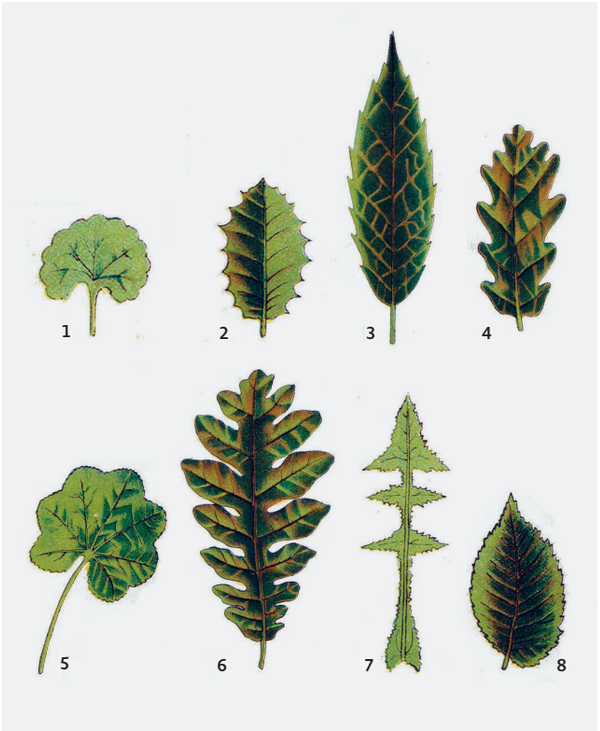


FIGURA 124
Recorte do limbo. Recorte marginal: 1 – folha crenada; 2 – folha dentada; 3 – folha serrada. Recorte profundo: 4 – folha penatilobada; 5 – folha palmatilobada; 6 – folha penatipartida; 7 – folha penatissecta. **Simetria:** 8 – Folha assimétrica de ulmeiro (*Ulmus minor*, Ulmaceae) [Coutinho (1898).]

QUADRO 19
Tipologia das folhas compostas

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

CHAVE DICOTÓMICA 2
Tipos de folhas compostas

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

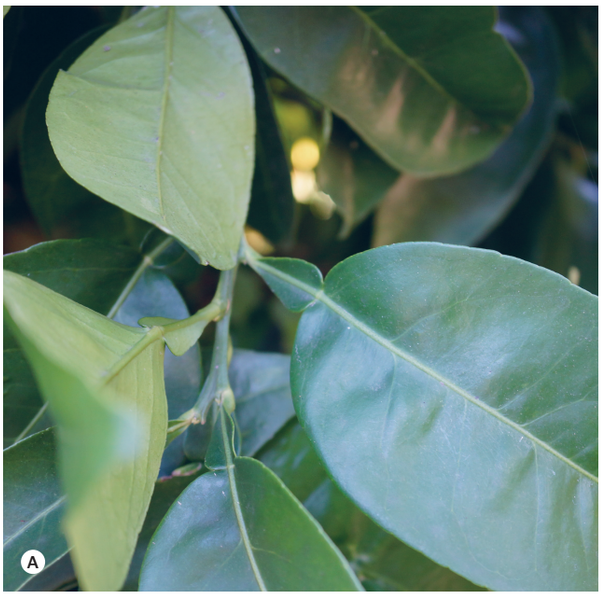




FIGURA 125
Composição da folha. A) folhas unifolioladas: *Citrus maxima* (Rutaceae). *N.b.*: articulação na base do limbo; o pecíolo é alado (com duas asas) como acontece em muitas plantas do género *Citrus*. **B) Folhas multifolioladas paripinadas:** faveira; *n.b.*: folíolo terminal reduzido a um mucrão. [Fotografias do autor.]

presença de uma constrição anelar, acompanhada ou não por um pequeno engrossamento (pulvino). A abcisão (= queda) das folhas compostas dá-se, geralmente, numa fase inicial, folíolo a folíolo, pela articulação do folíolo. O que sobra da folha destaca-se, mais tarde, como nas folhas simples, pela base do pecíolo.

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

A tipologia das folhas compostas fundamenta-se no número e na disposição espacial dos folíolos (Quadro 19, Chave dicotómica 2). As folhas com 1, 2 ou 3 folíolos são respetivamente denominadas por folhas **unifolioladas**, **bifolioladas** ou **trifolioladas**; com mais de 3 folíolos são multifolioladas (Figura 125).

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de folhas compostas multifolioladas (Figura 126): (i) palmaticompostas e (ii) penaticompostas. Nas folhas **palmaticompostas** (= **digitadas**), todos os folíolos estão inseridos no ápice distal do pecíolo, como os dedos de uma mão; *e.g.*, castanheiro-da-índia. Nas folhas **penaticompostas** (= **pinadas**), os folíolos inserem-se em duas fiadas, geralmente opostas, ao longo de um eixo (**ráquis**) situado no prolongamento do pecíolo. Consoante o número de folíolos seja par ou ímpar, as folhas penaticompostas são **imparipinadas** (*e.g.*, ailanto [*Ailanthus altissima*, Simaroubaceae]) ou **paripinadas** (*e.g.*, alfarrobeira e faveira)[64]. Nas folhas paripinadas, o folíolo terminal está ausente ou substituído por um mucrão ou uma gavinha (Figura 125-B).

As folhas duas ou mais vezes compostas dizem-se **recompostas**. Nas folhas **bipinadas** (= 2-penaticompostas ou 2-pinadas), o tipo mais frequente de folhas recompostas, os folíolos estão inseridos em duas fiadas, geralmente opostas, ao longo de eixos secundários, constituindo **pinas**[65] (Beentje 2012). As pinas, por sua vez, inserem-se em duas fiadas geralmente opostas na ráquis da folha. A grande maioria das fabáceas mimosoídeas (Figura 126-4) e muitas fabáceas caesalpinióideas (Figura 47) têm folhas bipinadas. As folhas recompostas podem ainda ser 3, 4 ou mesmo 5 vezes compostas.

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

Não é claro se as folhas compostas evoluíram de caules de crescimento determinado ou de folhas simples. No primeiro caso, os folíolos e as folhas simples seriam homólogos; no segundo, os folíolos corresponderiam a subdivisões de uma folha simples e a ráquis (no caso das folhas penaticompostas) coincidiria com a nervura média (Champagne & Sinha 2004) (Figura 127). Os dois caminhos evolutivos são igualmente possíveis. Há uma certa labilidade evolutiva entre o recorte e a composição da folha, *i.e.*, as folhas inteiras simples deram recorrentemente, e de forma independente, origem a espécies com folhas compostas, e *vice-versa*, podendo as folhas recortadas representar uma situação intermédia entre aqueles dois extremos morfológicos (Geeta *et al.* 2012). As folhas pseudocompostas das palmeiras são um exemplo de transição para a folha composta a partir de um limbo único.

Causas da forma da folha

A capacidade competitiva é superior nas plantas mais bem equipadas para capturar recursos (e os sonegar aos competidores diretos). A dimensão das plantas

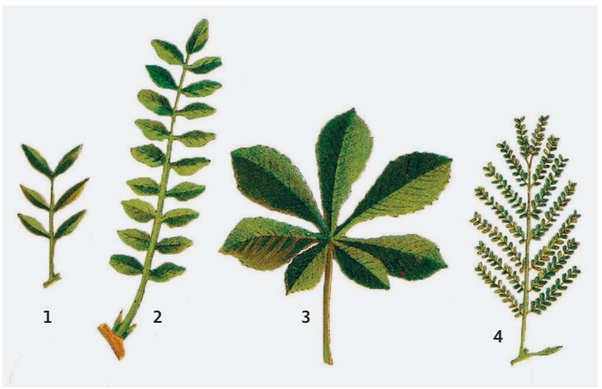


FIGURA 126

FIGURA 126
Composição da folha: folhas multifolioladas: 1 – folha paripinada; 2 – folha imparipinada; 3 – folha digitada; 4 – folha recomposta bipinada. *N.b.*: a folha representada em 4) tem 14 pinas, cada uma com numerosos folíolos (pínulas) [Coutinho (1898).]

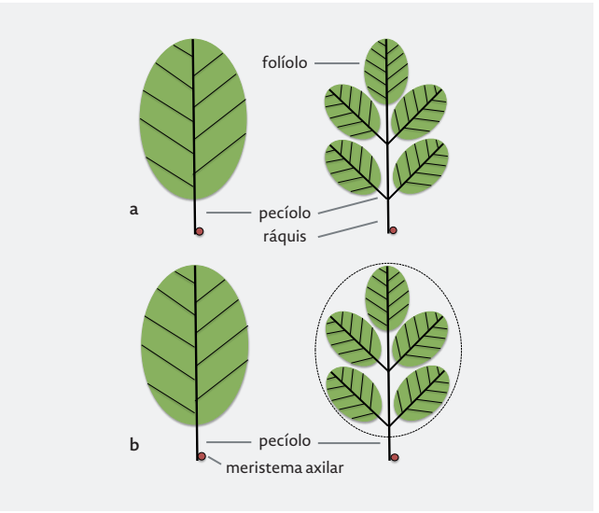


FIGURA 127

FIGURA 127
Origem das folhas compostas. Hipótese a) – a folha composta é homologável a um caule de crescimento determinado. Hipótese b) – a folha composta e a folha simples são homólogas. [Inspirado em Champagne & Sinha (2004).]

e das suas folhas são características *a priori* vantajosas, sobretudo quando as plantas competem ferozmente pela luz (Grime 2001). No entanto, as folhas grandes enfermam de um grave inconveniente: quanto maior o limbo, mais espessa a camada limite[66] que envolve a folha e, consequentemente, mais lenta a dissipação de calor por convecção ou por calor latente (transpiração). As folhas pequenas e estreitas, profundamente recortadas ou compostas, são soluções evolutivas alternativas para reduzir a camada limite (Leigh *et al.* 2017). A agitação dos limbos facilitada pela flexibilidade dos pecíolos (nas folhas pecioladas), dos pecíolos e peciololos (nas folhas compostas) e dos segmentos das folhas profundamente recortadas contribui para o mesmo fim. No caso das leguminosas de folhas compostas, a eficiência da regulação térmica é acrescida pela capacidade dos pulvinos ajustarem a inclinação dos folíolos e a sua exposição à luz.

A hipótese da otimização do tamanho da folha em função das trocas de calor antes formuladas prediz que o tamanho da folha diminui com o aumento da temperatura média anual. Mas assim não acontece. Estudos empíricos mostram que as plantas de folhas grandes são a norma nas regiões de clima equatorial ou tropical húmido, e que as folhas pequenas (microfilia) são dominantes nas regiões de clima árido e nas latitudes elevadas ou de grande altitude. Esta aparente contradição foi resolvida por Wright *et al.* (2017). Nos trópicos húmidos, a transpiração geralmente é suficiente para arrefecer as folhas grandes, sobretudo nas plantas adaptadas a ambientes sombrios (plantas esciófilas). A camada limite, além de prejudicar o arrefecimento durante o dia, impede que as folhas se mantenham quentes de noite, agravando os riscos de geada. Portanto, quando a água escasseia ou o risco de geada é elevado, a microfilia é selecionada positivamente porque diminui a espessura da camada limite.

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

Além dos riscos de sobreaquecimento e de danos pelo frio, as folhas grandes estão submetidas a tensões mecânicas que as podem partir ou rasgar (Cooley *et al.* 2004). Por outro lado, o aumento da área do limbo é acompanhado por um aumento mais do que proporcional do investimento em tecidos de resistência, energeticamente caros e não fotossintéticos (Niklas *et al.* 2009). As folhas compostas conciliam as vantagens das folhas grandes com uma menor camada limite, menores riscos de dano mecânico e menores custos de construção. As folhas, mais tarde ou mais cedo, têm de ser descartadas («O corpo de plantas e animais: análise



FIGURA 128
Ócrea e lígula.
A) Ócrea em *Polygonum orientale* (Polygonaceae).
B) Lígula em aveia; *n.b.*: inserção da lígula no encontro da bainha com o limbo e ausência de aurículas. [Fotografias do autor.]

comparativa») – a eliminação de folhas compostas é energeticamente menos cara do que a eliminação de ramos com uma massa abundante de tecidos não fotossintéticos ricos em energia («Cladoptose») (Niinemets 1998). A composição (e o recorte profundo) das folhas tem ainda a vantagem de reduzir as áreas de folha mais distantes dos principais feixes vasculares, cuja eficiência fotossintética é potencialmente mais afetada pela falta de água no solo.

Foi proposto que a aproximação do centro de gravidade da folha da sua inserção caulinar, como acontece nas folhas ovadas, reduz o investimento em tecidos de resistência (Niinemets *et al.* 2007). De facto, as folhas ovadas são muito mais frequentes do que as obovadas.

O recorte marginal incrementa a transpiração, as trocas gasosas e a atividade fotossintética das folhas juvenis no início da estação de crescimento, enquanto a temperatura é limitante (Royer & Wilf 2006). Por sua vez, a transpiração incrementa o caudal da corrente transpiratória, a absorção radicular e o transporte de nutrientes, e a sua concentração na margem da folha, com efeitos positivos na absorção de CO_2 (Li *et al.* 2016). Estes mecanismos, em conjunto, aumentam as vantagens seletivas do recorte marginal e os tipos mais superficiais de recorte profundo nos climas mais frios. Estudos empíricos mostram que a frequência de plantas com folhas recortadas é inversamente proporcional à temperatura média anual em muitas comunidades de plantas (Royer 2012).

O recorte profundo das folhas é uma característica comum a muitas plantas aquáticas com folhas submersas. Em vários *Ranunculus* (Ranunculaceae) aquáticos, as folhas submersas são laciniadas, mais profundamente recortadas do que as folhas flutuantes. Nas espécies de *Ranunculus* de águas rápidas (meios lóticos), os segmentos das folhas laciniadas submersas plicam pelo efeito da corrente, enquanto as espécies de meios lênticos são tridimensionais com os segmentos rígidos (Pizarro 1995). O recorte profundo das folhas tem duas funções: (i) reduz o risco de rotura e de degradação da folha, e (ii) aumenta a superfície da folha de contacto com a massa de água e, por essa via, a eficiência das trocas gasosas com o exterior e a absorção de nutrientes (Colmer *et al.* 2011).

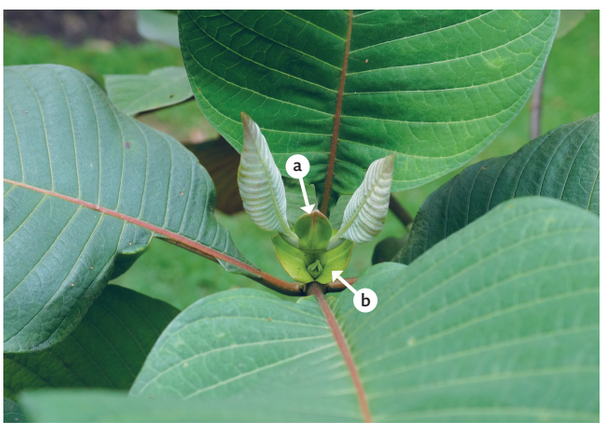


FIGURA 129
Função das estípulas. *Cinchona pubescens* (Rubiaceae) «quinino», árvore sul-americana fonte do quinino, um poderoso antipalúdico: a – estípulas livres interpeciolares a protegerem o gomo apical; b – estípulas já expandidas. [Fotografia do autor.]

A folha é um órgão evolutivamente lábil, *i.e.*, a forma da folha evolui rapidamente, sendo frequente encontrar plantas evolutivamente próximas (*e.g.*, do mesmo género) com folhas muito distintas. Esta constatação indicia que a forma da folha é intensamente trabalhada pela evolução porque tem um grande valor adaptativo (Nicotra *et al.* 2011).

Num mesmo habitat, a convergência evolutiva ao nível da forma não é uma inevitabilidade, sobretudo num órgão sujeito a um tão grande número de *trade-offs* evolutivos como a folha (Niklas 1988) , um assunto a retomar no volume II. Por exemplo, os problemas criados pela aridez a nível foliar têm várias soluções eficientes, a microfilia é uma delas – o indumento espesso e a caducifolia de estação seca são alternativas possíveis. Consequentemente, numa mesma comunidade vegetal, é possível observar, lado a lado, plantas do mesmo tipo fisionómico e sucesso reprodutivo aparentemente similar, com folhas de morfologia muito distinta. As correlações forma-função e forma-habitat ao nível da folha (e de outros órgãos das plantas) são reais, mas as exceções são muitas, porque as alternativas evolutivas eficientes são também muitas.

Apêndices folheares

As (i) estípulas, a (ii) ócrea, a (iii) lígula e as (iv) aurículas são os apêndices folheares mais frequentes e de maior interesse taxonómico. As **estípulas** inserem-se no pecíolo das folhas ou nos nós. São raras nas monocotiledóneas e frequentes nas 'dicotiledóneas'. As 'dicotiledóneas', geralmente, têm duas estípulas, uma de cada lado do pecíolo ou do nó. As folhas recompostas podem ter estípulas na base das folhas e **estipululas** na base das pínulas (Figura 114). Primordialmente, têm a função de proteger os meristemas apicais que estão na sua origem, ou os meristemas axilares após a expansão da folha onde se inserem (Figura 129).

As estípulas possuem, geralmente, uma forma laminar. As estípulas laminares são classificadas em função do local onde se inserem (*e.g.*, no pecíolo, no nó, por baixo da folha), da sua concrescência/adnação (*e.g.*, livres ou concrescentes, adnadas ao pecíolo), da forma e da dimensão. Em alguns grupos de plantas, as estípulas chegam a tomar forma e a dimensão de folhas (**estípulas foliáceas**) ou folíolos; *e.g.*, *Lotus* (Fabaceae). Estas espécies têm um importante papel na síntese de fotoassimilados para os frutos e sementes em formação situados na sua vizinhança (Bewley *et al.* 2013). Noutras espécies, podem estar metamorfoseadas em espinhos ou, mais raramente, em gavinhas («Metamorfoses da folha»). As estípulas das Polygonaceae estão soldadas numa estrutura membranácea tubular a envolver o caule, designada por **ócrea** (Figura 128-A). O tipo e a

posição das estípulas é muito importante na identificação de algumas famílias de ótimo tropical, mesmo na ausência de flores; *e.g.*, Rubiaceae. Evoluíram de forma independente em muitas linhagens de angiospérmicas. Por exemplo, as estípulas de Rubiaceae, Fabaceae e das Brassicaceae não homólogas (Bell 2008).

As **lígulas** são apêndices membranosos de origem epidérmica, por vezes reduzidos a uma fiada de pelos, situados no encontro da bainha com o limbo de muitas monocotiledóneas (Figura 128-B). Têm lígulas as Pontederiaceae, as Zingiberaceae, alguns *Allium* (Alliaceae) e, claro, a maioria das Poaceae (Dahlgren *et al.* 1985). Admite-se que tenham por função proteger a bainha da água da chuva ou de insetos fitófagos.

Na região onde se inserem as lígulas nas gramíneas – o **colar** (*collar*) – desenvolvem-se, por vezes, pequenos prolongamentos laterais que abraçam o colmo conhecidos por **aurículas**, muito úteis para distinguir os cereais antes da floração (Figura 131). Na folha adulta, o colar tem uma cor mais clara e contém células meristemáticas de um meristema intercalar foliar, funcional até ao momento em que a lígula é exposta à luz.

Cor, superfície e epifilia

As folhas são geralmente verdes, podendo, consoante a concentração relativa de pigmentos coloridos, mostrar-se amarelas, purpúreas, etc. As **folhas de sombra** são frequentemente maiores, mais delgadas, tenras, de um verde mais intenso (mais clorofila) e têm menos estomas por unidade de área do que as folhas expostas ao sol. Este padrão verifica-se intra e interespecificamente – tanto pode ter um controlo genético como resultar de plasticidade fenotípica.

Entre as plantas ornamentais são frequentes as cultivares, ou clones, de **folhas variegadas**[67] ou listadas de diversas cores, geralmente de origem quimérica; *e.g.*, *Agave americana* cv. Variegata (Asparagaceae, Agavoideae) («Quimeras»; Figura 315). Nas plantas não cultivadas, a **variegação** pode estar relacionada com uma redução dos estragos por herbivoria (Campitelli *et al.* 2007). As folhas (e outros órgãos) com tons azulados ou verde-mar dizem-se **glaucas** (Figura 139-B).

Pouco antes da abcisão (queda) das folhas, muitos constituintes folheares são desmantelados e deslocados para centros de crescimento ativo (*e.g.*, gemas) ou de armazenamento (*e.g.*, tronco), e as folhas mudam de cor. Nas plantas caducifólias, a desmobilização dos nutrientes das folhas é espoletada e sincronizada por fatores ambientais, o que explica a mudança, quase simultânea, da cor da copa das árvores dos bosques temperados de folha caduca no outono («Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes»).

A superfície das folhas e demais órgãos aéreos herbáceos – caules herbáceos e peças da flor – é muito diversa e, por isso, rica em informação taxonómica. O termo **epifilia** refere-se ao desenvolvimento de estruturas na superfície das folhas. Entre estas estruturas contam-se os (i) espinhos (na superfície ou na margem da folha), (ii) indumento, (iii) gemas adventícias e (iv)



FIGURA 130
Epifilia. Gemas adventícias foliares em *Bryophyllum* (*Kalanchoe*) *daigremontiana* (Crassulaceae). *N.b.*: folhas e raízes adventícias suspensas nas gemas adventícias. [Fotografia do autor.]



FIGURA 131
Distinguir os cereais temperados de outono-inverno pelas aurículas e pela lígula, na região do colar. Centeio (A) – aurículas e lígulas pequenas; aurículas glabras. **Trigo (B)** – aurículas médias, densamente pilosas. **Cevada (C)** – aurículas longas que abraçam o caule, glabras. A aveia não tem aurículas (sem fotografia) e, ao contrário das restantes espécies, as folhas enrolam no sentido oposto dos ponteiros do relógio. [Fotografias do autor.]

raízes adventícias. Os espinhos e o indumento foram tratados, respetivamente, nos pontos «Espinhos» e «Emergências. Indumento». A diferenciação de raízes, de gemas e, implicitamente, de caules adventícios nas folhas é raro. No *Bryophyllum* (*Kalanchoe*) *daigremontiana* (Crassulaceae) formam-se pequenas gemas com raízes pendentes na margem das folhas – em contacto com o solo dão origem a novos indivíduos (Figura 130).

Consistência da folha

Quanto à consistência, as folhas podem ser:

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

As plantas suculentas acumulam água no clorênquima e/ou num parênquima especializado – o hidrênquima (Male 2017).

Os termos carnudo e suculento e alguns aspectos ecofisiológicos da suculência foram discutidos no ponto «Situação e consistência do caule». A suculência das folhas, como a suculência dos caules, é uma conhecida adaptação à falta de água por razões climáticas e/ou edáficas; *e.g.*, aizoáceas nos desertos do SO de África; crassuláceas de afloramentos rochosos na Bacia Mediterrânica (Figura 132).

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

A *raison d'être* evolutiva da esclerofilia é muito debatida na literatura ecológica. Os **esclerofilos** (*sclerophylls*)[68/69]



FIGURA 132
Consistência da folha: folhas carnudas.
A) Folhas carnudas, equifaciais e cilíndricas de *Sedum hirsutum* (Crassulaceae).
B) *Suaeda vera* (Amaranthaceae) num sapal do Algarve (Portugal); *n.b.*: folhas carnudas cilíndricas. [A e B) Portugal; fotografias do autor.]



FIGURA 133
Consistência da folha: esclerofilia. Esclerofilos de *Quercus ilex* (Fagaceae). O *Q. ilex* é frequentemente confundido com a azinheira (*Q. rotundifolia*). O *Q. ilex* não ocorre em Portugal; distingue-se pelas folhas com uma elevada relação comprimento/largura e pelas sementes amargas. A azinheira é frequente nas áreas mais secas e quentes do país, em encostas declivosas e nos afloramentos calcários. [Fotografia do autor.]

contêm mais massa e energia por unidade de superfície fotossintética do que as folhas herbáceas. Por outro lado, as folhas com uma elevada relação massa/unidade de superfície, como as folhas gordas e as folhas esclerofilas, são fotossinteticamente menos eficientes (Wright *et al.* 2004). Tradicionalmente, admite-se que estes custos são mais do que compensados nas regiões mediterrânicas, com uma estação quente e seca prolongada. Nestas condições, a esclerofilia permite às plantas aproveitar os períodos invernais favoráveis à fotossíntese (em comparação com as plantas caducifólias) e, simultaneamente, ter um controlo mais apertado das perdas de água pelas folhas (transpiração) e, deste modo, prolongar a fotossíntese no período seco sob temperaturas favoráveis (Mooney & Dunn 1970). Outros autores valorizam a associação da esclerofilia com a resistência à cavitação causada por elevados défices de água no solo, a solos de baixa fertilidade (a queda da folha implica uma perda de nutrientes difíceis de reobter), à geada, a elevados níveis de radiação solar, ou à herbivoria (por serem pouco palatáveis) (*vd.* Blondel *et al.* 2010). É provável que a esclerofilia seja, afinal, uma resposta evolutiva pouco específica a um largo leque de stresses ambientais seletivamente convergentes, sob os quais folhas «caras» dos pontos de vista energético e nutricional, como são os esclerofilos, geram, no longo prazo, «lucros» superiores em fotoassimilados (Salleo & Nardini 2000). Num compto final, e frente a estratégias evolutivas alternativas (*e.g.*, folhas malacofilas caducifólias), a esclerofilia incrementa o sucesso ecológico e reprodutivo dos portadores em condições mediterrânicas.

Duração da folha

Tipologia

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

As plantas perenes lenhosas adotam duas estratégias na renovação da superfície fotossintética da canópia: (i) caducifolia e (ii) perenifolia (Figura 134). Nas plantas de **folha caduca** (= **caducifólias, decíduas**), a copa renova-se no início da estação favorável caindo as folhas, quase em simultâneo, no início da estação desfavorável. As plantas de folha caduca podem ser **caducifólias de inverno** ou de **estação seca**[70]. Uma boa parte da flora arbórea europeia é caducifólia de inverno; *e.g.*, Betulaceae (bidoeiros, amieiros e aveleiras), Salicaceae



FIGURA 134
Duração das folhas. **A)** Mangueira, uma planta perenifólia originária da Índia, hoje de distribuição pantropical. **B)** Marcescência foliar em *Quercus pyrenaica* (Fagaceae). **C)** Embondeiro (*Adansonia digitata*, Bombacaceae), uma espécie tropical africana caducifólia de estação seca. [A e C) Guiné-Bissau, B) Trás-os-Montes; fotografias do autor.]



FIGURA 135
Duração das folhas: *Faidherbia albida* (Fabaceae), uma árvore caducifólia de estação húmida, comum nas regiões tropicais de estação seca no NO de África. Na imagem a bolanha de Gabú (Guiné-Bissau) no início da estação das chuvas, com o arroz já semeado. Os frutos de *F. albida* são uma importante fonte de proteína para o gado na estação seca. As folhas caem a tempo de ser incorporadas no solo e os seus nutrientes utilizados pelo arroz. [Fotografia do autor.]

(salgueiros), Ulmaceae (ulmeiros) e numerosas Rosaceae arbustivas e arbóreas. O embondeiro, baobá (*Adansonia digitata*, Bombacoideae, Malvaceae) e tantas outras espécies das savanas e dos bosques tropicais com estação seca estão despidas de folhas no período seco do ano. A árvore tropical *Faidherbia albida* (Fabaceae), curiosamente, tem folha na estação seca e está despida de folhagem durante o período chuvoso. Esta invulgar fenologia deve-se ao facto da *F. albida* explorar lençóis freáticos mais ou menos superficiais durante a estação seca (Figura 135).

Nas plantas de **folha persistente** (= de folha perene, **perenifólias**), a copa apresenta-se revestida de folhas durante todo o ano. As plantas de folhagem perene geralmente não retêm folhas funcionais (*i.e.*, verdes) mais de 4 anos (Karlsson 1992). Este valor é, porém, muito variável. O cacaueiro emite novas folhas em ciclos de 40 dias, e as folhas persistem apenas 3 ou 4 ciclos, *ca.* 4-5 meses (Niemenak *et al.* 2010). As árvores jovens de mangueira mantêm folhas até aos ramos com 7 anos, e mais. Nas regiões com uma estação desfavorável bem marcada, a queda das folhas das plantas perenifólias é mais ou menos concentrada no tempo e antecede, ou ocorre em simultâneo, com a produção de novas folhas. Assim acontece, por exemplo, com a mangueira em África ou no Nordeste brasileiro, no início da estação das chuvas. Neste curto período, faz-se, via solo, a reciclagem dos nutrientes da planta.

As plantas **semicaducifólias** retêm parte das folhas durante a estação desfavorável, permanecendo muitas delas funcionais até à renovação da canópia no início do período de atividade vegetativa. O carvalho-cerquinho (*Quercus faginea* subspp., Fagaceae) é o exemplo mais conhecido da flora ibérica. A flora do Cerrado (Brasil) é rica em espécies semicaducifólias, podendo, consoante as condições ecológicas, a mesma espécie apresentar diferentes graus de semicaducifolia e, em casos extremos, funcionar como caducifólias de estação seca ou perenifólias (Soares Filho 2012). O mesmo fenómeno repete-se nas savanas africanas.

Não confundir semicaducifolia com marcescência. A retenção de órgãos secos – *e.g.*, folhas, sépalas, pétalas, frutos e frutificações – designa-se por **marcescência** (Figura 134-B,C). Os indivíduos jovens de carvalho-negral (*Q. pyrenaica*) têm folhas marcescentes provavelmente para proteger o câmbio do frio (a casca é ainda pouco espessa). Este carácter esbate-se e desaparece nos indivíduos adultos. No *Pinus halepensis* (Pinaceae) são marcescentes as pinhas e em muitas Lamiaceae os cálices.

Perenifolia *vs.* caducifolia: vantagens e desvantagens

A perenifolia tende a ser dominante nas regiões de clima benigno, muito frios ou com recursos escassos, difíceis de obter. A expressão da caducifolia é máxima em territórios com uma variação sazonal previsível da precipitação e/ou da temperatura, que se traduz numa alternância de períodos favoráveis ou desfavoráveis para a absorção de carbono (Reich *et al.* 1992).

Uma canópia de folhas largas e perenes é a estratégia ótima para as plantas lenhosas nas regiões do globo com um clima permanentemente favorável, ou quase, ao crescimento vegetal (*e.g.*, trópicos húmidos e regiões temperadas oceânicas) porque maximiza a fixação do carbono, não sendo necessário investir em folhas resistentes a condições ambientais extremas. A floresta boreal (taiga) e muitas formações lenhosas da alta-montanha de latitudes mais baixas são também dominadas ou codominadas por plantas perenifólias, neste caso, com folhas aciculares particularmente caras do ponto de vista energético (com uma elevada razão massa/superfície), fotossinteticamente pouco eficientes (nem que seja pelo efeito do frio). A retenção da folhagem permite que estas plantas possam tirar partido da radiação solar nos dias de sol invernais e, mal a primavera aqueça, uma enorme vantagem em territórios com estações de crescimento muito curtas. Por outro lado, os solos boreais e de alta montanha são pobres em nutrientes porque a matéria orgânica, pela ação do frio, decompõe-se lentamente. Nestas condições é vantajoso minimizar as perdas de nutrientes (Aerts 1995). Usei uma argumentação similar para explicar o sucesso da esclerofilia nas terras-baixas mediterrânicas.

A caducifolia é vantajosa nos trópicos com estação seca e nas regiões extratropicais com uma estação fria não demasiado longa. Aqui, é melhor renovar anualmente a canópia do que investir grandes quantidades de massa e nutrientes em folhas perenes, resistentes ao frio ou

à secura, fotossinteticamente ineficientes. A caducifolia também conserva água, pode reduzir os danos causados por insetos, e mantém uma canópia de folhas jovem e eficiente. Florescer sem folhas tem a vantagem de aumentar a eficiência da polinização pelo vento e por insetos.

Filotaxia

Num sentido lato, entende-se por **filotaxia** (= **inserção das folhas**) a descrição abreviada dos padrões de disposição espacial de estruturas foliares nas plantas; *e.g.*, nomofilos, brácteas, flores e peças da flor. Reconhecem-se três tipos fundamentais de filotaxia (Quadro 20 e Figura 136): folha (i) alterna, (ii) oposta e (iii) verticilada. O ângulo estabelecido entre duas folhas alternas sucessivas designa-se por ângulo de divergência φ, um conceito indispensável na descrição das múltiplas variantes de filotaxia alterna.

Numa mesma planta pode coexistir mais de um tipo de filotaxia. Os ramos juvenis de eucalipto têm folhas opostas e os adultos folhas alternas (Figura 139 C). Noutras plantas, as folhas dos ramos verticais (ramos ortotrópicos) são alternas helicoidais e as dos ramos próximos da horizontalidade (ramos plagiotrópicos) alternas disticadas. A filotaxia permite distinguir no campo a *Castanea sativa* dos híbridos de C. *sativa* x C. *crenata* ou C. *sativa* x C. *molissima* usados como porta-enxertos resistentes à tinta (Lespinasse & Leterme 2011; Figura 137).

A regularidade da disposição das folhas nas plantas tem sido estudada pelos botânicos desde o século XVII.

FIGURA 20
Tipologia filotáxica

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

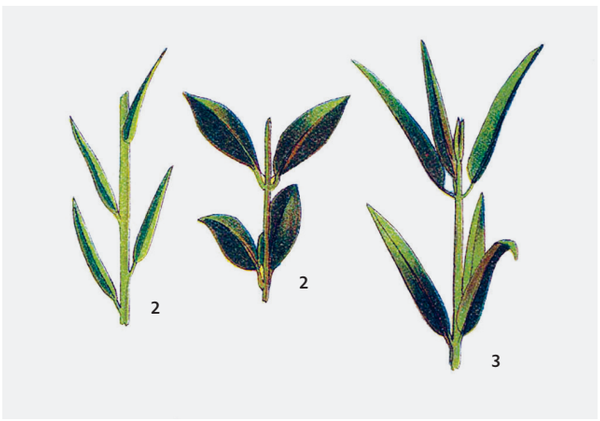


FIGURA 136
Tipologia filotáxica: 1 – Folhas alternas; 2 – Folhas oposto-cruzadas; 3 – folhas verticiladas [Coutinho (1898).]

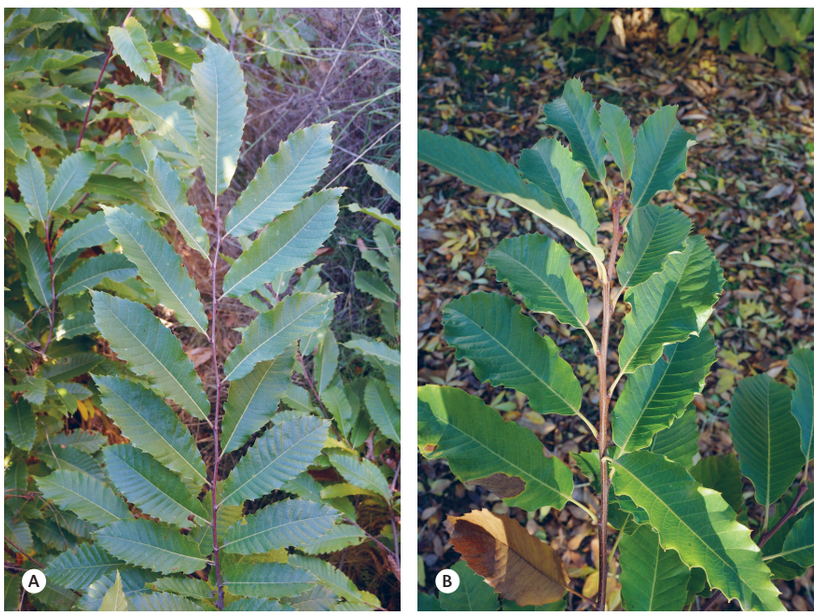


FIGURA 137
Filotaxia: uso taxonómico. **A)** Ramos do ano de castanheiro-europeu (*Castanea sativa*, Fagaceae). **B)** Híbrido C. *sativa* x C. *mollissima*. Geralmente, os ramos plagiotrópicos de C. *sativa* têm gomos inseridos helicoidalmente e folhas pseudodísticas; nos híbridos com castanheiros asiáticos ou americanos, os gomos e folhas têm uma filotaxia disticada. [Fotografias do autor.]



FIGURA 138
Espirais de Fibonacci. A *Araucaria araucana* (Araucariaceae) tem uma espiral 5/13: entre duas folhas sobrepostas decorrem 5 espirais com 13 folhas (contando apenas uma das folhas dos extremos da espiral). [Fotografia do autor.]

A disposição espacial das folhas é representada por um rácio em que o numerador corresponde ao número de espirais necessárias até à sobreposição de duas folhas (quando observadas do topo do caule), e o denominador ao número de folhas que medeiam duas folhas sobrepostas. Por exemplo, o rácio ²⁄₅, característico de plantas como os carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) ou a cerejeira, significa que são necessárias duas espirais para que duas folhas se sobreponham e entre estas contam-se cinco folhas (contando apenas uma das folhas dos extremos da espiral). A amendoeira, os salgueiros e a *Araucaria araucana* (Araucariaceae) têm um rácio 5/13 (Figura 138).

Na Natureza, observam-se os rácios (**espirais de Fibonacci**) ½, ⅓, ²⁄₅, ³⁄₈, ⁵⁄₁₃, ⁸⁄₂₁, etc. Constata-se que o denominador de cada rácio corresponde à soma dos dois denominadores imediatamente anteriores – *e.g.*, 13 = 8+5 ou 21 = 13+8 – perfazendo a sequência numérica principal de Fibonacci. A divisão entre denominadores sucessivos – *e.g.*, 3/2, 5/3, 8/5, 13/8, etc. – converge no número de Fibonacci ou proporção áurea, 0,618034, usada em arquitetura desde a Antiguidade e recorrente na organização de muitos seres vivos (*e.g.*, conchas de *Nautilus*, Nautilidae). O numerador segue a mesma lógica numérica do denominador. A sequência de ângulos 360 °*½, 360 °*⅓, 360 °*²⁄₅, etc., por sua vez, converge no chamado **ângulo de Fibonacci**.

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

Ptixia e vernação

Entende-se por **ptixia** (*ptixys*) a forma como os esboços folheares se dobram, individualmente, nos gomos. A **vernação** (= prefolheação ou prefoliação; *vernation*) é um conceito distinto de ptixia porque se refere ao arranjo das folhas, umas em relação às outras, no gomo folhear (Bell 2008; Keller 2004)[71]. O estudo da ptixia e da vernação envolve o corte transversal de gemas dormentes ou recém-abrolhadas, e a sua observação à lupa (Figuras 169 e 170). Uma vez que a terminologia é comum, a ptixia e a vernação são detalhadas no ponto dedicado à «Ptixia e vernação» da flor.

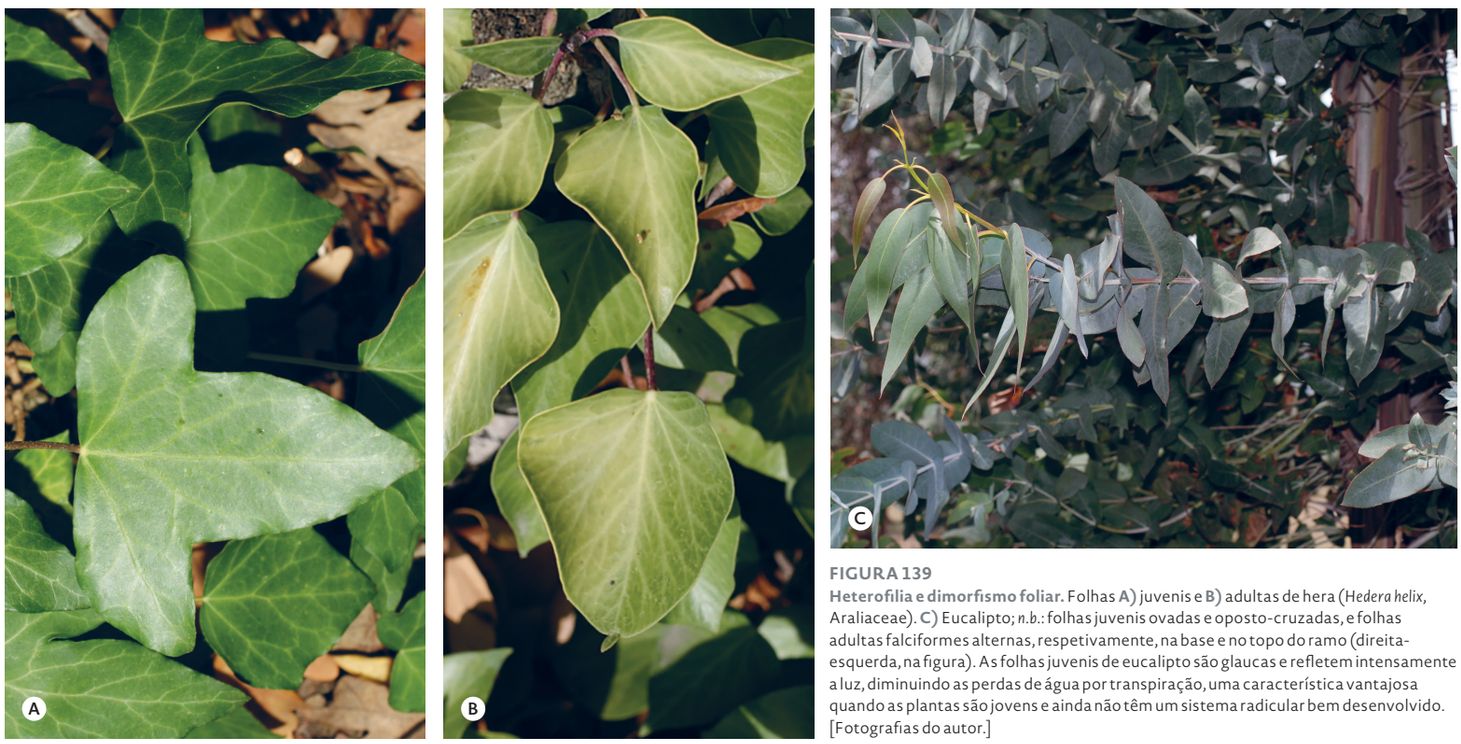


FIGURA 139
Heterofilia e dimorfismo foliar. Folhas **A)** juvenis e **B)** adultas de hera (*Hedera helix*, Araliaceae). **C)** Eucalipto; *n.b.*: folhas juvenis ovadas e oposto-cruzadas, e folhas adultas falciformes alternas, respetivamente, na base e no topo do ramo (direita-esquerda, na figura). As folhas juvenis de eucalipto são glaucas e refletem intensamente a luz, diminuindo as perdas de água por transpiração, uma característica vantajosa quando as plantas são jovens e ainda não têm um sistema radicular bem desenvolvido. [Fotografias do autor.]

Heterofilia

As plantas **heterofilas** possuem dois ou mais tipos morfológicos de folhas. A heterofilia está frequentemente associada ao fenómeno da juvenilidade («Juvenilidade. Indução e diferenciação florais»). As folhas juvenis e adultas de *Hedera helix* (Figura 139 A e B), de eucalipto (Figura 139 C) ou de azinheira (*Quercus rotundifolia*) são muito distintas. O dimorfismo folhear é igualmente evidente, ocorre em muitas plantas aquáticas entre as folhas submersas e flutuantes. Nas regiões secas, é frequente as primeiras folhas serem maiores e com menos pelos do que as folhas formadas no final da estação de crescimento, com défices acentuados de água no solo.

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

Metamorfoses da folha

Tipos

Dos três órgãos fundamentais das plantas, a folha é o órgão evolutivamente mais versátil na forma e na função. Muito já foi dito neste capítulo sobre tipos de folha e a sua função, por exemplo, a respeito do limbo, da consistência ou da duração da folha. A bibliografia é pródiga em exemplos de adaptações especializadas ao nível da folha que estão ainda por examinar. No Quadro 21 e no Quadro 22 (Figura 140), discrimino alguns dos mais relevantes. As subtilezas morfológicas e adaptativas dos bolbos e bolbilhos e das armadilhas das plantas insetívoras são discutidas nos parágrafos que se seguem. Os antofilos são a mais notável e surpreendente metamorfose folhear («Flor»).

Bolbos e bolbilhos

Os **bolbos** (***bulbs***) são constituídos por um caule curto (**prato ou disco do bolbo**; ***basal plate***) determinado, revestido por **folhas de reserva**, geralmente vertical e de entrenós curtíssimos, capaz de emitir raízes adventícias muitas vezes contrácteis na base. As folhas de reserva podem (nas **folhas escamiformes de reserva**), ou não, estar reduzidas à bainha. Os **bolbilhos** (***bulbils***) são pequenos bolbos ou cormos destacáveis da planta-mãe, diferenciados numa inflorescência (*e.g.*, *A. vineale* [Alliaceae] e sisal) ou na axila de folhas basais (*e.g.*, alho e *Poa bulbosa* [Poaceae]) (Figura 142). Um bolbo contém um meristema apical auxiliado por um número variável de meristemas axilares.

Os bolbos podem ser interpretados como gemas dormentes autónomas de grande dimensão adaptadas à propagação vegetativa. Reconhecem-se três tipos de bolbos: (i) entunicados, (ii) escamosos e (iii) bolbos de bolbilhos (Figuras 141 e 142). Os **bolbos entunicados** possuem um grande número de folhas carnudas de reserva perfeitamente sobrepostas, exteriormente envolvidas por uma ou mais folhas membranosas (**túnicas**). As folhas de reserva podem ser escamiformes





FIGURA 140
Metamorfoses da folha.
A) Gavinhas foliares de *Vicia angustifolia* (Fabaceae).
B) Filódios de *Acacia melanoxylon* (Fabaceae, Mimosoideae).
[Fotografias do autor.]

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

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

As bulbosas bienais fazem um ciclo de vida peculiar. Tomemos como exemplo uma aliácea bem conhecida: a cebola. A cebola propaga-se por semente. Nas regiões com uma estação fria, semeia-se em viveiro no final do outono ou no inverno. Na primavera, numa data regulada pelos riscos de geada, levantam-se as plântulas (cebolo) de bolbo ainda incipiente para transplantar em local definitivo. Os bolbos param de crescer 3-5 meses depois, entram em dormência e são colhidos. A genética, a rega e a chuva têm um importante papel na duração deste processo. Está concluído o primeiro ano do ciclo biológico da cebola. Temperaturas muito altas ou muito baixas mantêm os bolbos em dormência, no campo ou em armazém (Meidema 1994). Quanto mais espessa a túnica e mais tardia a cultivar, mais profunda e duradoura a dormência dos bolbos. Os bolbos que permanecem no solo, consoante as cultivares e as condições ambientais, desmobilizam as reservas acumuladas nas folhas e grelam (emitem novas folhas) entre as primeiras chuvas outonais e o final do inverno. Na primavera da segunda estação de crescimento é produzido um escapo encimado por uma umbela de flores – a frutificação e a senescência dão-se com a chegada da estação quente. O ciclo reinicia-se novamente por semente. As sementes expostas aos calores do verão dão origem a bolbos, seguem um ciclo bienal; as sementes armazenadas a temperaturas muito baixas sofrem um processo de vernalização e florescem



FIGURA 141
Bolbo e cormo:
1 – bolbo entunicado (corte longitudinal), *n.b.*: bolbo envolvido por folhas membranosas (túnicas) e raízes adventícias fasciculadas inseridas no prato do bolbo;
2 – bolbo entunicado (cortes longitudinal e transversal); *n.b.*: prato do bolbo e folhas escamiformes de reserva carnudas;
3 – bolbo escamoso;
4 – cormo (= bolbo sólido) [Coutinho (1898).]

QUADRO 21
Metamorfoses mais frequentes da folha

Tipo	Descrição/ Exemplos
Antófilos	Peças da flor
Filódios	Folhas reduzidas a um pecíolo (*e.g.*, espargos [*Asparagus*, Asparagaceae]) ou a um ráquis (*e.g.*, *Acacia*, Fabaceae) dilatado e achatado, semelhante a um limbo foliar; a presença de meristemas axilares comprova a natureza foliar dos filódios; geralmente, os filódios são uma adaptação à secura. Em muitas *Acacia* observam-se ramos com filódios, folhas recompostas e folhas de morfologia intermédia, com um filódio encimado por uma ou mais pínulas («Divisão ou composição da folha»).
Folhas de reserva	Os bolbos e bolbilhos estão revestidos de folhas de reserva.
Espinhos	As folhas podem estar reduzidas a espinhos – **espinhos foliares** – de origem peciolar ou estipular («Espinhos»); os espinhos têm uma ontogénese distinta das emergências espinhosas dispersas na margem ou no limbo das folhas epinescentes («Emergências. Indumento»). Os espinhos das Cactaceae são o melhor exemplo.
Gavinhas foliares	Folhas modificadas adaptadas a envolver ramos ou outros tipos de suporte; presentes em muitas lianas. As gavinhas de origem foliar podem resultar da modificação do limbo de uma folha simples, de um ou mais folíolos de uma folha composta (*e.g.*, ervilhacas [*Vicia*, Fabaceae]), ou, muito raramente, de estípulas (*e.g.*, *Smilax*, Smilacaceae).
Armadilhas de origem foliar	Estruturas de captura de presas características de plantas carnívoras.
Folhas absorventes	Os 'pteridófitos' aquáticos do género *Salvinia* (Salviniaceae) diferenciam folhas filiformes cobertas de pelos que desempenham a função absorvente das raízes.

QUADRO 22
Tipos de armadilhas das plantas carnívoras

Tipo	Exemplos
Armadilhas pegajosas ou adesivas	As folhas dos géneros *Drosophyllum* (Drosophyllaceae) e *Drosera* (Droseraceae) têm pelos glandulares pegajosos (Figura 42-B); em *Pinguicula* (Lentibulariaceae), toda a superfície das folhas é pegajosa.
Armadilhas articuladas	*Dionaea muscipula* (Droseraceae), uma carnívora norte-americana.
Armadilhas escorregadias	Géneros extra-europeus *Sarracenia* (Sarraceniaceae) e *Nepenthes* (*Nepenthaceae*) (Figura 143-A).
Armadilhas por sucção	*Utricularia* (Utriculariaceae), um género cosmopolita (Figura 143-B).

na primavera do primeiro ano, curto-circuitando a fase de bolbo, *i.e.*, funcionam como plantas anuais («Indução, iniciação e diferenciação florais»).

A cabeça-de-alho (A. *sativum*, Alliaceae) corresponde a um terceiro tipo de bolbo para o qual proponho a designação **bolbo de bolbilhos** (Figura 142-A). Os bolbilhos (dentes de alho) são constituídos, de fora para dentro, por uma folha externa membranosa (túnica que corresponde a um profilo), que reveste uma espessa folha carnuda tubulosa, no interior da qual se abrigam uma folha parcialmente desenvolvida e 3-4 esboços foliares não carnudos, dispostos em torno de um meristema apical. Os bolbilhos desenvolvem-se na axila das bainhas dos nomofilos do alho; cada nomofilo axila 1-7 bolbilhos (Kothari *et al.* 1983). Na base dos bolbilhos ocorre uma zona de abcisão que facilita a fragmentação dos bolbilhos. O A. *neapolitanum* (= *Nothoscordum inodorum*, Alliaceae) repete aproximadamente a mesma morfologia. Há milhares de anos, desde que foi domesticado nas estepes asiáticas a partir de um ancestral ainda desconhecido, que o alho é cultivado como uma cultura anual e propagado vegetativamente por bolbilhos. A plantação geralmente faz-se em pleno inverno para escapar à competição pelas infestantes.

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

Armadilhas de origem foliar e caulinar

As plantas ditas carnívoras servem-se de armadilhas de origem foliar, mais raramente caulinar, para capturar insetos ou pequenos organismos multicelulares. A carnivoria é entendida como uma adaptação a habitats pobres em nutrientes; *e.g.*, turfeiras. As utriculárias (Utricularíaceae) capturam e digerem sobretudo algas verdes de fitoplâncton, portanto, talvez fosse mais apropriado considerá-las como plantas herbívoras (Peroutka *et al.* 2008). Os principais tipos de armadilhas estão descritos no Quadro 22 (Figura 143).





FIGURA 142
Bolbilhos.
A) Alho (*Allium sativum*, Alliaceae): a) corte transversal de um bolbo de bolbilhos; b) corte longitudinal de um bolbilho, *n.b.*: prato do bolbilho e gema envolvida por esboços de folhas; c) corte transversal de um bolbilho a evidenciar folha carnuda cilíndrica. **B)** Bolbilhos de *Poa bulbosa* (Poaceae): resultam do engrossamento da parte basal das bainhas das folhas; o conjunto pode ser interpretado como um bolbo laxo de bolbilhos; *n.b.*: os bolbilhos resultam de um intenso afilhamento ocorrido durante o inverno. [Fotografias do autor.]



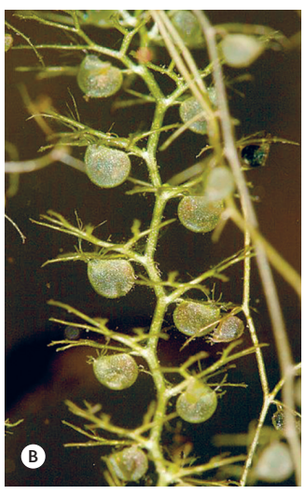


FIGURA 143
Armadilhas das plantas carnívoras. A) Armadilha escorregadia de *Nepenthes x ventrata* (Nepenthaceae); *n.b.*: parte distal da folha metamorfoseada numa armadilha escorregadia em forma de jarra (**ascídeo**) com uma tampa que evita a entrada da água da chuva e a diluição do conteúdo. **B) Armadilhas por sucção** (utrículos, com *ca.* 3,5 mm de diâmetro) de origem caulinar da planta aquática *Utricularia australis* (Utricularíaceae). [A) Fotografia do autor; B) Cortesia de Miguel Porto, Flora-On.]

6. INFLORESCÊNCIA

NATUREZA E FUNÇÕES DA INFLORESCÊNCIA

Definição e função da inflorescência

A **inflorescência** é um sistema de caules com uma ou mais flores (Classen-Bockhoff 2001). Somente as angiospérmicas têm inflorescências. A sua diferenciação a nível meristemático foi abordada no ponto «Meristemas». A inflorescência é um dos tópicos mais difíceis e conflituosos da organografia vegetal (Prenner *et al.* 2009, Claßen-Bockhoff & Bull-Hereñu 2013). As dificuldades em torno da arquitetura das inflorescências vão para além da inconsistência terminológica: muitas inflorescências são *per se* difíceis de interpretar ou não estão ainda suficientemente compreendidas para serem enquadráveis nos tipos definidos na bibliografia. Para escapar a estas dificuldades, as Floras e monografias evitam, muitas vezes, qualificar as inflorescências, ficando-se por descrições vagas do tipo «inflorescência racemosa» (afim do cacho) ou «inflorescência corimbiforme» (semelhante a um corimbo).

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

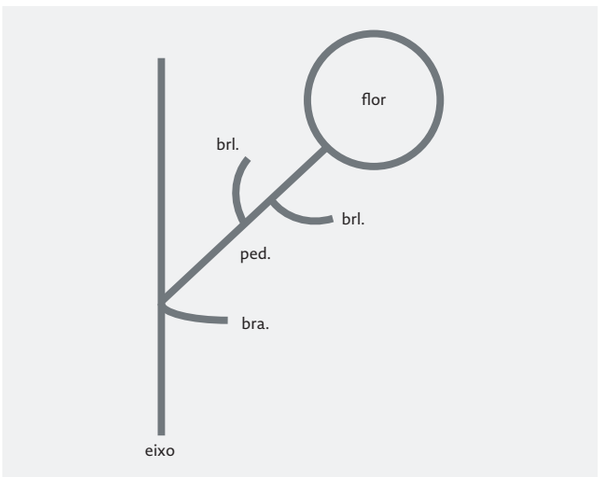


FIGURA 144
Componentes da inflorescência. Legenda: bra. – bráctea, brl. – bractéola, ped. – pedicelo. [Original]

Tendo como referência flores isoladas e esparsas na canópia, as flores agrupadas em inflorescências são uma forma mais eficiente de atrair e cativar os polinizadores («Geitonogamia») porque o mesmo efeito (por flor ou primórdio seminal) é obtido com um menor investimento em energia. Com as flores organizadas em inflorescências, as plantas podem desviar recursos das corolas e de outras estruturas especializadas na atração de polinizadores, e investir em mais flores sem pôr em perigo a visitação dos polinizadores. Para aumentar a visibilidade, em algumas espécies, as inflorescências estão guarnecidas de brácteas coloridas e outros de elementos de atração, chegando a simular grandes flores («Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses»). A concentração das flores em inflorescências é particularmente vantajosa nos territórios com uma disponibilidade temporalmente curta de polinizadores e de recursos para produzir frutos e sementes. No ponto «Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores», explico como certas inflorescências promovem a polinização cruzada.

As inflorescências densas de flores pequenas, como os capítulos das asteráceas ou as umbelas compostas das umbelíferas, diminuem os riscos de predação dos primórdios seminais ao criarem uma superfície compacta de flores que mantém os ovários afastados de insetos com armaduras trituradoras (*e.g.*, coleópteros) (Figuras 147-A, H, 152-A e 281-E, G; Grant 1950).

Constituição da inflorescência

Nos tipos mais complexos de inflorescência reconhecem-se os seguintes componentes (Figura 144):

- **Eixo** – troço de caule onde se inserem as flores ou as ramificações de uma inflorescência;
- **Pedúnculo** – porção de caule que sustenta uma flor solitária (inflorescência solitária) ou uma inflorescência grupada (*v.i.*);
- **Bráctea** – hipsofilo que axila um eixo ou uma flor;
- **Bractéolas** – hipsofilo que precede, mas não axila, uma flor ou um eixo de uma inflorescência;
- **Flores** e respetivos **pedicelos**.

Eixo, pedúnculo e pedicelo

Nas inflorescências simples, as flores inserem-se diretamente num **eixo primário**. Quando o eixo primário

de uma inflorescência é bem definido, este pode ser designado por **ráquis**[72]. Nas inflorescências ramificadas (inflorescências compostas, *v.i.*) identificam-se um ou mais eixos primários e secundários e, eventualmente, eixos de ordem superior.

Numa inflorescência grupada reserva-se o termo **pedicelo** para o pequeno caule que suporta cada uma das flores. Se as flores não têm pedicelo (flores sésseis), então o mesmo acontece com o fruto. Curiosamente, diz-se e escreve-se «o pedúnculo do fruto», e jamais «o pedicelo de um fruto», uma inconsistência terminológica sem solução (D. Espírito-Santo, com. pessoal). As **inflorescências sésseis** não têm pedúnculo.

Brácteas e bractéolas

A morfologia das brácteas e bractéolas varia de espécie para espécie, de indivíduo para indivíduo, ou, no mesmo indivíduo, de inflorescência para inflorescência e ao longo da inflorescência. As brácteas podem ser semelhantes aos nomofilos, outras são muito grandes ou, então, reduzidas a pequenas escamas ou espinhos, sendo possíveis todo o tipo de morfologias intermédias. Alguns tipos de brácteas, ou de estruturas bracteolares,

QUADRO 23
Alguns tipos particulares de brácteas e estruturas bracteolares

Tipo	Descrição
BRÁCTEAS	
Brácteas florais	Brácteas em cuja axila se insere uma flor, pedicelada ou não; tipo mais frequente de brácteas.
Brácteas involucrais	Brácteas verticiladas que envolvem uma ou mais flores, ou uma ou mais ramificações da inflorescência, geralmente sem as axilarem de forma evidente. *E.g.*, brácteas que revestem exteriormente os capítulos das Asteraceae e as umbelas das Apiaceae.
Espata	Bráctea de grandes dimensões, frequentemente colorida e vistosa, que envolve certas inflorescências. Surgem solitárias (*e.g.*, Araceae [Figura 147-E] e palmeiras [Arecaceae]), ou aos pares (*e.g.*, muitas espécies de alhos [gen. *Allium*, Alliaceae]).
ESTRUTURAS BRACTEOLARES	
Cúpula	Estrutura bracteolar característica da família Fagaceae: em *Castanea* e *Fagus*, um ouriço com 4 valvas; em *Quercus* com a forma de taça, rija e coberta por numerosas brácteas imbricadas e inferiormente concrescentes (Figura 145-C, D).
Epicálice	Pequeno grupo de bractéolas, livres ou concrescentes, localizado na base do cálice diferenciando como que um segundo cálice. Frequente em muitas Malvaceae e em várias Rosaceae (*e.g.*, morangueiros [*Fragaria*]) (Figura 145-A).
Invólucro	Conjunto de brácteas involucrais que nas asteráceas revestem exteriormente um capítulo. Nas umbelíferas, o conjunto de brácteas situado na base de uma umbela composta (Figura 145-B).



FIGURA 145
Brácteas e estruturas bracteolares.
A) Bractéolas organizadas num epicálice no malvaísco (*Alcea rosea*, Malvaceae). **B)** Invólucro no girassol *Helianthus annuus* (Asteraceae) «girassol». **C)** Cúpula em Quercus coccifera (Fagaceae) «carrasco». **D)** Cúpula (ouriço) de castanheiro com três frutos (castanhas). [Fotografias do autor.]

merecem uma designação especial (Quadro 23, Figura 145). As glumas e glumelas que compõem as espiguetas das gramíneas são também brácteas («Inflorescências das gramíneas»).

Proteger os meristemas que dão origem às ramificações da inflorescência ou às flores é a função primordial das brácteas. A poinsétia (*Euphorbia pulcherrima*, Euphorbiaceae), as *Bougainvillea* (Nyctaginaceae) e as *Mussaenda* (Rubiaceae) têm brácteas de grande dimensão e cores berrantes para atrair polinizadores (Figura 146). Na frutificação, as brácteas podem envolver e proteger os frutos (*e.g.*, Fagaceae, aveleira e milho-graúdo), ou facilitar a sua dispersão (*e.g.*, brácteas com ganchos de *Arctium minus* [Asteraceae]). As brácteas escamiformes serão, muitas vezes, caracteres não funcionais, *i.e.*, resíduos evolutivos sem uma função atual evidente.

As bractéolas são profilos, por isso, quando presentes, são solitárias nas monocotiledóneas e nas dicotiledóneas basais e, geralmente, duas nas eudicotiledóneas (Prenner *et al.* 2009). As bractéolas axilam um meristema que pode a qualquer momento ser ativado, convertendo-se, então, as bractéolas em brácteas. Nas inflorescências cimosas, uma bractéola de cuja axila emirja um eixo é, em simultâneo, uma bractéola em relação ao eixo onde se insere e uma bráctea em relação ao eixo axilado (Figura 147-J).



FIGURA 146
Brácteas que atraem polinizadores. *Mussaenda* sp. (Rubiaceae). [Escarpa da Chela, Angola; fotografia do autor.]

TIPOS DE INFLORESCÊNCIA

Critérios de classificação das inflorescências

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

As inflorescências são classificadas de acordo com os critérios explicitados no Quadro 24. Em seguida, discuto as inflorescências simples e as inflorescências compostas *per se*, e dentro destas alguns tipos especializados. A Chave dicotómica 3 é um resumo dos dois próximos pontos.

Inflorescências simples

Tradicionalmente, as inflorescências grupadas simples dividem-se de acordo com o modelo de alongamento/ramificação em dois grandes grupos: (i) inflorescências determinadas e (ii) indeterminadas («Alongamento rameal»; Quadro 25, Figuras 147 e 148). A discriminação de inflorescências determinadas e indeterminadas é difícil sem a presença de brácteas e bractéolas, e em agregados densos e compactos de flores.

Nas **inflorescências determinadas** (= **definidas**, **simpodiais**, **centrífugas** ou **cimosas**), o meristema da inflorescência diferencia-se rapidamente numa flor, *i.e.*, tem um crescimento determinado. Na axila da(s) bractéolas(s)

QUADRO 24
Tipologia de inflorescências grupadas

Critério/tipo	Descrição
DETERMINAÇÃO	
Inflorescências determinadas	Eixos culminados por uma flor; alongamento/ramificação simpodial.
Inflorescências indeterminadas	Eixos de crescimento indeterminado; alongamento/ramificação monopodial.
RAMIFICAÇÃO	
Inflorescências simples	Inflorescências com flores sésseis ou pediceladas, diretamente inseridas num eixo não ramificado.
Inflorescências compostas	Inflorescências ramificadas, com ramos (eixos) secundários, por vezes de ordem superior (terciários, quaternários, etc.).
POSIÇÃO NOS CAULES	
Inflorescências axilares	Situadas numa posição lateral, na axila de uma folha.
Inflorescências terminais	Situadas na extremidade de um caule.
PRESENÇA DE BRÁCTEAS	
Inflorescências bracteadas	Inflorescências com brácteas; tipo mais frequente. Nas **inflorescências folhosas**, as brácteas assemelham-se aos nomofilos.
Inflorescências ebracteadas	Inflorescências sem brácteas.

CHAVE DICOTÓMICA 3
Inflorescências simples

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

QUADRO 25
Tipos de inflorescências grupadas simples

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

localizadas abaixo da flor emerge uma nova flor. Este processo repete-se duas ou mais vezes nas inflorescências definidas compostas. Nas inflorescências definidas, todos os eixos terminam numa flor e a ramificação é de tipo simpodial.

Nas **inflorescências indeterminadas** (= **indefinidas**, **monopodiais**, **centrípetas** ou **racemosas**), o meristema apical do eixo principal origina periodicamente flores em posição lateral, ou, nas inflorescências compostas, ramificações com flores. Findo o período de crescimento, o meristema aborta, dando geralmente origem a um pedicelo sem flor na extremidade da inflorescência. Nas inflorescências indeterminadas, as flores abrem de baixo para cima (evidente nos cachos e espigas) ou de fora para dentro (nos capítulos, umbelas e corimbos); o alongamento/ramificação é de tipo monopodial.

Nos cachos e corimbos fechados, o meristema da inflorescência é de início indeterminado, extinguindo-se numa flor no final da diferenciação da inflorescência (Figura 151). Trata-se de uma condição intermédia entre as inflorescências determinadas e indeterminadas. A macieira e a pereira produzem **cachos fechados**. Nestas inflorescências, a flor apical – a **flor-rei** (*king flower*) – tende a produzir frutos maiores e de melhor qualidade porque está no enfiamento direto dos feixes vasculares. A inflorescência da videira-europeia e a panícula de espigueta das gramíneas são cachos fechados de cachos fechados (*v.i.*).

FIGURA 147
Inflorescências simples.
Indeterminadas:
A) cacho (*Legousia scabra*, Campanulaceae);
B) cacho (*Capsella bursa-pastoris*, Brassicaceae);
C) espiga (*Piper sp.*, Piperaceae);
D) amento (*Corylus avellana*, Betulaceae);
E) espádice protegido por uma espata (*Arum italicum*, Araceae);
F) umbela (*Allium ampeloprasum*, Alliaceae);
G) capítulo (*Combretum lecardii*, Combretaceae);
H) capítulo (*Taraxacum* sp., Asteraceae), *n.b.*: brácteas involucrais a envolver o capítulo.
Determinadas:
I) monocásio (*Iris germanica*, Iridaceae);
J) dicásio (*Hypericum* x *hidcoteense*, Hypericaceae).
[C) Goiás, Brasil; G) Guiné-Bissau; restantes fotografias provenientes de Portugal continental; fotografias do autor.]



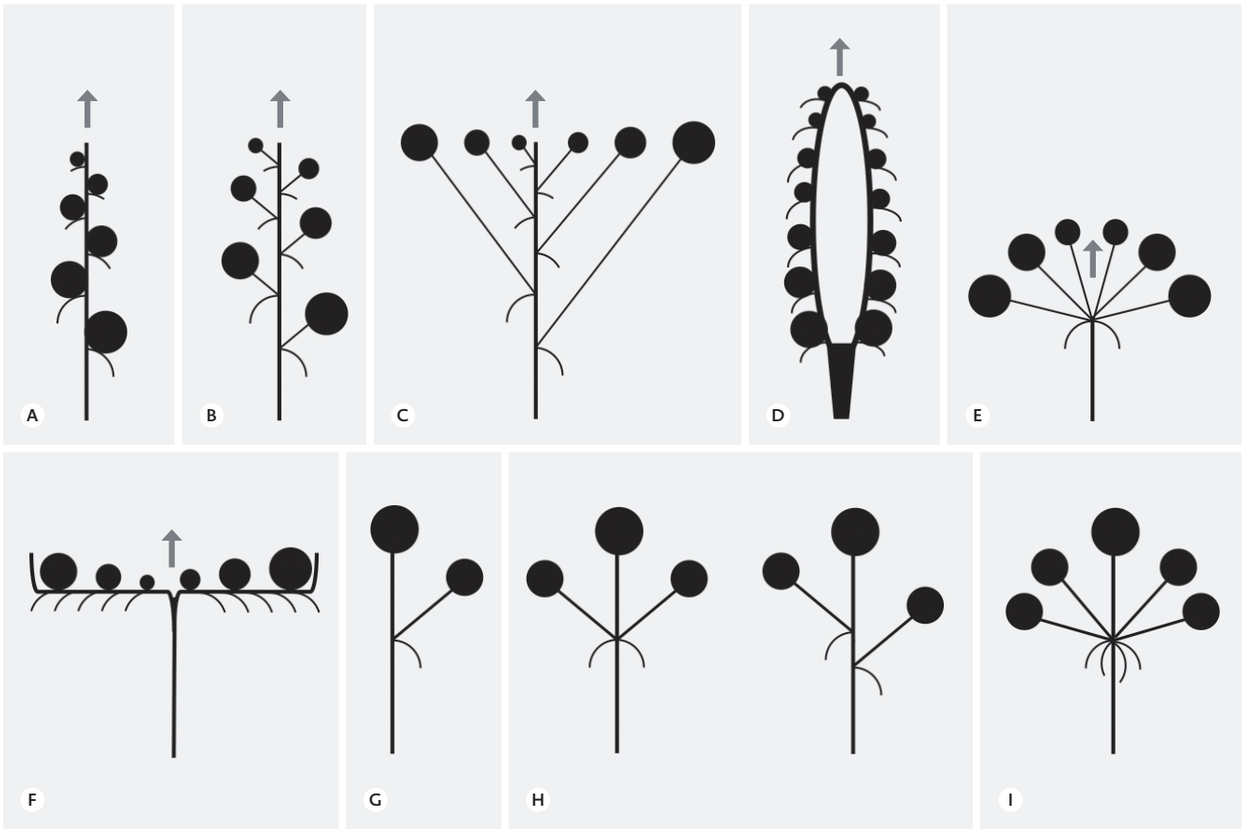


FIGURA 148
Representação esquemática de inflorescências grupadas simples. Inflorescências indeterminadas: **A)** espiga; **B)** cacho; **C)** corimbo; **D)** espádice; **E)** umbela; **F)** capítulo. **Inflorescências determinadas:** **G)** monocásio; **H)** dicásio numa planta de folhas opostas (à esquerda) e de folhas alternas (à direita); **I)** pleiocásio. Seta cinzenta – crescimento indeterminado. [Originais]

Inflorescências compostas

Para Troll (1964), as **inflorescências simples** têm apenas um eixo de primeira ordem; as **inflorescências compostas** envolvem eixos de segunda ordem ou de ordem superior[73]. Nas inflorescências compostas constituídas por **inflorescências parciais** evidentes, a inflorescência, no seu todo, designa-se por **sinflorescência**. As inflorescências parciais podem ser do mesmo tipo da inflorescência de primeira ordem (*e.g.*, umbela de umbelas, cachos de cachos e dicásio de dicásios[74]) ou não (*e.g.*, cacho de espigas e corimbo de capítulos) (Quadro 26, Figuras 149 e 152). A complexidade das inflorescências compostas é, por vezes, notável (Figura 150). Mais, as inflorescências compostas podem envolver tipos determinados com tipos indeterminados de inflorescência, como é o caso do tirso e da panícula de espiguetas. Nas inflorescências compostas, os eixos de ordem superior são, tendencialmente, alternos ou opostos, respetivamente, nas plantas de filotaxia alterna ou oposta.

QUADRO 26
Tipos maiores de inflorescências compostas

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

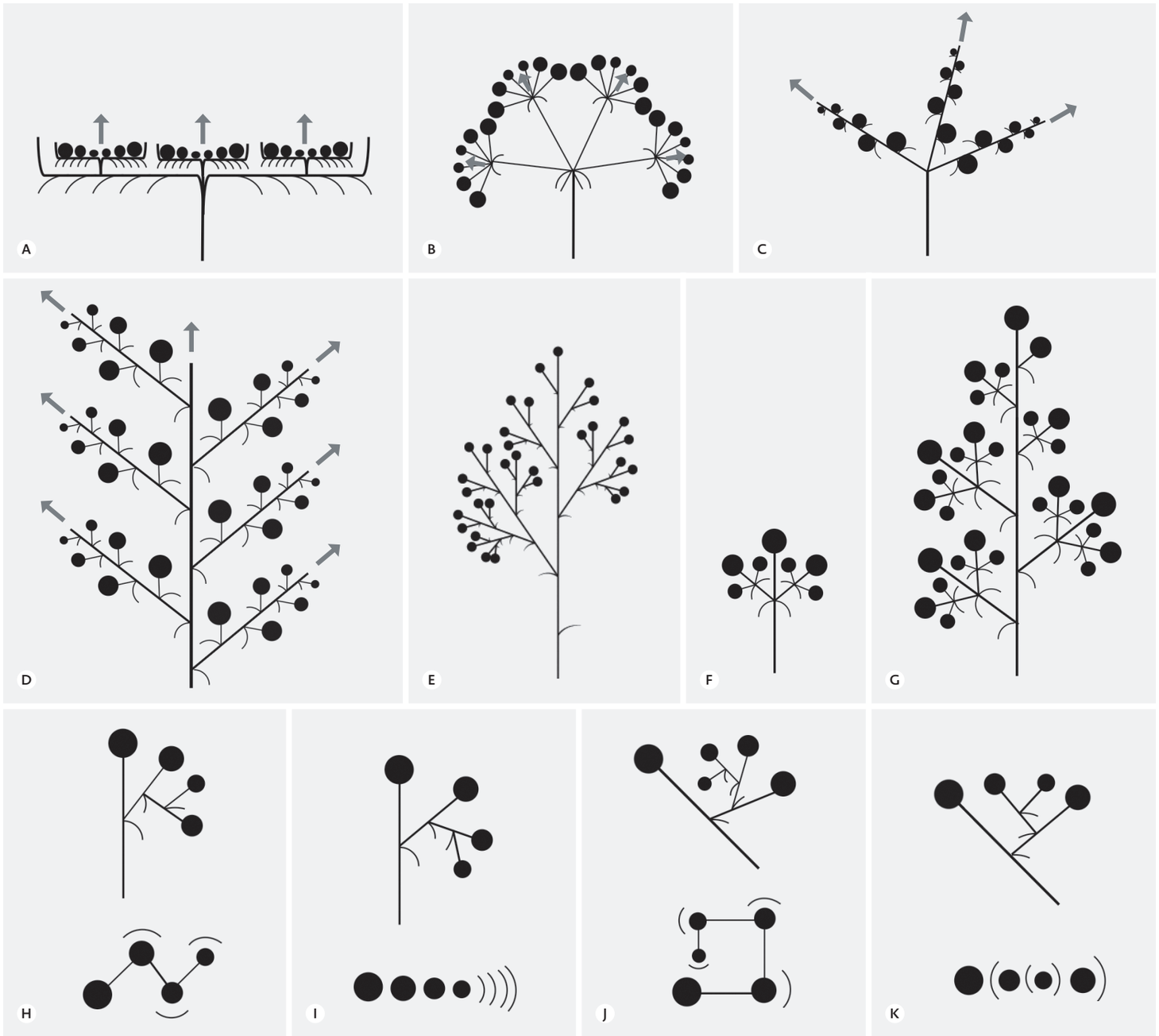
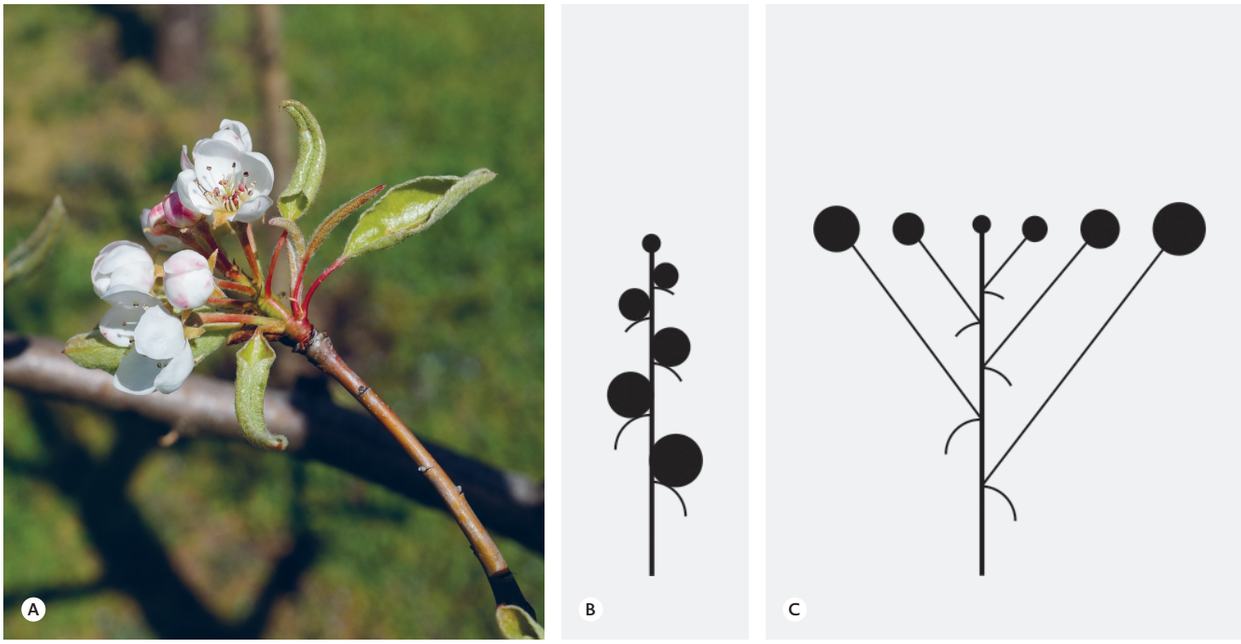


FIGURA 149
Representação esquemática de inflorescências compostas. A) Capítulo composto. **B)** Umbela composta. **C)** Umbela de espigas. **D)** Cacho de cachos (cacho composto). **E)** Panícula. **F)** Dicásio composto. **G)** Tirso. **H)** Cimeira helicoide tipo drepânio. **I)** Cimeira helicoide tipo bóstrix. **J)** Cimeira escorpioide tipo ripídio. **K)** Cimeira escorpioide tipo cíncino. Nas figuras H a K, projeção num plano vertical em cima, e projeção num plano horizontal em baixo. Seta cinzenta – crescimento indeterminado. [E) Prusinkiewicz & Lindenmayer (2004); restantes originais.]



FIGURA 150
Inflorescências compostas. Pleiocásio de ciatos de *Euphorbia piscatoria* (Euphorbiaceae), um endemismo das ilhas da Madeira e Desertas. [Fotografia do autor.]

FIGURA 151
Inflorescências indeterminadas fechadas.
A) Cacho fechado de pereira (*Pyrus communis*, Rosaceae). *N.b.*: flor terminal por abrir. Representação de cachos **(B)** e corimbos fechados **(C)**. [Originais]



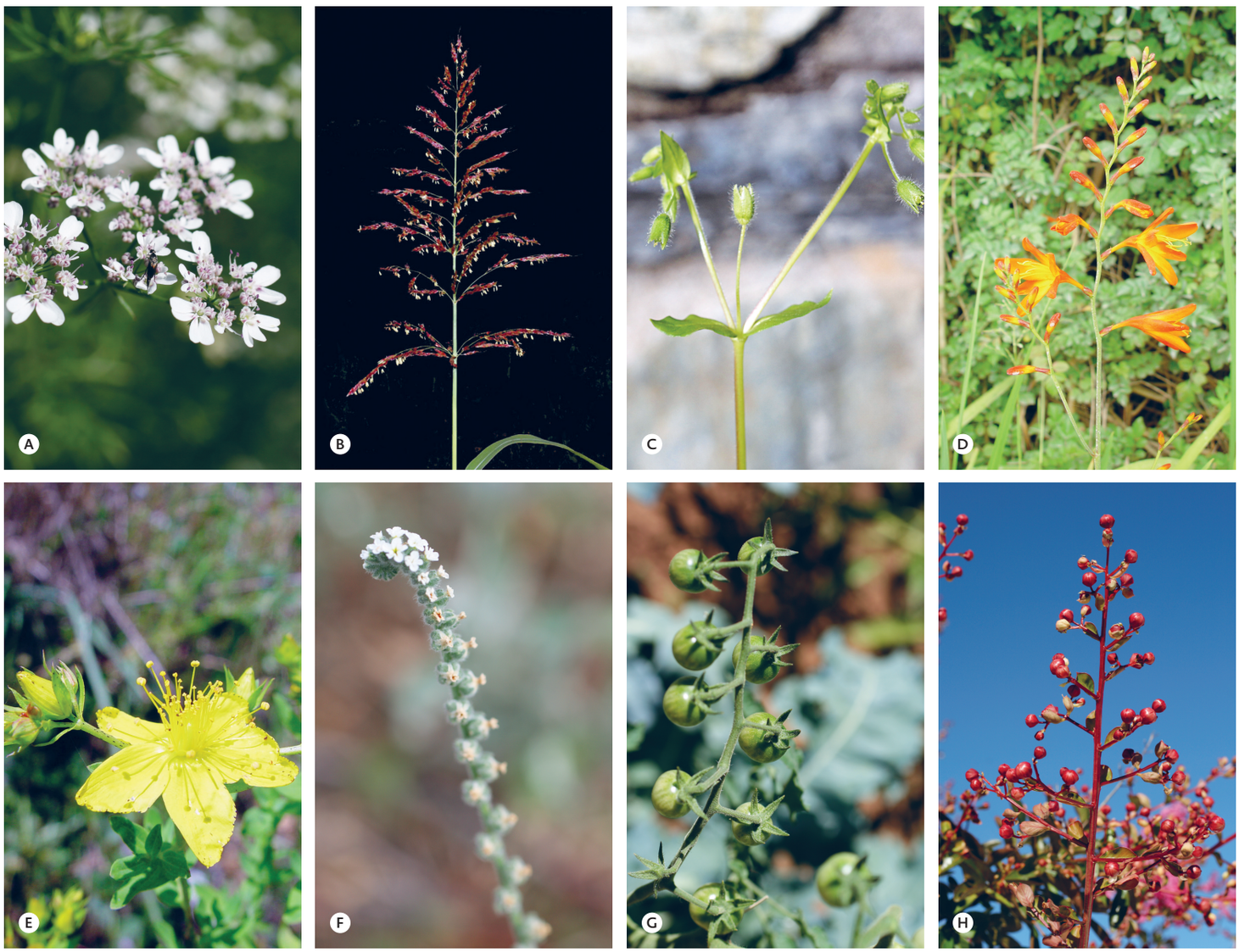


FIGURA 152
Inflorescências compostas (cont.). A) Umbela composta (*Coriandrum sativum*, Apiaceae). **B)** Panícula de espiguetas (*Sorghum halepense*, Poaceae). **C)** Dicásio composto (*Stelaria media*, Caryophyllaceae). **D)** Cimeira helicoide entre o drepânio e o cíncino (*Crocosmia* × *crocosmiiflora*, Iridaceae). **E)** Cimeira helicoide tipo bóstrix (*Hypericum perforatum*, Hypericaceae). **F)** Cimeira escorpioide tipo cíncino (*Heliotropium europaeum*, Boraginaceae). **G)** Cíncino de tomateiro. **H)** Tirso (*Lagerstroemia indica*, Lythraceae). [Fotografias do autor.]

Tipos especializados de inflorescências

Tipos mais relevantes

Na bibliografia estão descritos numerosos tipos de inflorescências especializadas. Três dos mais relevantes estão descritos no Quadro 27 (Figura 153). Dada a sua importância ecológica e económica, as inflorescências das gramíneas são pormenorizadas em seguida.

Inflorescências das gramíneas

A inflorescência elementar das gramíneas chama-se **espigueta** (Figura 154). As espiguetas podem ser sésseis (*e.g.*, *Lolium*, azevéns) ou posicionarem-se na extremidade de um caule filiforme (*e.g.*, *Festuca* e *Avena*), incorretamente apelidado por pedicelo. Cada espigueta é delimitada inferiormente por duas **glumas** de inserção alterna disticada (uma de cada lado em nós subsequentes): **gluma inferior** e **gluma superior**. Secundariamente, pode existir uma única gluma, *e.g.*, azevéns (*Lolium*). As glumas têm uma origem bracteolar e geralmente são escariosas, *i.e.*, secas, membranáceas, um tanto firmes, de cores mortiças e algo translúcidas. As glumas e as flores inserem-se alternadamente, e no mesmo plano, num pequeno eixo caulinar em ziguezague – a **ráquila**[75]. O número de flores por espigueta é muito variável; *e.g.*, 1 em *Agrostis*, 2 em *Holcus*, 2-7 das quais 1-4 férteis no trigo-mole, e muitas em *Bromus* e *Festuca*. As flores das gramíneas não têm perianto (visível), são nuas. Cada flor é delimitada por duas peças bracteolares: a glumela inferior e a glumela superior («A flor das gramíneas e das leguminosas»), como as glumas de filotaxia alterna. Nas espiguetas multifloras, a primeira flor localiza-se acima da gluma inferior, a segunda flor da gluma superior, a terceira flor, por sua vez, situa-se imediatamente acima da primeira flor, e assim por diante. As glumas e glumelas têm essencialmente uma função de proteção, primeiro das flores e depois dos frutos (cariopses).

As espiguetas agrupam-se em inflorescências de ordem superior de estrutura muito variada, por norma de posição terminal, *i.e.*, situadas no ápice dos colmos (as espigas femininas do milho-graúdo são uma exceção). A **panícula de espiguetas** (*e.g.*, aveias, *Avena*), a **espiga de espiguetas** (*e.g.*, cevada, *Hordeum vulgare*, centeio,

QUADRO 27
Tipos especializados de inflorescências

Tipo	Descrição
Glomérulo	Inflorescência cimosa, multiflora, muito contraída (com os eixos da inflorescência e os pedicelos muito pequenos), frequentemente globosa ou subglobosa. Comum em algumas famílias de flores muito pequenas e inconspícuas (*e.g.*, Amaranthaceae).
Verticilastro	Inflorescência cimosa, multiflora, mais ou menos contraída, axilada por um par de brácteas opostas, com um aspecto verticilado (assemelham-se a um anel de flores em torno de um eixo). Inflorescência característica das Lamiaceae. Normalmente, estão organizados em sinflorescências do tipo cacho (cacho de verticilastros).
Ciato	O ciato assemelha-se a uma flor hermafrodita; é constituído por um invólucro em forma de taça, normalmente culminado por 1-5 glândulas nectaríferas, no interior do qual se encontra uma flor ♀ nua na extremidade de um pedicelo, e 5 grupos de flores ♂ nuas com 1 estame, arrumados em torno da flor ♀. Característico de alguns géneros de Euphorbiaceae (*e.g.*, *Euphorbia* e *Chamaesyce*).



FIGURA 153
Tipos especializados de inflorescências. A) Verticilastro (*Acinus alpinus*, Lamiaceae); *n.b.*, flores inseridas na axila de uma bráctea. **B)** Glomérulos (*Chenopodium album*, Amaranthaceae); *n.b.*, algumas flores em plena ântese, a maioria ainda em botão. **C)** Dicásio de ciatos de *Euphorbia tuckeyana* (Euphorbiaceae), um endemismo de Cabo Verde; *n.b.*, no ciato central flores ♂ senescentes e ovário trilocular a evoluir num num fruto imaturo. [Fotografias do autor.]

Secale cereale, trigos, *Triticum* e milho-graúdo, *Zea mays*) e o **cacho de espigas** de espiguetas (*e.g.*, várias espécies dos géneros pratenses tropicais *Panicum* e *Brachiaria*) contam-se entre as sinflorescências mais frequentes na família das gramíneas.

Na transição do meristema vegetativo para reprodutivo, a filotaxia disticada característica do corpo vegetativo das gramíneas pode ou não manter-se e ocorrem variações pronunciadas do comprimento dos entrenós dos eixos das inflorescências (Kellogg 2015). A inserção em espiral das ramificações é comum nos grupos tropicais; *e.g.*, as cariopses de Z. *mays* surgem embebidas alternas em espiral num eixo engrossado – o **carolo**. Nas Pooideae – a subfamília dominante nas latitudes extratropicais – repete-se a filotaxia alterna das folhas; *e.g.*, nos trigos as espiguetas inserem-se alternadamente no mesmo plano ao longo do eixo. Nas panículas de *Avena* e de muitos outros géneros de poóideas, entrenós longos alternam com vários entrenós muito curtos, formando-se pseudoverticilos de ramificações (Figura 154-A); secundariamente, por torção dos pulvinos localizados na base, as ramificações aparentemente substituem a filotaxia alterna disticada por outros modelos (*e.g.*, orientação das ramificações para o mesmo lado ou inserção helicoidal).

Sexualidade à escala da inflorescência

As inflorescências podem apresentar diferentes combinações de flores hermafroditas, unissexuais e/ou

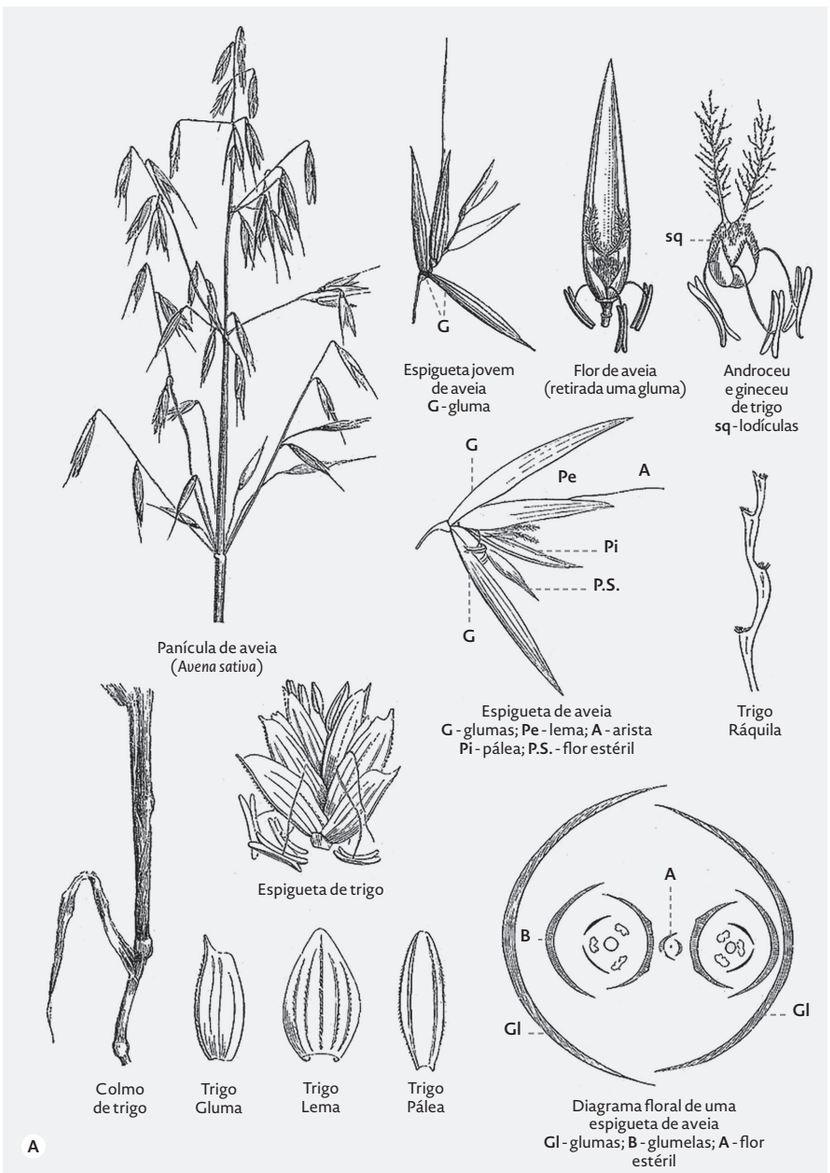






FIGURA 154
Estrutura da espigueta e das flores de Poaceae. A) Morfologia das estruturas reprodutivas da aveia e trigo-mole; *n.b.*: pseudoverticilos de ramificações primárias da panícula de aveia. **B)** Espiguetas de *Avena sterilis* já com sementes maduras; *n.b.*: espiguetas com duas flores férteis de lemas pilosas e longamente aristadas, e uma flor estéril localizada entre as duas flores férteis. **C)** As espiguetas de *Lolium multiflorum* têm somente uma gluma – a gluma superior (a) alterna com a primeira flor (b) e axila a segunda flor (c). [A) Adaptado de Le Maout & Decaisne (1868); B-C) fotografias do autor.]

estéreis, por sua vez agrupadas na base, no centro ou no topo da inflorescência. Existe uma vasta nomenclatura para designar cada uma das combinações possíveis que não cabe aqui desenvolver. Os amentos de castanheiro-europeu ilustram bem esta complexidade. Pouco depois do abrolhamento, formam-se amentos unissexuais ♂ a partir de gomos prontos, localizados na axila de algumas das folhas recém-diferenciadas. 10 a 15 dias depois, numa zona mais jovem do ramo do ano em alongamento e, portanto, numa região mais exterior da copa, surgem amentos androgínicos com numerosas flores ♂ acompanhadas por 1 a 6, raramente mais, glomérulos de flores ♀ na base (parte proximal do amento). Nas panículas da mangueira, as flores da base são maioritariamente masculinas e as da extremidade hermafroditas.

A diferenciação da sexualidade nas flores de uma inflorescência é um mecanismo relevante de promoção da polinização cruzada.

PSEUDANTOS, PROLIFERAÇÃO TARDIA E METAMORFOSES

Os **pseudantos** são inflorescências que emulam flores. Geralmente, resultam da agregação de flores pequenas em inflorescências compactas com a forma de uma flor. O capítulo das asteráceas é o exemplo mais óbvio. Na edelweiss ou flor-da-neve (*Leontopodium*, Asteraceae) ou em *Evax* (Asteraceae) diferenciou-se, inclusivamente, um pseudanto de capítulos (Figura 155-A). A completar a ilusão, algumas cenouras-bravas (*Daucus*, Apiaceae) têm, a simular um pistilo, uma flor estéril saliente no centro de uma grande umbela composta plana, constituída por dezenas de pequenas flores brancas (Figura 155-B).

No abacateiro e nos géneros *Callistemon* (limpa-garrafas, Myrtaceae), *Ananas* (ananases, Bromeliaceae) e *Eucomis* (Asparagaceae, Scilloideae), o meristema apical cessa de produzir flores, ou ramos laterais com flores, e retorna à condição de meristema vegetativo (Figura 173). O mesmo acontece em *Lavandula* (Lamiaceae) com a produção de um escasso número de folhas modificadas coloridas atrativas para os polinizadores (Figura 156). Designam-se estes casos por **proliferação tardia** (Weberling 1992).

As inflorescências transformadas em gavinhas dos maracujazeiros (*Passiflora*, Passifloraceae) e videiras (*Vitis*, Vitaceae) são dois belos exemplos de metamorfose da inflorescência.



FIGURA 155



FIGURA 156

FIGURA 155
Pseudanto.
A) Capítulo composto (capítulo de capítulos) de *Evax carpetana* (Asteraceae): os capítulos simulam flores e as folhas distais flores liguladas de um capítulo simples.
B) *Daucus carota* subsp. *carota* (Apiaceae) com uma flor estéril no centro da umbela. [Fotografias do autor.]

FIGURA 156
Proliferação tardia em *Lavandula stoechas* subsp. *luizieri* (Lamiaceae); *n.b.*: brácteas estéreis na extremidade distal da inflorescência. [Fotografia do autor.]

7.
FLOR

CICLOS FLORAL E REPRODUTIVO DAS ANGIOSPÉRMICAS

Os meristemas e, em seguida, as flores cumprem, de forma sequencial, um conjunto de fases, parcialmente sobrepostas, que, em conjunto, constituem o chamado **ciclo floral** (*flower cycle*). Numa primeira etapa, os meristemas vegetativos volvem competentes para produzir flores («Indução, iniciação e diferenciação florais»). A evidência de estruturas da inflorescência (*e.g.*, brácteas) ou de flores a nível meristemático marca o início da diferenciação floral. Na fase de **botão floral**, são macroscopicamente visíveis flores por abrir, involucradas pelo cálice. Concluída a diferenciação da flor, acontece a **ântese** (= **floração**), *i.e.*, a abertura da flor e exposição dos órgãos reprodutores ao exterior, geralmente através da deflexão de sépalas e pétalas. No decurso da ântese, sucedem-se a deiscência das anteras, a polinização, a germinação estigmática dos grãos de pólen, o desenvolvimento do tubo polínico, a fecundação e o início da formação do fruto e da semente. A deiscência das anteras pode anteceder, ser simultânea, ou suceder a polinização; a ordem das restantes etapas da ântese é constante. Finda a ântese, dá-se a **senescência da flor**: o perianto e os estames escurecem, perdem turgidez, morrem e, geralmente, tombam no solo.

O **ciclo reprodutivo** (*reproductive cycle*)[76] das espécies sexuadas compreende o ciclo floral mais os processos ocorridos ao nível da flor desde a fecundação até à dispersão e germinação da semente. A fecundação é sucedida pela diferenciação da semente e do fruto. A diferenciação destas estruturas principia com um aumento do volume dos primórdios seminais fecundados e do ovário. Na maturação, o fruto para de crescer e adquire o fenótipo (cor, forma, composição, etc.) que lhe é característico. A maior parte das sementes (sementes ortodoxas) perde água, adquire resistência à secura e entra em quiescência ou dormência («Dormência e germinação da semente»). Consoante as espécies, os frutos libertam as sementes (frutos deiscentes) ou dispersam-se em conjunto com estas (frutos indeiscentes). Reunidas as condições internas (*e.g.*, quebra de dormência) e externas (condições ambientais adequadas), a semente germina e dá origem a uma nova planta. As plantas anuais (*e.g.*, cereais), bienais (*e.g.*, cebola) e perenes monocárpicas (*e.g.*, sisal) têm um único ciclo reprodutivo; as plantas perenes policárpicas experienciam vários ciclos (*e.g.*, árvores de fruto)[77].

A duração do ciclo reprodutivo é muito variável. Em condições ótimas, a *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), a espécie de referência dos estudos de genética vegetal, produz flores 4-5 semanas após a germinação e sementes maduras 3-4 semanas depois (Rivero *et al.* 2014). Em contrapartida, as cultivares tardias de laranja são colhidas com mais de um ano na árvore (a contar da ântese), e a maturação dos frutos de alguns *Quercus* demora quase dois anos.

As estruturas envolvidas no ciclo reprodutivo das angiospérmicas são abordadas neste e no próximo capítulo («Fruto»). Os processos implicados no ciclo reprodutivo das angiospérmicas são de tal modo complexos que a maioria da terceira parte deste livro – «III, *Biologia da reprodução das plantas*» – é-lhes dedicada. O estudo das estruturas reprodutivas gimnospérmicas fica relegado para o ponto «Ciclos de vida das plantas terrestres».

CONCEITO DE FLOR. ESTRUTURA E FUNÇÃO DA FLOR

O que é uma flor?

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

A interação com os agentes de polinização foi determinante na evolução e na forma da flor. Neste sentido, a flor pode ser entendida como uma adaptação à polinização. Neste e no próximo capítulo, mostro que duas outras causas deixaram marcas profundas na estrutura das flores atuais: a (i) pressão de seleção exercida pelos

fitófagos de flores (*flower herbivores*) e parasitas traduzidas, por exemplo, em várias soluções de proteção dos primórdios seminais (*e.g.*, hipanto, ovário ínfero e fruto); e a (ii) evolução de mecanismos especializados de dispersão das sementes, algumas das quais já evidentes na ântese (*e.g.*, ovário partido de labiadas e boragináceas).

Constituição da flor

A **flor completa** tem quatro componentes:

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

O cálice situa-se na parte proximal da flor e o gineceu, no seu extremo distal, sempre por cima dos estames (Figura 158). As flores completas que têm os dois sexos funcionais são, portanto, **hermafroditas** (= **bissexuais**, **cossexuais**). O conceito de flor completa, à semelhança do conceito de folha completa, não envolve inferências evolutivas – a descrição das flores incompletas tendo por referência a flor completa é um artifício pedagógico.

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

- **Flor nua** (flor aclamídea) – sem perianto;
- **Flor estéril** – não funcional, pela ausência de antofilos (estames e carpelos) ou pelo facto destes não serem funcionais;
- **Flor apétala** – sem pétalas;
- **Flor unissexual** – apenas um dos sexos funcional e peças do sexo não funcional ausentes ou morfologicamente muito modificadas; as flores unissexuais podem ser **pistiladas** (flores ♀) ou **estaminadas** (flor ♂) (Figura 157);
- **Flor séssil** – não possui pedúnculo (ou pedicelo), *i.e.*, insere-se diretamente num nó.



FIGURA 157

FIGURA 157
Flores incompletas. Flores unissexuais nuas, ♂ **(A)** e ♀ **(B)** de alfarrobeira. A alfarrobeira é a única leguminosa arbórea e a única caesalpinioídea indígena da flora portuguesa. [Fotografias do autor.]

FIGURA 158
Constituição da flor. *N.b.*: representado um único verticilo periantal. [Adaptado de Sachs (1874).]

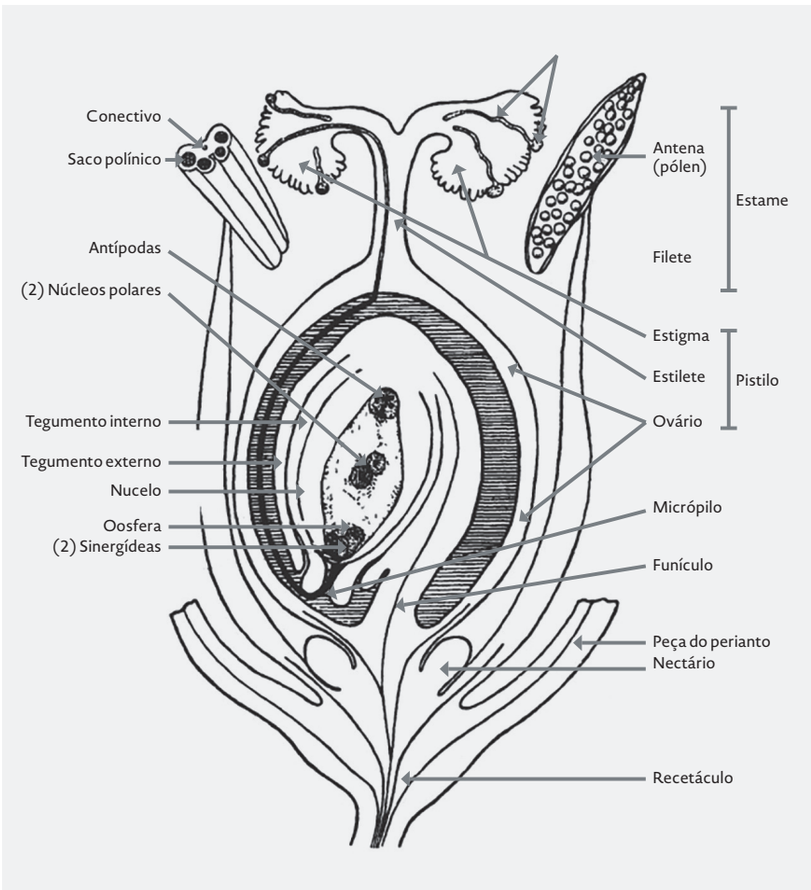


FIGURA 158

Expressão sexual

A **expressão sexual** (= **sistemas sexuais**) é discutida em profundidade no ponto «Sistemas de reprodução». Neste momento, ainda inicial, da exploração da flor, apresento os três sistemas sexuais mais simples: (i) **homoicia**, (ii) **monoicia** e (iii) **dioicia**[78] (Quadro 43). As plantas de flores hermafroditas dizem-se **homoicas**. As **plantas monoicas** possuem flores exclusivamente unissexuadas, estando ambos os sexos presentes num mesmo indivíduo; *e.g.*, Fagaceae e Betulaceae. As **plantas dioicas** têm também flores unissexuadas, porém, as flores ♂ e as ♀ ocorrem em indivíduos diferentes; *e.g.*, salgueiros (*Salix*, Salicaceae), choupos (*Populus*, Salicaceae), amoreira-branca (*Morus alba*, Moraceae), azevinhos (*Ilex*, Aquifoliaceae) e quivi (Figura 160).





FIGURA 159
Filotaxia acíclica primária em *Magnolia x soulangiana* (Magnoliaceae) (**A**) e secundária na cameleira (**B**). N.*b.*: gineceu apocárpico e estames de inserção alterna helicoidal em (A). [Fotografias do autor.]

FIGURA 159



FIGURA 160
Dioicia. Flores ♀ (esquerda) e ♂ (direita) de quivi. Os estames das flores ♀ produzem pólen estéril – são estaminódios – com a função de recompensa alimentar para os polinizadores. [Tang *et al.* (2017); licença Creative Commons.]

FIGURA 160

Nas **flores funcionalmente unissexuais** – funcionalmente ♂ ou ♀ – observam-se estames e carpelos aparentemente funcionais, *i.e.*, de morfologia «normal», porém, por mecanismos vários, apenas um dos sexos é funcional. Pela mesma ordem de razões, podem-se utilizar as designações **planta funcionalmente monoica** e **planta funcionalmente dioica**.

FILOTAXIA E SIMETRIA

Filotaxia floral

Quanto à **filotaxia** (*phyllotaxy*), as flores podem ser (i) acíclicas, (ii) hemicíclicas ou (iii) cíclicas. Nas **flores acíclicas** (= filotaxia helicoidal), as peças florais dispõem-se de forma alterna (uma por nó) e helicoidal; *e.g.*, nenúfar-branco (*Nymphaea alba*, Nymphaeaceae) e magnólias (*Magnolia*, Magnoliaceae) (Figura 159-A). Nestas plantas, o número de órgãos da flor (*e.g.*, número de estames ou capelos) é instável: varia de flor para flor no mesmo indivíduo. Nas **flores hemicíclicas** (= filotaxia intermédia), parte das peças florais organiza-se em verticilos (com duas ou mais peças por nó), as restantes são alternas helicoidais; *e.g.*, clematides (*Clematis*, Ranunculaceae). Esta condição ocorre com alguma frequência porque as primeiras sépalas do cálice ou todo o cálice tendem a seguir a filotaxia das folhas caulinares (Ronse De Craene 2010). Por conseguinte, se os nomofilos forem alternos, o cálice é muitas vezes acíclico, enquanto a corola é verticilada. Nas **flores cíclicas** (= **filotaxia verticilada**), a condição mais frequente nas angiospérmicas, as peças florais aparecem organizadas em verticilos (com duas ou mais peças por nó), geralmente em número constante.

As flores hemicíclicas e cíclicas derivam de flores acíclicas (condição ancestral). As plantas de flores acíclicas estão, por isso, concentradas nos grupos mais próximos da base da grande árvore filogenética das plantas com flor (volume II). Ainda assim, as 'angiospérmicas basais', as magnoliídeas e as 'eudicotiledóneas basais', três grandes grupos muito antigos de angiospérmicas, apresentam uma filotaxia variável, desde flores acíclicas a flores cíclicas. Infere-se daqui que a transição flor acíclica -> flor cíclica ocorreu de forma independente em múltiplas linhagens de angiospérmicas. As monocotiledóneas são sempre cíclicas (Endress 2010). As eudicotiledóneas são, genericamente, hemicíclicas ou cíclicas. Alguns grupos evoluídos de angiospérmicas com flores acíclicas descendem de ancestrais de flores cíclicas: são **secundariamente acíclicas**; *e.g.*, Theaceae e Paeoniaceae (Figura 159-B).

O desenvolvimento de verticilos estáveis nas flores foi uma aquisição evolutiva determinante na história das angiospérmicas porque possibilitou, *a posteriori*, a concrescência de peças (*e.g.*, corola simpétala), a aderência de órgãos (*e.g.*, gineceu e androceu nas

orquídeas e nas apocináceas) e alterações na simetria da flor, com todas as vantagens que daí advieram (*e.g.*, interação com insetos polinizadores e proteção do ovário) (Endress 1987). O seu sucesso evolutivo é testemunhado pelo número de espécies e pela sua abundância nos ecossistemas naturais.

A evolução reiterada da flor cíclica – ou de qualquer outro carácter morfológico ou fisiológico – não se explica com consequências evolutivas vantajosas *a posteriori*[79]. Supõe-se que a evolução da filotaxia verticilada está relacionada com vantagens imperfeitamente esclarecidas do desenvolvimento integrado (covariação) das peças da flor (*vd.* Ambruster *et al.* 2014).

Simetria floral

A **simetria floral** é um dos caracteres de maior importância taxonómica nas plantas com flor. Uma tipologia da simetria da flor está explicitada no Quadro 28 e na Figura 161. Os tipos de simetria são aplicados à flor no

QUADRO 28
Simetria da flor (Citerne *et al.* 2010)

Tipo	Descrição/exemplos
Flor actinomórfica (= flor regular, flor polissimétrica)***	Flor de simetria radial, *i.e.*, qualquer plano divide a flor em duas partes iguais. Nas flores actinomórficas, as peças de cada verticilo são iguais entre si e homogeneamente distribuídas em torno do recetáculo. Condição ancestral da qual derivam os outros tipos de simetria; *e.g.*, flor das rosáceas.
Flor zigomórfica (= flor monossimétrica)	Flor de simetria bilateral, i.e., com um único plano de simetria; *e.g.*, grande parte das *Lamiaceae* e flores liguladas das compostas.
Flor bissimétrica	Flor com dois planos de simetria; *e.g.*, Brassicaceae pelo facto de ter estames didinâmicos e a papoila-comum (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae) porque as pétalas externas são maiores do que as internas. São também bissimétricas as flores das oleáceas e begoniáceas.
Flor assimétrica	Flor sem planos de simetria; *e.g.*, canas (*Canna*, Cannaceae), madressilvas (*Lonicera*, Caprifoliaceae) e *Strelitzia reginae* (Strelitziaceae).

* Frequentemente, o conceito de flor actinomórfica é alargado às flores bissimétricas.
** Em alternativa, flor actinomorfa. Também se usa a combinação «flor zigomorfa» em vez de «flor zigomórfica».



FIGURA 161
Simetria da flor.
A) Flor actinomórfica de *Calystegia soldanella* (Convolvulaceae).
B) Flor bissimétrica de papoila-comum (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae).
C) Flora zigomórfica de *Thymus caespititius* (Lamiaceae).
D) Flor assimétrica de *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica* (Caprifoliaceae).
[Fotografias do autor.]

seu todo, ao perianto (em particular à corola) ou, por vezes, ao androceu. E não são necessariamente coincidentes; *e.g.*, embora a corola seja actinomórfica, a flor da oliveira é bissimétrica porque só tem dois estames. A simetria do gineceu é geralmente analisada de forma independente das restantes peças da flor (Citerne *et al.* 2010). As quatro categorias de simetria da flor não são totalmente discretas na natureza, falando-se, então, em flores quase actinomórficas ou ligeiramente zigomórficas, por exemplo.



FIGURA 162

FIGURA 162
Merismo. Flores dímeras de loureiro em botão. [Fotografia do autor.]



FIGURA 163

FIGURA 163
Ginóforo. *Capparis erythrocarpos* (Capparaceae): a – ginófoto; b – ovário; c – estigma. [Angola; cortesia de António Martins.]

A zigomorfia evoluiu, de forma independente, milhares de vezes a partir de flores actinomórficas – 38 famílias de angiospérmicas têm flores zigomórficas (Westerkamp & Classen-Bockhoff 2007). O sucesso da zigomorfia tem três grandes causas aprofundadas noutras paragens deste livro: incremento da (i) eficiência e eficácia da polinização, da (ii) polinização cruzada, e das (iii) taxas de especiação e diversificação (Koch *et al.* 2017, Sargent 2004, volume II).

A simetria da flor está relacionada com o sistema de polinização. As flores actinomórficas entomófilas são pouco seletivas. As flores zigomórficas tendem a ser visitadas por uma comunidade mais restrita de polinizadores e a colocar o pólen em locais precisos do corpo dos polinizadores, de acesso difícil aos movimentos de limpeza, com ganhos de eficiência na polinização e maior probabilidade de polinização cruzada (Koch *et al.* 2017). *Taxa* muito diversos como as orquídeas, faboídeas, Lamiales ou as compostas têm flores zigomórficas, facto consistente com a hipótese de que a zigomorfia aumenta as taxas de especiação. As flores assimétricas rareiam na natureza, uma constatação que estará relacionada com a preferência dos insetos polinizadores por formas simétricas.

RECETÁCULO

O **recetáculo**[80] (= eixo floral ou tálamo, *receptacle*) é um braquiblasto, ou seja, um caule muito curto, mais largo do que o pedicelo, de entrenós muito curtos, no qual se inserem as peças que constituem a flor. Do recetáculo divergem traços (feixes vasculares) a abastecer cada uma das peças da flor. As sépalas têm, geralmente, tantos feixes como as folhas; as pétalas e os estames apenas 1; os carpelos 1, 3 ou 5 (Khan 2002). A ramificação dos feixes varia com o órgão, sendo mais pronunciada nas peças do perianto.

Os entrenós do recetáculo podem alongar-se de forma diferenciada e dar origem a diferentes estruturas. Por exemplo, o entrenó que separa a corola do androceu está alargado em muitas Caryophyllaceae constituindo um **antóforo** (Figura 272). Se este alongamento ocorre entre o androceu e o gineceu forma-se um **ginóforo**, como acontece na alcaparra e outras Capparaceae, e nas Cleomaceae (Figura 163). O alongamento destes entrenós pode ser uma forma de afastar o ovário do local onde se acumula néctar e, assim, desagravar a exposição dos primórdios seminais à herbivoria (Grant 1950).

No recetáculo podem ainda diferenciar-se **gibas** (pequenas bolsas) e **esporões recetaculares** (estruturas mais longas do que as gibas); *e.g.*, *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae) (Weberling 1992). Os esporões recetaculares desempenham uma função análoga aos esporões corolinos e calicinais – oferecem recompensas em néctar e contribuem para selecionar a fauna polinizadora.

PERIANTO

Definição. Merismo e ciclicidade

Num sentido lato, constitui o perianto o conjunto dos antofilos estéreis. Quando presente, o perianto corresponde ao verticilo ou aos verticilos anteriores e mais externos da flor. Na grande maioria das angiospérmicas, as peças do perianto evoluíram a partir de brácteas (Ronse De Craene 2010). As pétalas derivadas de estames são um carácter raro e secundário; *e.g.*, cultivares roseiras com pétalas dobradas (as roseiras selvagens têm sempre cinco pétalas).

O **merismo** (*merosity*) refere-se ao número de peças por verticilo periantal (Simpson 2019). As flores dímeras, trímeras, tetrâmeras, pentâmeras ou de merismo indeterminado (flores acíclicas) são os tipos mais frequentes. Nas magnoliídeas e nas eudicotiledóneas basais ocorrem com frequência plantas dímeras (*e.g.*, Lauraceae e Buxaceae); as monocotiledóneas são trímeras (Figuras 162 e 180-D). As flores das eudicotiledóneas são, genericamente, tetrâmeras (*e.g.*, Brassicaceae) ou pentâmeras (condição dominante). O desenvolvimento da pentameria (e a evolução do clado das pentapétalas) é um momento chave da história evolutiva das angiospérmicas (Doyle 2012; volume II).

A **ciclicidade** (*cycly*) refere-se ao número de verticilos do perianto e à sua similaridade (Simpson 2019; Figura 164). As flores **aclamídeas** (= flores nuas) não têm perianto. As flores com perianto dizem-se **clamídeas**. Quanto à ciclicidade, reconhecem-se dois tipos de perianto cíclico: (i) **haploclamídeo** e (ii) **diploclamídeo**, respetivamente de um ou dois verticilos periantais. A ocorrência de mais de dois verticilos periantais é incomum nas flores cíclicas (*e.g.*, Berberidaceae têm dois verticilos corolinos). O perianto diploclamídeo, por sua vez, pode ser: (i) **homoclamídeo**, de peças periantais iguais; (ii) **heteroclamídeo** (= diclamídeo, **perianto duplo**), com cálice e corola. Num sentido estrito, o termo perianto só deve ser aplicado às flores heteroclamídeas.

O **perianto simples**[81] (*inc.* flores haploclamídeas e homoclamídeas) pode ser primário, ou resultar da perda evolutiva de sépalas ou pétalas (perianto simples secundário). A distinção destas três condições não é imediata. O perianto simples primário tem uma grande expressão nas angiospérmicas basais, nas magnoliídeas e nas monocotiledóneas, estando geralmente associado à filotaxia helicoidal (flores acíclicas) ou a flores trímeras (Ronse De Craene 2010). Este carácter surge ainda em algumas famílias de eudicotiledóneas basais; *e.g.*, vários géneros de Ranunculaceae. As pétalas e, implicitamente, o perianto duplo, evoluíram de forma independente em várias linhagens de angiospérmicas, a partir de flores haploclamídeas ou homoclamídeas – a partir de tépalas, portanto. Raramente evoluíram de estaminódios em grupos que previamente haviam perdido as pétalas (*e.g.*, Caryophyllales e alguns *taxa* de Rosales) (Ronse De Craene 2010).

A transição entre brácteas e sépalas nas flores heteroclamídeas nem sempre é clara; *e.g.*, cameleira (Figura 159-B). A sua morfologia pode ser similar, mas as brácteas têm meristemas axilares, ausentes nas peças do perianto (Ronse De Craene 2010). A transição entre sépalas pode igualmente ser gradual.

Orientação

A maioria das eudicotiledóneas pentâmeras exibe duas sépalas inferiores, duas laterais e uma superior. Uma vez que as pétalas alternam com as sépalas, uma das pétalas é inferior (anterior ou abaxial), duas são laterais e as duas restantes superiores (posteriores ou adaxiais) (Ronse De Craene 2010). Nas flores zigomórficas com lábio inferior, este pode resultar da modificação da pétala inferior (*e.g.*, Caesalpinioideae [Fabaceae] e algumas Lamiaceae), ou

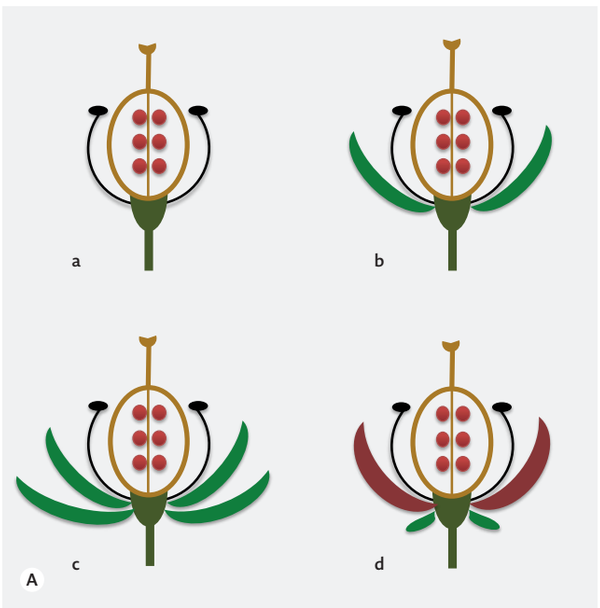




FIGURA 164
Ciclicidade do perianto. **A) Representação esquemática**: a – flor aclamídea; b – perianto haploclamídeo; c – perianto homoclamídeo; d – perianto hetroclamídeo. N.b.: sépalas e tépalas representadas a verde; pétalas a púrpura. **B) Exemplos:** 1 e 2 – flor de perianto heteroclamídeo do goivo (*Erysimum cheirii*, Brassicaceae); 3 – perianto haploclamídeo do ulmeiro (*Ulmus minor*, Ulmaceae); 4 – flor hermafrodita nua de freixo-de-folhas-estreitas (*Fraxinus angustifolia*, Oleaceae); 5 – flor ♂ nua de salgueiro (*Salix*, Salicaceae) na axila de uma bráctea; 6 – flor ♀ nua de *Salix* na axila de uma bráctea. [A) Original; B) Coutinho 1898.]

da concrescência da pétala inferior com as duas pétalas laterais (*e.g.*, muitas Lamiaceae e Plantaginaceae) (Figura 165). As Faboideae (Fabaceae) escapam a este padrão: têm duas pétalas inferiores (unidas numa quilha), duas laterais (asas) e uma superior (estandarte)[82] (Figura 192). As flores tetrâmeras geralmente apresentam duas sépalas alinhadas com o eixo onde se inserem (posição mediana) e duas sépalas transversais. As pétalas, ao alternarem com as sépalas, tomam uma posição oblíqua. A orientação das peças do perianto nas monocotiledóneas é mais variável do que nas eudicotiledóneas (Ronse De Craene 2010).

Concrescência

A **concrescência das peças dos verticilos periantais**, *i.e.*, a união de tépalas, de sépalas ou de pétalas, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto – é um carácter de imenso interesse taxonómico. Admite-se que a concrescência das peças periantais (i) reduz as perdas de néctar por evaporação, (ii) dificulta o acesso de parasitas, ladrões de néctar ou fitófagos ao néctar e ao ovário, (iii) seleciona polinizadores, e, sobretudo, a sinsepalia de cálices persistentes, (iv) pode auxiliar na proteção do fruto e de sementes («Conflitos polinizador-planta polinizada»). A evolução da simpetalia teve, *a posteriori*, duas outras consequências tremendas na evolução das plantas com flor: (i) abriu caminho à zigomorfia e (ii) incrementou a probabilidade de se estabelecerem sistemas de coevolução planta-polinizador (Citerne *et al.* 2010). Um conjunto tão significativo de vantagens explica por que razão a concrescência das peças do perianto surgiu de forma independente e se generalizou em tantos grupos de angiospérmicas.

Clarifico melhor duas das vantagens associadas à concrescência dos verticilos periantais.

A parte reprodutiva da flor é um alimento potencial de insetos fitófagos com armadura bucal trituradora, dos quais certos coleópteros são o melhor exemplo. Como é referido ao longo do texto, a exposição dos primórdios seminais aos fitófagos é uma das forças seletivas por detrás da evolução de importantes caracteres florais como a simpetalia, o antóforo e o ginóforo, o hipanto, a concrescência dos filetes dos estames, o ovário ínfero e alguns tipos de inflorescência (Grant 1950).

A seleção de polinizadores é outra das forças envolvidas na evolução da simpetalia. Por exemplo, como veremos no ponto sobre «Polinização», as corolas simpétalas de fauce estreita, com áreas de aterragem para os visitantes alados (*e.g.*, lábios) e néctar armazenado no fundo da corola ou em esporões e gibas, selecionam positivamente abelhas boas polinizadoras de armadura bucal lambedora comprida (*e.g.*, abelhas das famílias Apidae e Megachilidae). O hipanto (*e.g.*, muitas rosáceas e Thymelaeaceae; Figura 171), as flores de cálice sinsépalo tubuloso e corola simpétala ou dialipétala com pétalas de unha comprida (*e.g.*, gén. *Silene*, Caryophyllaceae; Figura 272), e o perianto de peças livres estreitamente coniventes e fauce tubulosa (*e.g.*, brassicáceas; Figura 164-B1,2) são soluções alternativas com o mesmo efeito. A seleção de polinizadores tem importantes vantagens ao nível da polinização («Polinização»).



FIGURA 165
Orientação do perianto: lábio inferior das flores zigomórficas. Quando presente, o lábio inferior das flores zigomórficas pode resultar da modificação da pétala inferior (**A** *Gmelina arborea*, Lamiaceae) ou da concrescência da pétala inferior com as duas pétalas laterais (**B** *Bellardia trixago*, Orobanchaceae). N.b., na figura **B**, duas bossas no lábio inferior com a função de controlar os movimentos dos polinizadores e dirigi-los para a garganta flor; os estames estão escondidos no lábio superior preparados para colocar o pólen no dorso do polinizador. [A) Guiné-Bissau; fotografias do autor.]

Estrutura do perigónio

Designa-se por **perigónio** o conjunto das **tépalas**, *i.e.*, dos **antofilos estéreis** das flores de perianto simples primário. As tépalas podem ser sepaloides ou petaloides. A restante terminologia relativa ao perigónio é análoga à aplicada às flores com perianto duplo descrita em seguida. Existem perigónios dialitépalos e sintépalos, unha e limbo nas tépalas dos perigónios dialitépalos, e assim por diante. Como referi anteriormente, algumas flores haploclamídeas perderam o verticilo das pétalas ou das sépalas no decurso da sua história evolutiva. O conceito de tépala não deve ser aplicado a estes casos; *e.g.*, flores das Amaranthaceae e flores tubulosas e liguladas de *Anthemis* (Asteraceae).

Estrutura do perianto duplo

Cálice

O **cálice** é o conjunto das **sépalas**, as peças florais do verticilo mais externo de um perianto duplo. O cálice desempenha quatro importantes funções: (i) proteger de pragas e de parasitas os verticilos mais interiores da flor imatura, em botão floral; (ii) produzir fotoassimilados para serem consumidos na diferenciação e manutenção das peças da flor; (iii) proteger o néctar da dissecação e de ladrões de néctar; (iv) o cálice persistente pode colaborar na proteção dos frutos maduros e imaturos, e na dispersão.

A concrescência do cálice é um carácter de grande interesse taxonómico. Reconhecem-se dois estádios de carácter:

- **Cálice dialissépalo** – com sépalas livres; *e.g.*, muitas rosídeas;
- **Cálice sinsépalo** (= gamossépalo) – com sépalas concrescentes, *i.e.*, soldadas entre si; comum nas famílias de asterídeas.

Outros caracteres taxonómicos muito valorizados no estudo do cálice são a (i) consistência, a (ii) forma, (iii) indumento e a (iv) duração. Quanto à consistência, o cálice pode ser herbáceo, escarioso, membranoso, etc. As sépalas geralmente têm uma consistência herbácea, cor esverdeada e desempenham a função fotossintética. No **cálice petaloide**, as sépalas assemelham-se às pétalas. Quanto à forma: campanulado, tubuloso, bilabiado, presente ainda no fruto. Com frequência encontram-se tricomas, glândulas e estomas a revestir a superfície exterior das sépalas.

Nas *Physalis* (Solanaceae) (Figura 166-C), na família tropical Dipterocarpaceae e em alguns *Trifolium* (Fabaceae), entre muitas outras angiospérmicas, além de **persistente**, o cálice é **acrescente** porque continua a crescer após a fecundação. Nos trevos da secção *Vesicaria* (*e.g.*, *T. fragiferum* e *T. tomentosum*), o cálice incha e toma a forma de um balão de modo a facilitar a dispersão das sementes pelo vento (Figura 166-B). Por vezes, o cálice apresenta-se reduzido a uma coroa de escamas, sedas (pelos rígidos e fortes) ou de pelos, simples (não ramificados) ou plumosos (se ramificados). O cálice de pelos das Asteraceae, Dipsacaceae e Valerianaceae leva o nome de **papilho** (*pappus*) – uma bem-sucedida adaptação à dispersão pelo vento (Figura 166-A).

Corola

O conjunto das **pétalas** designa-se por **corola**. Na flor completa, a corola situa-se entre os verticilos do cálice e do androceu. As pétalas geralmente alternam com as sépalas. Nas plantas polinizadas por insetos, as pétalas são, normalmente, maiores, mais delicadas e coloridas do que as sépalas porque têm a função de atrair animais polinizadores e encaminhá-los em direção aos órgãos reprodutivos.

A corola tem imensos caracteres de interesse taxonómico, vejamos alguns deles.

Nas plantas polinizadas pelo vento (anemófilas), as pétalas são, geralmente, diminutas ou estão ausentes. A cor destas peças periantais depende da concentração e tipo de pigmentos – *e.g.*, antocianinas, carotenoides, betalaínas e flavonoides – que se acumulam nos vacúolos das células da epiderme ou do mesofilo. Normalmente, a superfície das pétalas não tem estomas e está coberta de papilas. A superfície pode ainda apresentar-se ornada com **guias nectaríferas e/ou de pólen** – *e.g.*, linhas e manchas de cor ultravioletas e linhas de tricomas – a indicar a localização de recompensas aos insetos polinizadores. Na corola, diferencia-se um sem número de **estruturas corolinas**, por regra, envolvidas na atração (*e.g.*, coroa) ou seleção de polinizadores (*e.g.*, palato), ou no fornecimento de recompensas nectaríferas (*e.g.*, gibas e esporões) (Quadro 29, Figura 167).



FIGURA 166
Morfologia do cálice. **A)** Cálice reduzido a um papilho de pelos num fruto de *Taraxacum* sp. (Asteraceae). **B)** Cálice acrescente de *Trifolium tomentosum* (Fabaceae). **C)** *Physalis peruviana* (Solanaceae); *n.b.*: fruto (uma baga) envolvido por um cálice sinsépalo acrescente, artificialmente aberto no fruto na parte inferior da figura. [Fotografias do autor.]

Quanto à concrescência, admitem-se dois tipos de corola:

- **Corola dialipétala** – de pétalas livres (não soldadas entre si) (Figura 161-B);
- **Corola simpétala** (= gamopétala) – com todas as pétalas concrescentes formando um **tubo**, mais ou menos longo, a partir da base (Figura 161-A, C, D).

Nas pétalas livres das corolas dialipétalas reconhecem-se uma unha e um limbo. A **unha** corresponde à parte inferior, mais estreita e por vezes descorada, por onde se faz a inserção da pétala no recetáculo. Atinge uma dimensão assinalável nas Brassicaceae e nas Caesalpinioideae (Fabaceae) (Figura 168-2). A parte terminal, geralmente laminar das pétalas, constitui o **limbo**. As corolas dialipétalas podem ter algumas pétalas soldadas entre si (*e.g.*, corola papilionácea, com

QUADRO 29
Estruturas corolinas

Tipo	Descrição (Figura 167)
Coroa	Apêndice circular, inteiro a fimbriado (dividido em muitos segmentos finos), resultante da concrescência total ou parcial de expansões da corola (*e.g.*, *Passiflora*, Passifloraceae) ou do perigónio (*e.g.*, *Narcissus*, Amaryllidaceae), ou da conivência (encosto) de expansões de pétalas (*e.g.*, conivência de escamas das pétalas em algumas espécies de *Silene* [Caryophyllaceae]) ou tépalas livres.
Palato	Saliência na corola que fecha a fauce (= entrada do tubo da corola) ao exterior, comum nas corolas personadas; *e.g.*, *Linaria* e *Antirrhinum* (Plantaginaceae).
Giba	Pequenas bolsas localizadas na base do tubo da corola ou do cálice, geralmente providas de uma recompensa nectarífera; *e.g.*, *Antirrhinum* (Plantaginaceae).
Esporão	Estrutura cónica, cilíndrica ou em forma de saco, fechada no ápice distal, mais longa do que as gibas, situada na base de uma pétala (*e.g.*, *Aquilegia*, Ranunculaceae) ou resultante da concrescência de mais de uma pétala (*e.g.*, *Linaria*, Plantaginaceae), geralmente contendo uma recompensa em néctar. O esporão pode ainda ter origem no cálice (**esporões calicinos**) ou no recetáculo (**esporões recetaculares**).

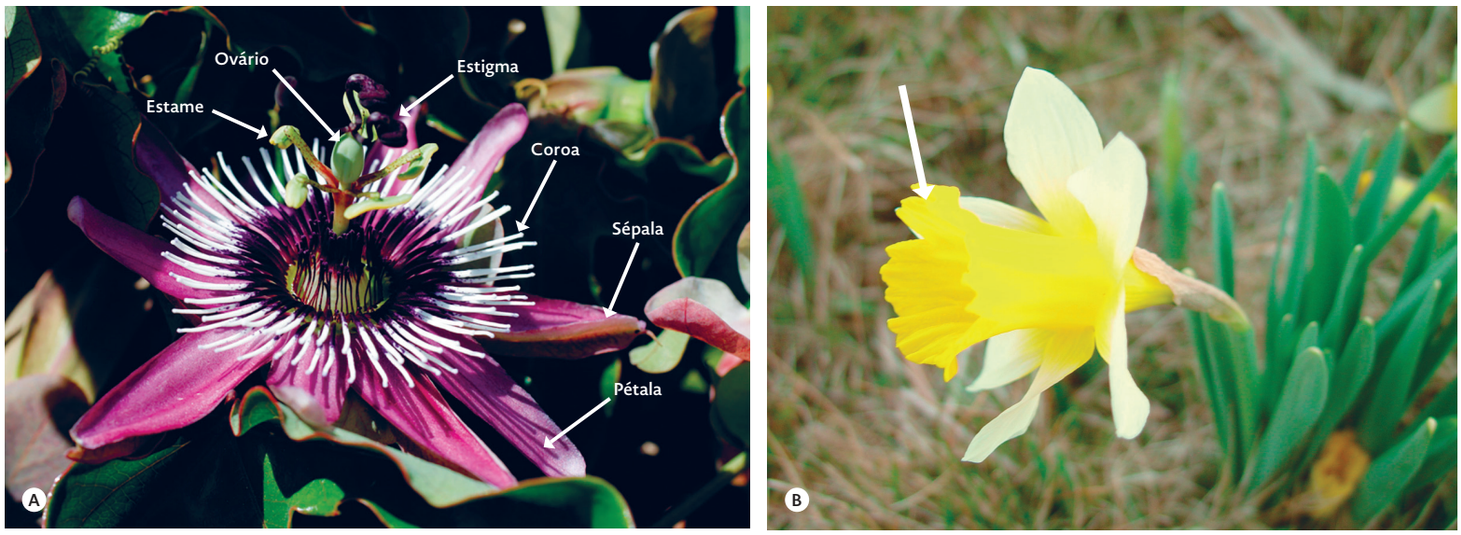




FIGURA 167
Estruturas corolinas. **A)** Coroa de maracujazeiro (*Passiflora edulis*, Passifloraceae) localizada entre a corola e o androceu. **B)** Coroa em *Narcissus pseudonarcissus* subsp. *nobilis* (Amaryllidaceae); *n.b.*: perigónio sintépalo. **C)** Flor com giba e palato de *Antirrhinum linkianum* (Plantaginaceae). **D)** Esporão corolino em *Linaria elegans* (Plantaginaceae). *N.b.*: corola actinomórfica em A) perigónio actinomórfico em D) e corola zigomórfica em B) e C). [Fotografias do autor.]

duas pétalas parcialmente unidas formando uma quilha), porém, nunca formam um tubo na base. A corola dialipétala de muitas Malvaceae e das Theaceae, entre outras famílias, confunde-se facilmente com uma corola simpétala porque as pétalas estão adnadas, na base, a um tubo formado pela concrescência dos filetes (Figura 176-A). Nas corolas simpétalas, a porção livre de uma pétala é designada por **segmento** e a entrada do tubo por **fauce (= garganta)**[83].

A forma das pétalas e da corola é muito variável. Alguns tipos de corola merecem designações particulares (Quadro 30, Figura 168). A corola é ainda classificada quanto ao recorte das pétalas, coloração, odor

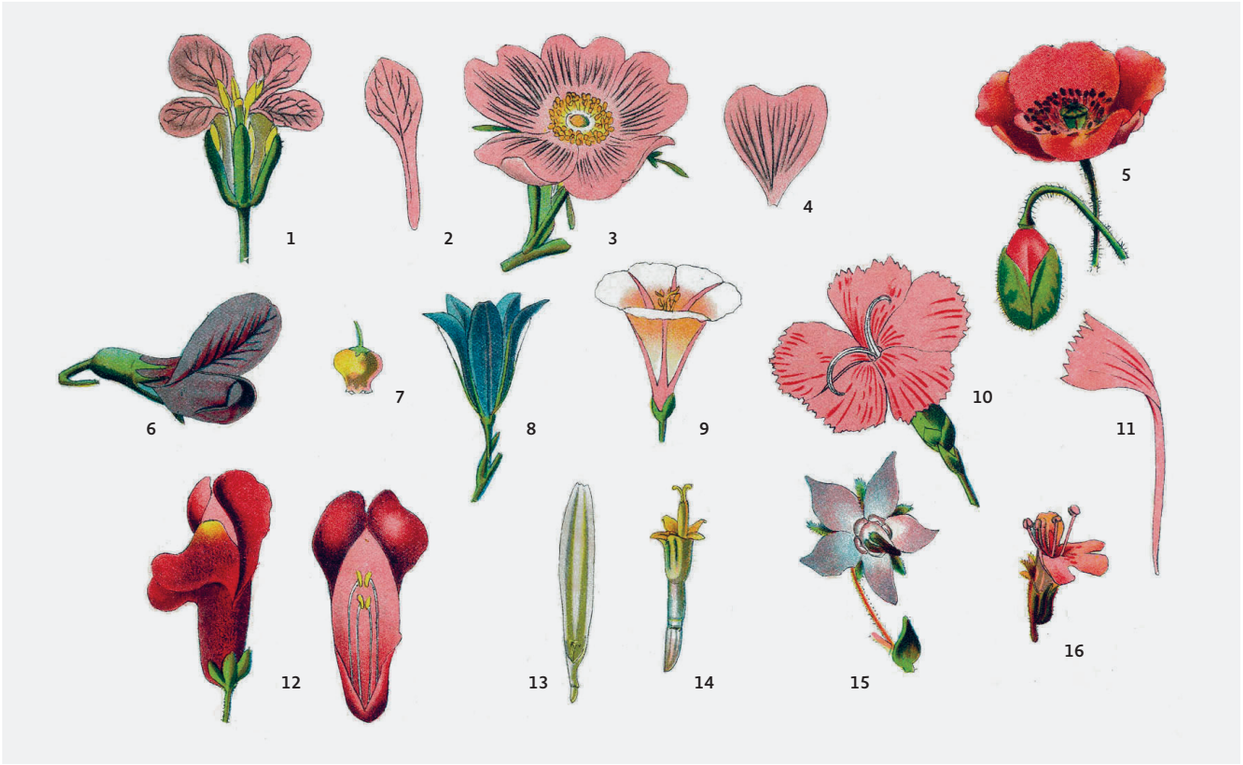


FIGURA 168
Tipos de corola.
1 – corola crucífera;
2 – pétala de corola crucífera (*n.b.*: unha comprida);
3 – corola rosácea;
4 – pétala bilobada de uma corola rosácea;
5 – corola papaverácea (não discutida no texto, *n.b.*: cálice duas sépalas caducas aquando da abertura da flor);
6 – corola papilionácea;
7 – corola urceolada;
8 – corola campanulada;
9 – corola afunilada;
10 – corola cravinosa (não discutida no texto);
11 – pétala de corola cravinosa;
12 – corola personada (*n.b.*: fauce fechada por um palato, retirado na segunda figura);
13 – corola ligulada;
14 – corola tubulosa (*n.b.*: estigmas a emergirem acima de um tubo formado pela concrescência das anteras [estames sinantéricos]);
15 – Corola rodada;
16 – Corola bilabiada (*n.b.*: giba na base da corola e lábio inferior com três lóbulos correspondentes a três pétalas).
[Coutinho (1898).]

QUADRO 30
Tipos especiais de corola

Tipo	Descrição/exemplos (Figura 168)
COROLA DIALIPÉTALA	
Crucífera	Corola actinomórfica, de 4 pétalas com unha mais ou menos longa e limbos dispostos em cruz. Característica das Brassicaceae.
Papilionácea	Corola zigomórfica, de 5 pétalas; a superior (estandarte) geralmente levantada, de maior dimensão e envolvendo as restantes 4 no botão; as 2 pétalas laterais (asas), por vezes, ligeiramente soldadas à quilha (*e.g.*, em *Vicia*); as 2 pétalas inferiores concrescentes numa peça com a forma da quilha de um barco (quilha ou carena). Corola característica da subfam. Faboideae (Fabaceae) (Figura 192).
Rosácea	Corola actinomórfica, de 5 pétalas com unha curta e limbo largo. Característica da família das rosáceas.
COROLA SIMPÉTALA	
Afunilada	Corola actinomórfica em forma de funil, com as pétalas concrescentes em todo o comprimento. E.g., corriolas (*Convolvulus*, Convolvulaceae).
Assalveada (= corola hipocrateriforme)	Corola actinomórfica, de tubo longo e estreito, e região distal de concrescência variável e mais ou menos patente (perpendicular ao tubo). E.g., *Nicotiana tabacum* (Solanaceae).
Campanulada	Corola actinomórfica, de tubo mais ou menos longo, rapidamente alargado na base na forma de um sino. E.g., campânulas (*Campanula*, Campanulaceae).
Bilabiada	Corola zigomórfica, de fauce aberta e tubo mais ou menos longo, com as pétalas concrescentes em dois lábios (3 num lábio inferior e 2 num lábio superior). Característica da fam. Lamiaceae (com exceções).
Ligulada	Corola zigomórfica, de tubo curto, com um lábio alongado, em forma de língua e dentado na extremidade (cada dente correspondendo a uma pétala). Frequente na família Asteraceae.
Personada	Corola zigomórfica, bilabiada, de fauce fechada por uma saliência do lábio inferior (palato), frequentemente provida de gibas ou de esporões. E.g., bocas-de-lobo (*Antirrhinum*, Plantaginaceae).
Rodada	Corola actinomórfica, de tubo curto, e região distal de concrescência variável, mais ou menos longa e patente (perpendicular ao tubo). E.g., batateira (*Solanum tuberosum*, Solanaceae).
Tubulosa	Corola actinomórfica de tubo comprido, mais ou menos cilíndrico, e segmentos pequenos. E.g., frequente, entre outras famílias, nas Asteraceae.
Unilabiada	Corola zigomórfica, de fauce aberta e tubo mais ou menos longo, com um único lábio. Nas Orchidaceae e em certas Fabaceae tropicais (*e.g.*, *Clitoria*), o ovário sofre uma rotação de 180°, correspondendo o lábio à pétala superior (designada por labelo entre as orquídeas); as flores que evidenciam uma torção do ovário dizem-se **resupinadas**.
Urceolada (= corola gomilosa)	Corola actinomórfica, bruscamente alargada num tubo bojudo, estreitado na fauce, e com segmentos muito curtos. E.g., medronheiro (*Arbutus unedo*, Ericaceae).

e duração (caduca ou persistente), entre outros caracteres. De referir que geralmente as fontes de odor – os osmóforos – estão localizados nas pétalas e que a corola, salvo raras exceções, é caduca.

Ptixia e estivação

À medida que os primórdios das folhas ou dos antofilos estéreis (tépalas, sépalas ou pétalas) crescem no interior das gemas, as suas margens sobrepõem-se e comprimem-se. A **ptixia**[84] (*ptyxis*) refere-se à forma como os primórdios se dobram, individualmente, nas gemas. Ao nível da flor, a noção de ptixia normalmente só se aplica às pétalas ou tépalas. Os tipos mais frequentes de ptixia estão descritos no Quadro 31 e esquematizados com exemplos na Figura 169.

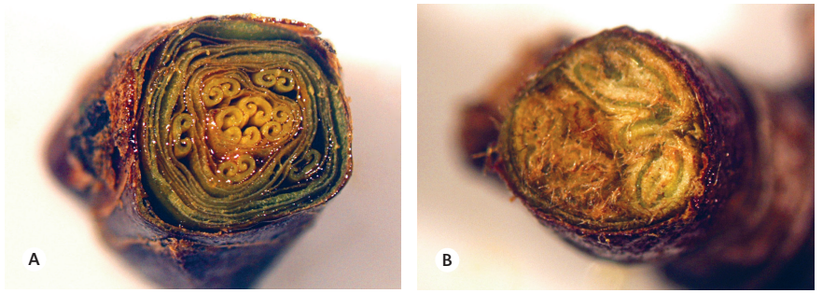
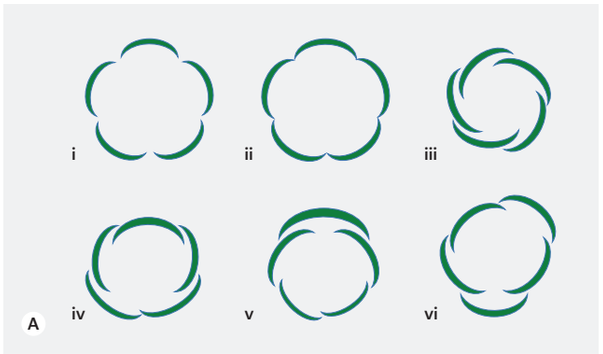


FIGURA 169
Ptixia da folha.
A) Ptixia revoluta das folhas em gomos foliares de Populus nigra (Salicaceae). **B)** Ptixia plicada em gomos de Platanus orientalis (Platanaceae). [Fotografias do autor.]





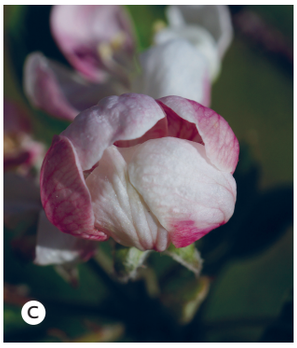






FIGURA 170
Estivação.
A) Tipos de estivação: i) aberta, ii) valvar, iii) contorcida, iv) coclear carenal, v) coclear vexilar, vi) coclear quincuncial. **B)** Estivação contorcida em *Cascabela thevetia* (Apocynaceae). **C)** Estivação quincuncial em macieira. **D)** Estivação carenal em *Caesalpinia benthamiana* (Fabaceae, Caesalpinioideae); *n.b.*: as asas cobrem o estandarte (de pequena dimensão) e a quilha sobrepõe-se às asas. **E)** Estivação vexilar em *Lathyrus latifolius* (Fabaceae, Faboideae); *n.b.*: ao fundo, nos botões, estandarte cobre toda a corola. [A) Cabo Verde, B e D) Portugal, C) Guiné-Bissau; A) original; B a E) fotografias do autor.]

A **estivação** (= prefloração; *aestivation*) versa o estudo da disposição dos antofilos estéreis uns em relação aos outros (no mesmo verticilo) no interior das gemas. É um conceito análogo ao de vernação (a terminologia é comum, embora mais vasta; «Ptixia e vernação» da folha). Tem um grande interesse taxonómico porque *taxa* filogeneticamente próximos têm tendência a partilhar o mesmo tipo de estivação; *e.g.*, a estivação é distinta em cada uma das três subfamílias em que tradicionalmente se dividem as leguminosas. Reconhecem-se três tipos fundamentais: aberta, imbricativa e valvar (Quadro 32, Figura 170). A estivação imbricativa é muito diversa. Num perianto duplo, o cálice e a corola não partilham, obrigatoriamente, o mesmo tipo de estivação.

HIPANTO

O **hipanto** (= tubo floral; *hypanthium*) é uma estrutura contínua, em forma de disco, taça, cálice ou tubo, que rodeia e envolve o gineceu nas flores perigínicas de ovário súpero, ou que emerge na extremidade nas flores perigínicas de ovário ínfero (Figura 184). Nas flores com hipanto – **flores perigínicas** –, as peças do perianto e os estames inserem-se, geralmente, no bordo deste. O hipanto pode assemelhar-se pela cor com o cálice ou a corola concrescentes dificultando a sua identificação (*e.g.*, Grossulariaceae e Onagraceae).

O hipanto evoluiu de forma independente em vários grupos de plantas com semente, tendo origem numa expansão do recetáculo (recetáculo alargado, hipanto *s.str.*; *e.g.*, Rosaceae), ou na adnação, pela base, das peças do perianto e dos filetes (*e.g.*, Thymelaeaceae). Alguns autores preferem designar esta última estrutura por **pseudo-hipanto**. A distinção entre hipanto *s.str.* e pseudo-hipanto não é fácil. Para complicar ainda mais o tema, nas flores simpétalas de estames epipétalos, o tubo da corola inclui tecidos dos estames, o que o aproxima do conceito de hipanto. Para usar de forma minimamente consistente o conceito de hipanto é conveniente, pelo menos, não o confundir com recetáculo.

A presença de hipanto é frequente em algumas famílias de plantas com flor (*e.g.*, Rosaceae, Fabaceae, Grossulariaceae e Thymelaeaceae). À semelhança da concrescência do perianto, reduz as perdas de néctar por evaporação, dificulta o acesso de parasitas, ladrões de néctar e fitófagos ao interior da flor, e seleciona polinizadores. Em muitas espécies, aloja nectários na sua superfície interior funcionando como uma cisterna de néctar (*e.g.*, *Prunus*, Rosaceae). Em vários *Prunus*, tem cores vivas para marcar a localização de recompensas em néctar e atrair polinizadores (Figura 171). O hipanto serve também para separar os estames dos estigmas, promovendo a polinização cruzada (Grant 1950).

QUADRO 31
Ptixia da folha e peças periantais

Tipo	Descrição
Conduplicada	Folhas ou peças periantais dobradas pela nervura média com as duas abas encostadas; tipo mais frequente nas plantas-com-flor; *e.g.*, folhas dos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) e de cerejeira (*Prunus avium*, Rosaceae).
Convoluta (= convolutosa)	Folhas ou peças periantais enroladas longitudinalmente sobre si mesmas e de corte transversal em espiral; geralmente, encapsulam no seu interior as folhas que se lhes seguem; *e.g.*, folhas de tulipas (*Tulipa*, Liliaceae), tipo dominante nas folhas de Poaceae.
Circinada	Folhas ou peças periantais enroladas longitudinalmente em espiral em direção ao ápex; *e.g.*, folhas dos 'pteridófitos'.
Enrugada	As folhas ou as peças periantais amarfanhadas por pregas irregulares; *e.g.*, corola das papoilas (*Papaver*, Papaveraceae) e das Lythraceae.
Involuta (= involutiva)	Abas das folhas ou peças periantais enroladas para a página superior; *e.g.*, choupos (*Populus*, Salicaceae) e violetas (*Viola*, Violaceae).
Revoluta (= revolutiva)	Abas das folhas ou peças periantais enroladas para a página inferior; *e.g.*, folhas de alecrim (*Rosmarinus officinalis*, Lamiaceae).
Plicada	Abas das folhas ou peças periantais dobradas ao longo de várias pregas longitudinais, de modo que o seu corte transversal seja em ziguezague; *e.g.*, folhas das palmeiras (Arecaceae) e de muitas plantas com folhas de nervação palmada.

QUADRO 32
Estivação

Tipo	Descrição
TIPOS MAIORES	
Aberta	As folhas ou as peças periantais não se alcançam.
Imbricativa	As folhas ou as peças periantais de margens mais ou menos sobrepostas.
Valvar	As folhas ou as peças periantais tocam-se pelas margens, sem se sobreporem; *e.g.*, corola das videiras (*Vitis*, Vitaceae).
SUBTIPOS RELEVANTES DE ESTIVAÇÃO IMBRICATIVA	
Contorcida (= contorta)	Cada folha ou peça periantal cobre a margem da peça seguinte, sendo a outra margem coberta pela da peça anterior, encontrando-se o conjunto enrolado helicoidalmente, para a esquerda ou para a direita; *e.g.*, corolas da erva-pata (*Oxalis pes-caprae*, Oxalidaceae), Apocynaceae, Linaceae e Convolvulaceae.
Quincuncial	Perianto pentâmero com duas das peças completamente externas e outras duas completamente internas, a quinta cobre uma interior com uma das suas margens e tem a outra coberta pela margem de uma das peças exteriores; *e.g.*, corolas das dedaleiras (*Digitalis*, Scrophulariaceae) e das cravinas (*Dianthus*, Caryophyllaceae).
Coclear	Perianto pentâmero com uma peça totalmente externa, outra totalmente interna, e as três restantes com uma margem interna e outra externa; *e.g.*, corola das Fabaceae. Reconhecem-se dois tipos de estivação coclear: (i) **carenal** (= coclear ascendente) – prefloração da subfam. *Caesalpinioideae* (Fabaceae) em que a quilha (= carena) cobre as asas , e as asas se sobrepõem ao estandarte; (ii) **vexilar** (= coclear descendente) – própria da subfam. *Faboideae* (Fabaceae), onde a peça de maior dimensão – o estandarte – cobre as restantes peças, e a quilha está por dentro das asas.

ANDROCEU

Estrutura e função dos estames

O **estame** (*stamen*) é o órgão ♂ da flor – juntos constituem o **androceu** (*androecium*). Na flor completa, o androceu situa-se entre a corola e o gineceu. Os estames produzem pólen, secundariamente podem atrair polinizadores pela cor ou pelo odor (Figura 173), proteger o ovário dos fitófagos (Figura 172), segregar néctar (Figura 175-7), ou servirem de recompensa alimentar a polinizadores pouco especializados (*e.g.*, coleópteros).

O estame é uma folha modificada com duas partes:

- **Filete** (*filament*) – parte estéril dos estames, normalmente filamentosa, que sustem a antera;
- **Antera** (*anther*) – parte dos estames onde se forma e está contido o pólen.

O filete insere-se no dorso (**anteras dorsifixas**) ou na extremidade (**anteras basifixas**) da antera (Figura 175-5,6). O basculamento da antera na inserção do filete facilita a libertação e a dispersão do pólen. Nas anteras, geralmente reconhecem-se duas **tecas** aglutinadas pelo **conectivo**, um prolongamento do filete percorrido por um feixe vascular. Algumas famílias dispõem de uma única teca fértil (*e.g.*, Cannaceae e malváceas Malvoideae e Bombacoideae); noutras, o conectivo prolonga-se para além das tecas numa espécie de bico (*e.g.*, Violaceae). Por norma, compõem cada teca dois **sacos polínicos** (*pollen sacs*) separados por um septo, perfazendo 4 sacos polínicos por antera (Figura 174).



FIGURA 171
Hipanto de *Prunus laurocerasus* (Rosaceae). N.b.: os *Prunus* têm ovário súpero; o hipanto acumula néctar segregado em nectários embutidos na sua parede interna; a cor alaranjada colabora na atração de polinizadores e indica a localização do néctar. [Fotografia do autor.]

Em termos evolutivos, os sacos polínicos são interpretados como microsporângios (= esporângios ♂) e os estames microsporofilos (= esporofilos ♂), *i.e.*, como folhas modificadas que suportam microsporângios. Atualmente, evita-se alargar o conceito de estames às estruturas reprodutivas ♂ das gimnospérmicas porque as suas relações evolutivas não estão clarificadas («Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais»).

Os **estaminódios** (*staminodes*) são estames estéreis, geralmente com um papel importante na atração de polinizadores (*e.g.*, pela cor, pela produção de néctar ou de odores). O exemplo do quivi foi anteriormente mencionado (Figura 160). Nas Lecythidaceae, uma família tropical de grande importância ecológica e económica na América do Sul, um grande número de estaminódios estão fundidos numa espécie de capuz que cobre os estames férteis, o estilete e o estigma (Figura 172). A presença de estaminódios está associada a funções alternativas à produção de pólen do androceu (*vd.* Ronse De Craene & Smets 2001).

As anteras maduras são constituídas por 4 camadas celulares (Figuras 174 e 336). Exteriormente, a antera é envolvida por uma epiderme especializada, o **exotécio** (*exothecium*). Por debaixo da epiderme encontra-se o **endotécio** (= camada mecânica, *endothecium*). Próximo da ântese, as paredes celulares do endotécio engrossam, rompendo-se em seguida de modo a permitir a deiscência do pólen. A **camada intermédia** (*middle layer*), localizada entre o endotécio e o *tapetum*, tem 1 ou 2 células de espessura. O *tapetum* (tapete), um tecido constituído por células secretoras metabolicamente muito ativas, alimenta os grãos de pólen e as células que lhe deram origem, e auxilia na formação da esporoderme («Pólen»).



FIGURA 172
Estaminódios em *Lecythis minor* (Lecythidaceae). N.b.: capuz de estaminódios monadelfos a cobrir um androceu de estames férteis indefinidos (afastados em B). [Cartagena, Colombia; fotografia do autor.]



FIGURA 173
Função dos estames. Flores de *Callistemon citrinus* (Myrtaceae) com estames indefinidos, longos e atrativos, que funcionam como chamariz para os polinizadores. [Fotografia do autor.]

Número, forma, inserção, arranjo e posição

Quanto ao **número**, os estames podem ser:

- **Definidos** – estames em número igual ou inferior ao dobro do número de pétalas; *e.g.*, asterídeas;
- **Indefinidos** – estames em número superior ao dobro do número de pétalas; as flores com estames indefinidos dizem-se **poliândricas**; *e.g.*, muitas magnoliídeas, rosáceas e as mirtáceas (Figura 173).

Os filetes, quanto à forma, podem ser alados (com asas), capilares (quando muito delgados), etc. As anteras, por sua vez, podem ser globosas, lineares, etc. Os estames dizem-se **petaloides** se semelhantes a pétalas.

A **inserção dos filetes** no recetáculo pode ser verticilada ou alterna helicoidal. Nos grupos mais antigos de angiospérmicas (*e.g.*, clado das magnoliídeas), os estames dispõem-se helicoidalmente, como é próprio das flores acíclicas, e o filete pouco se distingue da antera. Se verticilada, os estames apresentam-se organizados num ou dois verticilos, raramente mais (*e.g.*, algumas monocotiledóneas) (Ronse De Craene 2010).

Os estames de uma flor, quando comparados entre si, podem ser (**arranjo dos filetes**): (i) iguais – na forma e no tamanho; (ii) desiguais (**heteranteria**) – distintos na forma e no tamanho (Figura 175-2). Dois casos de heteranteria têm especial interesse taxonómico: (i) **estames didinâmicos** – 4 estames, 2 compridos e 2 mais curtos, tipo frequente na fam. Lamiaceae; (ii) **estames tetradinâmicos** – 6 estames, 4 compridos e 2 mais curtos, tipo característico da fam. Brassicaceae. Admite-se que a heteranteria reflete uma divisão de funções ao nível do androceu: algumas anteras têm a função de alimentar os polinizadores e outras de carregar de pólen o corpo do polinizador animal (Papaj *et al.* 2017).

Quanto à **posição dos filetes**: nas flores de perianto duplo, caso o androceu seja constituído por um verticilo de estames em número igual às pétalas, estes podem alternar com as pétalas (**flores haplostémonas**) ou, com menos frequência, opor-se às pétalas (**flores ob-haplostémonas**), qualificando-se os estames, respetivamente, de **alternipétalos** (= antisépalos) e de **oposipétalos** (= antipétalos). Quando ocorrem dois verticilos

de estames em número igual às pétalas, os estames do verticilo externo (mais próximo da corola) alternam com as pétalas nas flores **diplostémonas** e opõem-se às pétalas nas flores **obdiploestémonas**.

Conivência, concrescência e adnação

As anteras dizem-se coniventes quando firmemente encostadas umas às outras. São **coniventes** as cinco anteras das solanáceas (Figura 193-B). Nas plantas com quatro estames didinâmicos, as anteras são geralmente coniventes ou concrescentes (em extensão variável) duas a duas; *e.g.*, muitas Lamiaceae, Bignoniaceae e Orobanchaceae.

Reconhecem-se três grandes tipos de **concrescência dos filetes** (= **adelfia**):

Monadelfos (*monadelphous*) – estames unidos pelo filete num único grupo; tipo frequente em muitas Fabaceae, Malvaceae (Figuras 12-A, 175-3 e 176-A) e em numerosas famílias de ótimo tropical (*e.g.*, Meliaceae, Menispermaceae, Canellaceae e Salvadoraceae);

- **Diadelfos** (*diadelphous*) – estames unidos pelo filete em dois grupos; *e.g.*, frequente em Fabaceae, como sejam as ervilhacas (*Vicia*);
- **Poliadelfos** (*polyadelphous*) – estames unidos pelo filete em mais de dois grupos; *e.g.*, *Hypericum* (Hypericaceae) (Figura 176-B).

Nas espécies de estames **sinantéricos** (*syngenesious stamens*), as anteras estão todas soldadas entre si (concrescentes), formando um tubo oco, permanecendo os filetes livres (Figuras 175-4 e 177). Os estames são sinantéricos na maior família de plantas com flor – as Asteraceae. Algumas famílias de angiospérmicas, em particular no clado das asterídeas, têm estames **epipétalos** (*epipetalous stamens*), *i.e.*, os estames inserem-se diretamente na corola, com os filetes total ou parcialmente adnados às pétalas; *e.g.*, Asteraceae, Oleaceae e Rubiaceae. Nas Orchidaceae, e num pequeno número de famílias de 'dicotiledóneas', os estames e os carpelos surgem adnados numa pequena coluna – o **ginostémio** (Figura 292-B).

A conivência e a concrescência das anteras, a adelfia e a epipetalia são soluções evolutivas para aumentar a probabilidade de contacto dos polinizadores com as fontes de pólen, a duração da visita dos polinizadores, ou a precisão como este é colocado no corpo dos polinizadores (*vd.* Ren & Tang 2010). Em muitas espécies, a adelfia cria uma camada protetiva por cima do ovário, afastando os fitófagos de flores (Grant 1950). Os estames monadelfos das malváceas selam distalmente o ovário de forma muito similar ao ovário ínfero (Figura 176-A). A epipetalia é também um mecanismo de segurança reprodutiva conforme explico em «Autogamia autónoma». O ginostémio tem por função dificultar

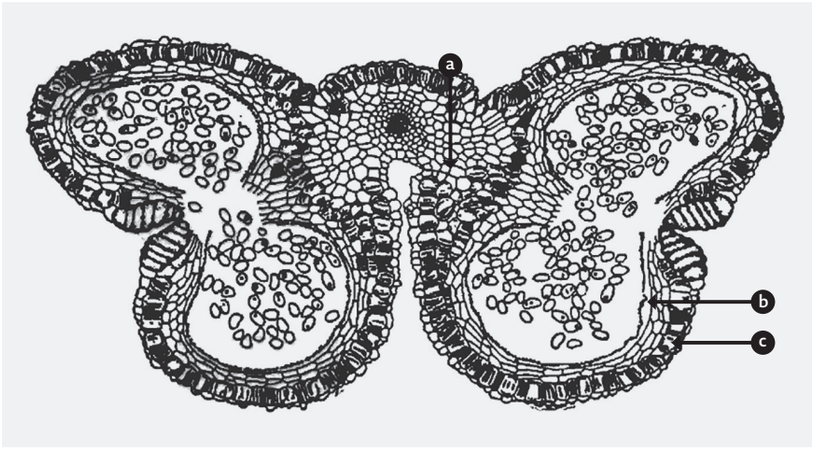


FIGURA 174
Estrutura da antera madura em corte transversal (representação esquemática): a) conectivo, b) *tapetum* em desagregação, c) endotécio. *N.b.*: duas tecas e quatro sacos polínicos (microsporângios) com grãos de pólen; os dois sacos polínicos de cada antera são confluentes na maturidade; no centro da imagem o conectivo a ligar as duas tecas (a); o *tapetum* em desagregação está representado por uma fiada de pontos a revestir a parede interna de cada saco polínico (b); as células com paredes espessadas do endotécio por dentro da epiderme (camada mais externa) (c) [Extraído de Maheshwari (1950).]

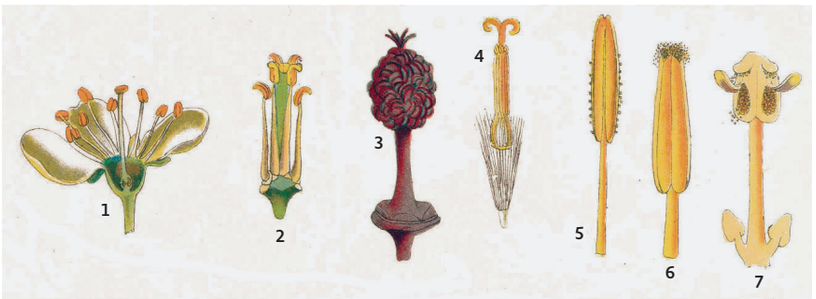


FIGURA 175
Morfologia do androceu e do estame: 1 – estames livres indefinidos numa rosácea; *n.b.*: presença de hipanto; 2 – estames didinâmicos de uma brassicácea; 3 – estames monadelfos de uma malvácea; 4 – Estames sinantéricos de uma composta, *n.b.*: estilete atravessa um tubo dos estames e expõe estigmas ao exterior, e cálice metamorfoseado num papilho; 5 – deiscência longitudinal numa antera basifixa. 6 – deiscência poricida numa antera basifixa; 7 – deiscência valvar no loureiro; *n.b.*: dois nectários na base da antera. [Coutinho (1898).]



FIGURA 176
Concrescência do filete. A) Estames monadelfos de *Malva sylvestris* (Malvaceae); *n.b.*: corte longitudinal da flor onde se observa o estilete a percorrer o tubo dos estames e o ovário súpero (não soldado com peças da flor). **B)** Visíveis três grupos de estames poliadelfos de *Hypericum* x *hidcoteense* (Hypericaceae). [Fotografias do autor.]





FIGURA 177
Estames epipétalos sinantéricos nas Asteraceae (flores liguladas de um capítulo de *Andryala integrifolia*): a – flores antes da ântese; b – filetes inseridos nas paredes internas do tubo da corola, como é próprio dos estames epipétalos; c – estames sinantéricos; embora não visíveis na fotografia, os estiletes passam pelo meio do tubo formado pelos estames sinantéricos. [Fotografia do autor.]

a autopolinização («Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»).

Deiscência das anteras

A desidratação das anteras maduras força a sua abertura por zonas de deiscência e a libertação do pólen. No que às anteras diz respeito, a deiscência pode ser:

- **Longitudinal** – cada teca rompe-se longitudinalmente; *e.g.*, *Nicotiana* e *Datura*, entre outras solanáceas;
- **Transversal** – pólen libertado por aberturas transversais; *e.g.*, *Verbascum* (Scrophulariaceae);

Valvar – pólen libertado através de pequenas valvas (aberturas em forma de janela); *e.g.*, loureiro (Figuras 175-7 e 279);

Poricida – pólen libertado através de pequenos orifícios (poros); *e.g.*, *Solanum* (Solanaceae) (Figura 175-6).

- Reconhecem-se duas direções de deiscência nas anteras:
- **Introrsa** – pólen libertado para o interior da flor; *e.g.*, *Nerium*, *Vinca* e outras apocináceas;
- **Extrorsa** – pólen libertado em direção ao exterior da flor; *e.g.*, Annonaceae, Potamogetonaceae e *Lilium* (Liliaceae) (Figura 275-A).

A deiscência extrorsa favorece a polinização cruzada – é um tipo de hercogamia («Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»).

PÓLEN

O pólen é exclusivo dos espermatófitos. Guarda no seu interior o microgametófito, servindo de veículo de transporte da informação genética masculina. Tem uma segunda função em algumas espécies: servir de recompensa alimentar para os polinizadores.

No momento da dispersão do pólen, o microgametófito das angiospérmicas tem 2 ou 3 células («Microsporogénese e microgametogénese»). O gametófito das gimnospérmicas é disperso com 1 a 5 células, exceto nas Podocarpaceae, onde este número atinge as 4 dezenas (Fernando *et al.* 2009).

O pólen varia de *ca.* 3µm a *ca.* 250µm, com uma média em torno dos 35µm (Erdtman cit. Barth 1991). A parede do pólen (= **esporoderme**) protege as células que constituem o microgametófito de impactos e da abrasão, da dessecação e da radiação solar, durante o percurso desde a antera até ao estigma. A esporoderme (e o grão de pólen) expande-se e contrai-se em resposta ao teor de humidade do ar. Tem duas camadas:

- **Intina** – camada celulósica;
- **Exina** – camada externa composta por **esporopolenina**, um biopolímero complexo, de composição química pouco conhecida, muito resistente à degradação por enzimas e agentes químicos reativos.

Na exina, por sua vez, reconhecem-se uma camada interna (**endexina**, *endexine*) e outra externa (**ectexina**, *ectexine*) (Figura 178-A). A endexina é laminada (composta por camadas sobrepostas) nas gimnospérmicas e homogénea nas angiospérmicas. Neste último grupo de plantas, a ectexina está diferenciada, de dentro para fora, numa **camada inferior** (*foot layer*), numa **camada columelar** (*columellar layer*) e num *tectum* onde se inserem elementos esculturais.

A camada columelar falta em alguns grupos muito antigos de angiospérmicas (*e.g.*, Nymphaeaceae); é constituída por pequenas colunas (columelas) que conectam a camada inferior com o *tectum*. A ectexina das gimnospérmicas segue outros padrões, sem columelas. O pólen das plantas anemófilas tende a ser liso e o das plantas entomófilas rico em ornamentações.

Na superfície da exina observam-se pequenas aberturas circulares – **poros** –, ou em forma de fenda – **colpos** (Figura 178-B, C). Os grãos de pólen são primariamente classificados em função do tipo de abertura (Teixeira & Branco 2006). Assim, o pólen pode ser (i) **colpado**, (ii) **porado**, (iii) **colporado** (com aberturas que combinam um colpo e um pequeno poro) ou (iv) **zonados** (aberturas aneladas ou em bandas). Estes termos podem ser precisados com base no número de aberturas; *e.g.*, pólen monocolpado (com um colpo), tricolpado (com três colpos), monoporado e policolporado. Os pólenes monocolpados e tipos derivados são característicos das angiospérmicas basais, magnoliídeas e monocotiledóneas. A presença de pólen tricolpado ou de tipos derivados (*e.g.*, pólen triporado) é um carácter derivado (apomorfia) das eudicotiledóneas.

As ornamentações da superfície da exina permitem, em muitos casos, a identificação dos grãos de pólen

ao nível do género ou mesmo da espécie (Figura 178-D, E). Os **palinologistas** – os especialistas na identificação morfológica de grãos de pólen, atuais ou fósseis – usam estas e outras características para seguir a evolução das plantas com semente no registo fóssil e para estudar a dinâmica da paisagem vegetal e do clima a várias escalas temporais.

GINECEU

Conceito, estrutura e função do carpelo e pistilo

A parte ♀ da flor, o **gineceu** (*gynoecium*), situa-se no ápice do recetáculo, na região mais interna da flor, imediatamente acima do androceu. Os órgãos ♀ da flor, os **carpelos**, são folhas muito modificadas onde se diferenciam os esporângios ♀, sendo, por isso, interpretáveis como megasporofilos.

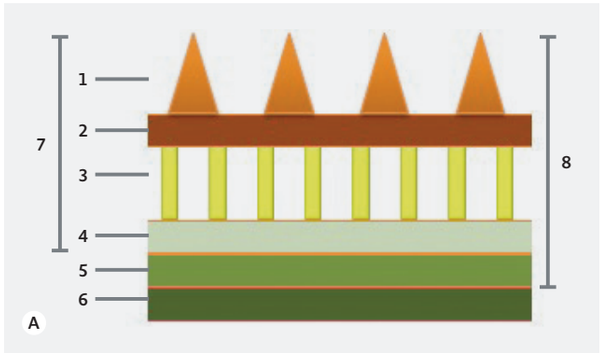
Divergem do recetáculo 1, 3 ou 5 feixes bicolaterais para abastecer os carpelos – geralmente 3: uma **nervura/feixe vascular dorsal** (= médio) e duas **nervuras/feixes ventrais** (= marginais) (Khan 2002). Os feixes ventrais progridem próximo da margem do carpelo e penetram a calaza dos primórdios seminais. O feixe dorsal encaminha-se pelo estilete até ao estigma. A preparação das vagens imaturas de feijão-verde, favas ou ervilhas de quebrar para cozinhar envolve a extração de 3 «fios»: o feixe dorsal, mais os dois ventrais, junto da comissura carpelar.

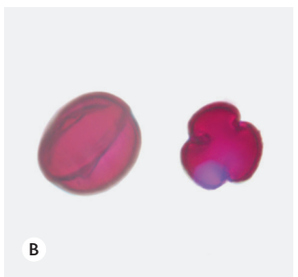
Supõe-se que num estádio evolutivo ainda inicial, os carpelos eram abertos, dispondo-se os primórdios seminais livremente na sua margem (Figura 179)[85]. Em algum momento, no Jurássico Superior (> 145 M.a.), entre os ancestrais mais próximos das angiospérmicas, os carpelos dobraram pela nervura média e soldaram-se pela margem (com a página inferior virada para o exterior), ficando os primórdios seminais protegidos no interior de uma nova estrutura – o **pistilo** (*pistil*). Nos feixes vasculares, o xilema ficou virado para a cavidade ovarial, e o floema para fora, uma imperfeição evolutiva que deixou os carpelos expostos ao ataque de insetos picadores-sugadores. A natureza foliar do carpelo é evidenciada pela sua (i) estrutura dorsiventral, com uma página superior (interna) e inferior (exterior), e pela (ii) nervação similar à das folhas peninérveas. Dadas as dificuldades em estabelecer homologias (relacionar evolutivamente) entre as estruturas reprodutivas das gimnospérmicas e das angiospérmicas, os termos carpelo e pistilo só se aplicam às plantas com flor.

O pistilo é constituído por uma ou mais folhas carpelares. Os primórdios seminais inserem-se na face interna dos pistilos, por regra, na vizinhança da sutura carpelar. Os pistilos podem ser estéreis – **pistilódios** – e, como os estaminódios, desempenhar, ou não, outras funções (*e.g.*, atração de polinizadores).

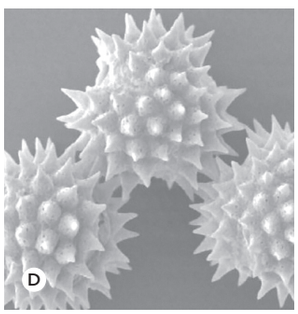
Reconhecem-se três partes num pistilo:

- **Ovário** (*ovary*) – parte proximal, dilatada, do pistilo que encerra os primórdios seminais;
- **Estilete** (*stylus*) – estrutura geralmente delgada, nem sempre presente, intercalada entre o ovário e o estigma;
- **Estigma** (*stigma*) – parte distal do pistilo especializada na captura e triagem de grãos de pólen.









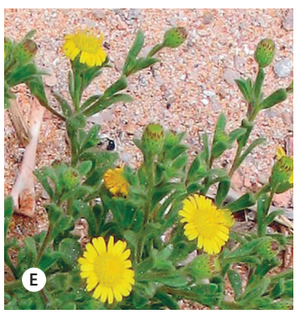


FIGURA 178
Estrutura do pólen. **A)** Representação esquemática: 1 – elementos esculturais (ornamentações); 2 – *tectum*; 3 – columela; 4 – camada inferior (ou base); 5 – endexina; 6 – intina; 7 – ectexina; 8 – exina. **B)** Grão de pólen tricolporado de *Crataegus monogyna* (Rosaceae). **C)** Grãos de pólen triporados (nem todos os poros são visíveis na fotografia) de *Jasione montana* (Campanulaceae). **D)** Ornamentação da exina de *Pulicaria sicula* (Asteraceae). Num estudo comparativo da estrutura da exina das *Pulicaria* ibéricas, Coutinho *et al.* (2011) confirmaram a endemicidade e a categoria específica da *P. microcephala* **(E)** uma planta exclusiva das Ilhas Berlengas (Portugal). [A) redesenhado de Punt *et al.* (2007); B e C) cortesia de Maria Villa; D) cortesia de A. X. Pereira Coutinho; E) cortesia de João Domingues Almeida.]

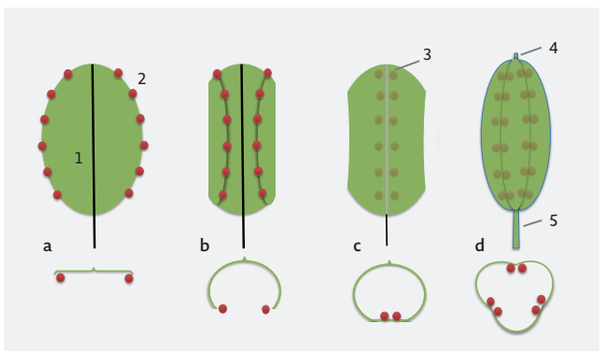


FIGURA 179
Modelo conceptual da evolução do carpelo (corte transversal na parte inferior da figura): 1 – nervura média, 2 – primórdio seminal, 3 – sutura carpelar, 4 – estigma, 5 – pedicelo. O megasporofilo ancestral era aberto, dispondo-se os primórdios seminais (megasporângios) na sua margem (a). A evolução do carpelo fechado encerrou os primórdios seminais no seu interior (b e c). Os pistilos pluricarpelares são uma aquisição evolutiva posterior (d, pistilo tricarpelar paracárpico). [Original.]

O ovário é a parte do pistilo incumbida da proteção dos primórdios seminais. Depois de transformado em fruto, protege as sementes e eventualmente colabora na sua dispersão. A evolução do estilete melhorou a exposição dos estigmas à chuva polínica. O estilete foi aproveitado por muitas plantas para favorecer a polinização cruzada, e reduzir os riscos de endogamia, por exemplo, através do afastamento dos estigmas das anteras (hercogamia, «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»). O estilete aumentou a distância percorrida pelos tubos polínicos e, por essa via, a competição entre os gametófitos ♂, transformando-se num sistema de seleção dos melhores gâmetas ♂ (Mulcahy 1979) («Competição do pólen. Seleção de gâmetas»). Através de mecanismos insuficientemente conhecidos, o estigma é capaz de reconhecer o pólen coespecífico e compatível («Sistemas de autoincompatibilidade»). Geralmente, apenas uma pequena parte do pólen que aterra na superfície da epiderme do estigma germina.

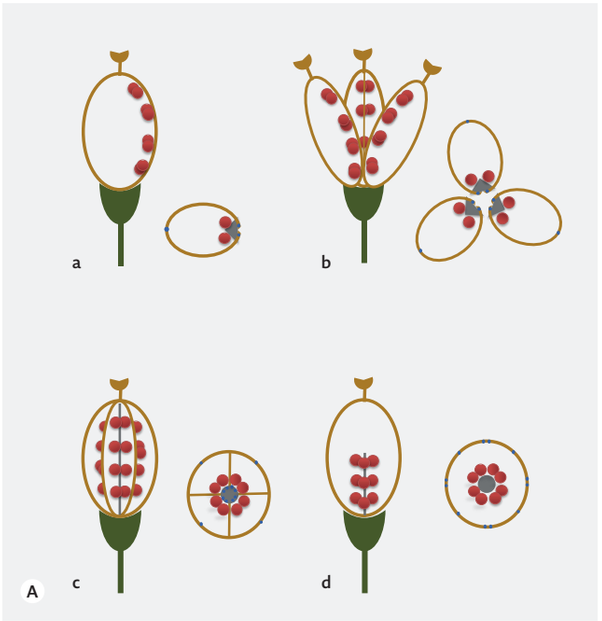










FIGURA 180
Concrescência dos carpelos.
A) Representação esquemática: a – gineceu monocarpelar de placentação marginal; b – gineceu tricarpelar apocárpico; c – gineceu tetracarpelar sincárpico de placentação axilar; d – gineceu tetracarpelar paracárpico de placentação central livre.
B) Gineceu apocárpico de *Ranunculus ollissiponensis* (Ranunculaceae).
C) Fruto múltiplo de aquénios da mesma espécie. **D)** Gineceu tricarpelar sincárpico de *Scilla ramburei* (Asparagaceae, Scilloideae) de carpelos totalmente concrescentes.
E) Baga da palmeira-dendém (*Elaeis guineensis*, Arecaceae) derivada de um gineceu tricarpelar, sincárpico com estiletes livre; *n.b.*: três estiletes livres, persistente no fruto.
[Original e fotografias do autor.]

Número e concrescência dos carpelos

Tipologia

Compõem o gineceu um ou mais carpelos. Com um, dois, ou mais de dois carpelos o gineceu é qualificado, respetivamente, como (i) **monocarpelar**, (ii) **bicarpelar** ou (iii) **pluricarpelar**. As folhas carpelares, por sua vez, podem ser livres ou concrescentes. No estudo da concrescência carpelar do gineceu[86] pluricarpelar aplicam-se os seguintes adjetivos (Figura 180):

- **Apocárpico** (= corocárpico; *apocarpous*) – gineceu com dois ou mais carpelos livres;
- **Sincárpico** *s.l.* (= cenocárpico; *syncarpous*) – gineceu de carpelos concrescentes pelo menos na região ovarial.

Estão descritos níveis de concrescência intermédios entre a apocarpia e a sincarpia, e a sincarpia pode não se estender ao estilete e ao estigma. Por exemplo, nas apocináceas é frequente os estiletes serem concrescentes e os ovários livres; as cariofiláceas têm os estiletes e os estigmas livres; e, nas liliáceas e na maioria das angiospérmicas, os carpelos são concrescentes até ao estigma.

No gineceu apocárpico, o número de pistilos é igual ao de carpelos. O gineceu sincárpico, qualquer que seja o número de carpelos, tem apenas um pistilo. O número de carpelos é mais variável nas plantas de gineceu apocárpico do que nas plantas sincárpicas. Na maioria das espécies sincárpicas, o número de carpelos é constante, mas as exceções são muitas. As liliáceas têm sempre três carpelos, e as vitáceas e as compostas dois. No tomateiro, as cultivares tipo *cherry* têm dois carpelos, aumentando este número para três ou mais nas cultivares de frutos grandes. Na laranjeira, o número de carpelos (basta contar o número de gomos) varia de fruto para fruto numa mesma árvore.

Em função da morfologia do interior do ovário, o gineceu sincárpico *s.l.* tipifica-se do seguinte modo (Figuras 180-A e 181):

- **Sincárpico** ***s.str.*** – gineceu de carpelos concrescentes pelas faces externas dos carpelos, definindo mais de um compartimento no interior do ovário;
- **Paracárpico** – gineceu de carpelos concrescentes pelas margens, com um único compartimento ovarial.

Os compartimentos ovariais são designados por **lóculos** (Figuras 180-A e 181). No gineceu sincárpico *s.str.*, os lóculos são separados por um ou mais septos e, geralmente, coincidem com o número de carpelos. Na família das brassicáceas, o ovário, embora seja originalmente paracárpico, apresenta dois lóculos. No pistilo das plantas desta família forma-se um **falso septo** com tecidos da placenta, ficando os primórdios seminais retidos nas duas suturas carpelares. As Linaceae, as Lamiaceae e as Solanaceae, entre outras famílias, também têm falsos septos (Figura 186-B).

Vantagens da sincarpia

No gineceu sincárpico, os carpelos estão total ou parcialmente unidos no estilete. A arquitetura do gineceu sincárpico permite que os tubos de pólen passem de uns carpelos para os outros e fecundem primórdios que de outra forma abortariam. Mas, mais importante ainda, com a sincarpia ocorre uma competição centralizada do pólen, mais eficiente do que num gineceu apocárpico, com cada carpelo *per se* – a evolução da sincarpia a partir da apocarpia aumentou a competição entre os tubos polínicos no acesso aos primórdios seminais, e a eficiência da seleção de gâmetas ♂ geneticamente superiores. Em resumo, a sincarpia aumenta a quantidade e a qualidade da descendência, com menos desperdícios de pólen (Armbruster *et al.* 2002, Endress 1982).

As vantagens evolutivas da sincarpia explicam a sua emergência de forma independente em 17 linhagens de angiospérmicas (Armbruster *et al.* 2002). Mais de 80% das angiospérmicas atuais são sincárpicas *s.l.*; ~10% são apocárpicas e os outros 10% monocarpeladas (Endress 1982). O gineceu apocárpico é característico, mas não exclusivo, dos grupos mais antigos das plantas com flor; *e.g.*, angiospérmicas basais e magnoliídeas. Estes grupos geralmente também não possuem estiletes e estigmas bem diferenciados. A sincarpia teve uma importante consequência evolutiva: facilitou, *a posteriori*, a evolução de múltiplos tipos de fruto e de sistemas complexos de dispersão, porque abriu o caminho à evolução de frutos carnudos (a apocarpia com frutículos carnudos é rara) e de mecanismos especializados de deiscência (Endress 1982).

Ovário

O número e a concrescência dos carpelos, a posição do ovário, a inserção das peças do perianto relativamente ao ovário e o tipo de placentação são os caracteres morfológicos de maior interesse taxonómico sediados no gineceu.

Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário

A **posição do ovário** expressa a maior ou menor extensão da adnação do hipanto às paredes do ovário.

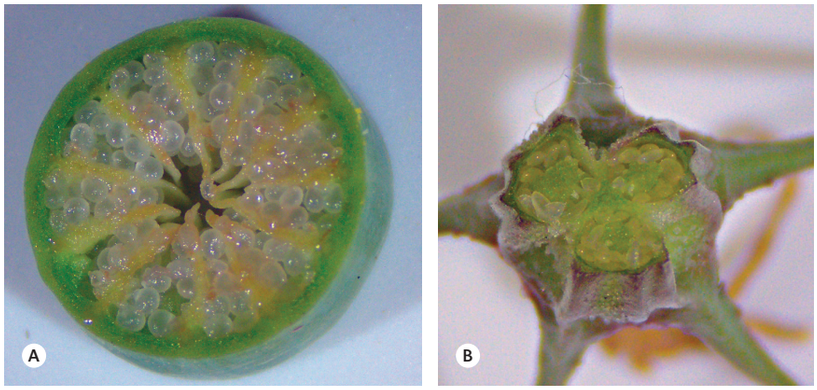


FIGURA 181



FIGURA 182





FIGURA 183

FIGURA 181
Ovário sincárpico s.tr.: lóculos e septos. Corte transversal do ovário de duas espécies de ovário súpero com lóculos e septos evidentes. **A)** Ovário pluricarpelar sincárpico com 11 carpelos da papoila-comum (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae), repleto de primórdios seminais de placentação parietal. *N.b.*: a maior parte dos lóculos não está completamente fechado – a sincarpia nesta espécie não é perfeita. **B)** Ovário pluricarpelar sincárpico de *Campanula rapunculus* (Campanulaceae) com 3 carpelos e placentação axilar. [Fotografias do autor.]

FIGURA 182
Posição do ovário na nogueira-europeia. Flores femininas de nogueira-europeia; *n.b.*: dois estigmas papilosos sésseis (sem estilete); bráctea assinalada por uma seta; visíveis 3 das 4 sépalas; *vd.* descrição no texto. [Fotografia do autor.]

FIGURA 183
Ovário semi-ínfero. Flores **(A)** e frutos imaturos **(B)** de sabugueiro (*Sambucus nigra*, Adoxaceae), uma planta de ovário semi-ínfero. [Fotografias do autor.]

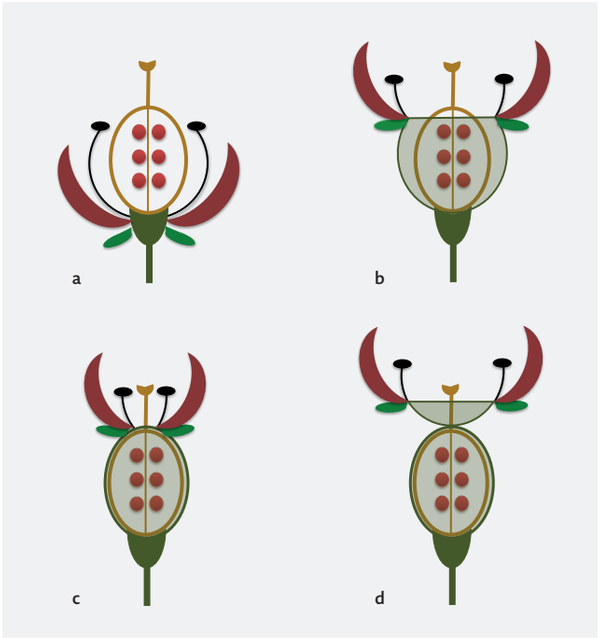


FIGURA 184
Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário (representação esquemática): a – flor hipogínica; b – flor perigínica; c – flor epigínica; d – flor epiperigínica. *N.b.*: sépalas a verde-alface, pétalas a vermelho, recetáculo verde-escuro, tecidos do ovário a amarelo, estames a preto, e hipanto representado em b e d com a forma de uma taça. [Original.]

FIGURA 184

Reconhecem-se três tipos de posição do ovário (Figuras 183, 184 e 185):

- **Ovário súpero** (= **ovário livre**; *superior ovary*) – ovário localizado acima da inserção do hipanto (flores perigínicas) ou das restantes peças da flor (flores hipogínicas); hipanto, quando presente, não aderente ao ovário;
- **Ovário semi-ínfero** (*semi-inferior ovary*) – hipanto parcialmente aderente ao ovário;

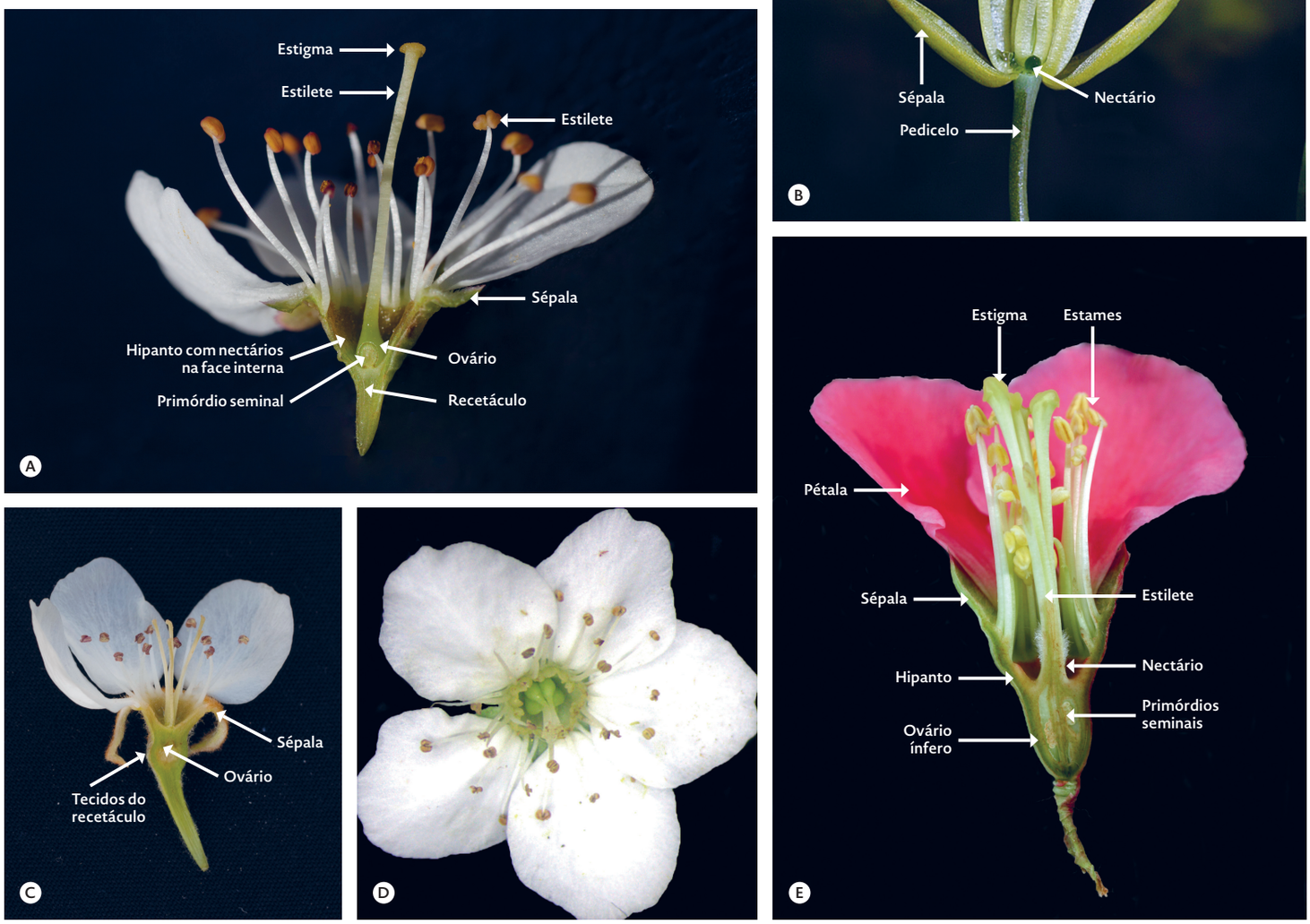


FIGURA 185
Posição do ovário. Inserção das peças do perianto relativamente ao ovário. A) Corte longitudinal de uma **flor perigínica** cerejeira; *n.b.*: ovário súpero, estames indefinidos, a presença de hipanto e o primórdio seminal evidenciado através do corte longitudinal do ovário. **B)** Corte longitudinal de uma **flor hipogínica** de nabo (*Brassica napus*, Brassicaceae); *n.b.*: ovário súpero, 2 das 4 pétalas e 2 das 4 sépalas visíveis, e 6 estames didinâmicos (4 maiores e 2 mais pequenos). **C)** Corte longitudinal de uma **flor epigínica ligeiramente epiperigínica** de macieira. **D) Flor perigínica** de *Spiraea x cantoniensis* (Rosaceae); *n.b.*: gineceu apocárpico súpero e estames indefinidos. **E)** Corte longitudinal de uma **flor epiperigínica** de *Chaenomeles x superba* (Rosaceae); *n.b.*: ovário ínfero, estames indefinidos, estiletes livres distalmente, e inserção dos estames na superfície interna do hipanto. [Fotografias do autor.]

- **Ovário ínfero** (*inferior ovary*) – hipanto aderente ao ovário em todo (ou quase todo) o seu comprimento; peças do perianto inseridas acima do ovário podendo a flor ser perigínica ou epigínica.

O ovário ínfero aumenta o número de camadas de tecidos que isolam os primórdios seminais do exterior. Simultaneamente, afasta os nectários, as peças do perianto e os estames do ovário, desviando a atenção dos visitantes do que realmente interessa para a planta: os primórdios seminais. Admite-se, portanto, que o ovário ínfero tenha um efeito favorável na proteção dos primórdios seminais contra a herbivoria (Grant 1950). A posição do ovário é um carácter evolutivamente reversível, sendo o ovário ínfero o estado de carácter ancestral (Soltis *et al.* 2003).

A interpretação da posição do ovário é particularmente complexa na nogueira-europeia (Figura 182). Nestas árvores, o perianto está reduzido a 4 pequenas sépalas – a flor é apétala. O pequeno dente assinalado com uma seta corresponde à extremidade livre de uma bráctea intimamente soldada às paredes do ovário. Nas flores ♀ da nogueira-europeia identificam-se ainda os esboços de 2 bractéolas. O gineceu da nogueira-europeia é ínfero. O fruto é carnudo e, além das paredes do ovário, inclui tecidos de sépalas e brácteas. Assim como há vários tipos de hipanto, a ontogénese do ovário não é igual para todas as angiospérmicas.

Reconhecem-se quatro tipos de **inserção das peças do perianto relativamente ao ovário** (Figuras 184 e 185; Stace 1991):

- **Flor hipogínica** (*hypogynous flower*) – ovário súpero, flores sem hipanto – perianto inserido por debaixo do gineceu;
- **Flor perigínica**[87] (*perigynous flower*) – ovário súpero, flores com hipanto;
- **Flor epigínica** (*epigynous flower*) – ovário ínfero, sem hipanto – perianto inserido por cima do ovário;
- **Flor epiperigínica** (*epiperigynous flower*) – ovário ínfero, flores com hipanto.

Nas flores perigínicas e epiperigínicas, o perianto e o androceu inserem-se acima do ovário.

Placentação

Designa-se por **placenta** (*placenta*) o tecido que conecta os funículos dos primórdios seminais com a parede do ovário. A placenta tem uma natureza meristemática e durante a construção da flor dá início a um ou mais primórdios seminais. Reconhecem-se cinco estados de carácter fundamentais de **placentação**, *i.e.*, de disposição das placentas e, implicitamente, dos primórdios seminais no interior do ovário (Figura 186):

- **Marginal** – primórdios localizados na proximidade da sutura carpelar num ovário monocarpelar;
- **Axilar** (= axial) – ovário di a pluricarpelar sincárpico com primórdios inseridos no ângulo interno definido pelos septos do ovário;
- **Central livre** – ovário unilocular com primórdios seminais inseridos numa coluna central;
- **Parietal** – primórdios dispersos na parede interna do ovário;
- **Basal** – primórdios inseridos na base do ovário.

Imaginemos um gineceu sincárpico *s.str.* com muitos primórdios seminais (pluriovulado). Se a placentação for axilar, os primórdios inserem-se na sutura carpelar, bem no centro do ovário (*e.g.*, tomateiro); na placentação de tipo parietal, os primórdios estão suspensos na parede do ovário e, tendencialmente, concentram-se no lado oposto à sutura carpelar. Se, ao longo do processo evolutivo, os lóculos de um ovário de placentação axilar desaparecerem, os primórdios ficarão concentrados

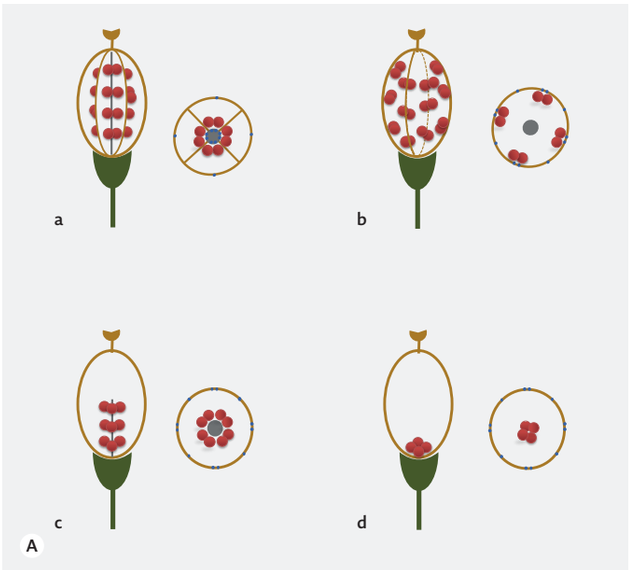






FIGURA 186
Placentação. A) Tipos de placentação: a – gineceu sincárpico *s.str.* tetracarpelar de placentação axilar; b – gineceu paracárpico tetracarpelar de placentação parietal; c – gineceu paracárpico tetracarpelar de placentação central livre; d – gineceu paracárpico tetracarpelar de placentação basal. **B)** Cápsula derivada de um ovário bicarpelar sincárpico de placentação axilar da figueira-do-inferno (*Datura stramonium*, Solanaceae). *N.b.*: o ovário é bilocular, e só aparentemente tetralocular pela formação de falsos septos; a cápsula abre pela sutura carpelar e pelas nervuras médias dos carpelos diferenciando do quatro valvas, cada uma correspondendo a meio carpelo. **C)** Fruto múltiplo de folículos de placentação marginal em *Sterculia cf. setigera* (Malvaceae, Sterculioideae) (Angola). [Esquema e fotografias do autor.]

numa coluna (placentação central livre) que posteriormente pode colapsar numa placentação basal. Por exemplo, o pimento tem placentação axilar, central livre ou um tipo intermédio entre as placentações central livre e parietal, conforme as cultivares.

Estilete

Na prática taxonómica, os estiletes, quando presentes, são avaliados em função de quatro critérios: (i) estrutura interna, (ii) concrescência e número, (iii) comprimento, e (iv) inserção. O interior dos estiletes pode ser fistuloso ou sólido. A cavidade dos **estiletes fistulosos** está, geralmente, preenchida com mucilagens. Os **estiletes sólidos** têm no seu interior um tecido especial – o **tecido de transmissão** – constituído por células alongadas conectadas por plasmodesmos. Os estiletes fistulosos abundam entre as monocotiledóneas, e os sólidos nas dicotiledóneas.



FIGURA 187
Comprimento do estilete. Estiletes de milho-graúdo, coloquialmente conhecidos por barbas de milho [Fotografia do autor.]

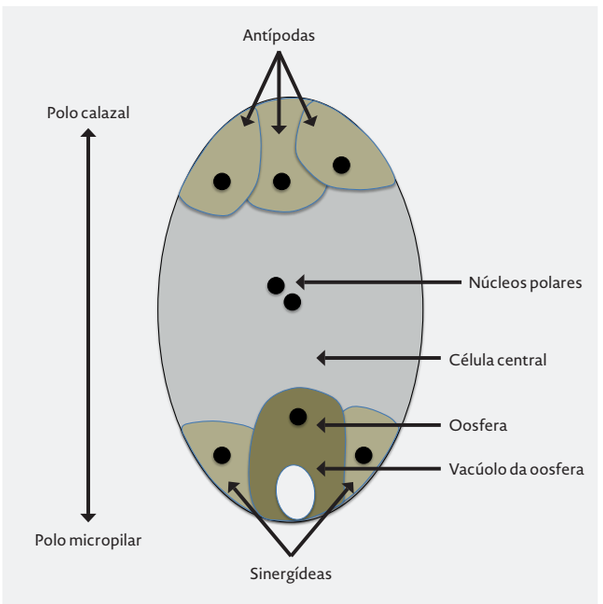


FIGURA 188
Saco embrionário tipo Polygonum. [Redesenhado de Reiser & Fischer (1993).]

Em muitos grupos de plantas identificam-se vários estiletes livres (*e.g.*, Passifloraceae e Hypericaceae) ou parcialmente concrescentes (*e.g.*, muitas Malvaceae); noutras plantas, os estiletes são concrescentes em todo o comprimento e culminam num único estigma (Figura 180-D,E). O comprimento do estilete varia de negligível (estigma séssil) até mais de 30 cm no milho-graúdo (Figura 187). Este carácter desempenha um importante papel na biologia da polinização em alguns géneros; *e.g.*, *Ficus* (Moraceae) e *Primula* (Primulaceae) («Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»).

Quanto à inserção, o estilete pode ser: (i) **terminal** – estilete inserido no topo (extremidade distal) do ovário; condição mais frequente; (ii) **lateral** – lateralmente inserido; ou (iii) **ginobásico** – estilete inserido numa ranhura profunda no centro do ovário. O estilete ginobásico é característico das Lamiaceae, das Boraginaceae e das Chrysobalanaceae, uma família tropical com grande expressão na floresta atlântica brasileira ou no CO africano. Nestas plantas, o ovário está profundamente partido em 2 ou 4 partes, assemelhando-se a um gineceu apocárpico. Embora o estilete arranque da extremidade do ovário, parece estar inserido diretamente no recetáculo (Figura 189).

Estigma

Os estigmas podem ser ou glandulares ou secos, caso exsudem ou não secreções viscosas ao tacto. O estigma é séssil quando assenta diretamente sobre o ovário, *i.e.*, quando não existem estiletes. As angiospérmicas basais (*e.g.*, Nymphaeaceae) e algumas magnoliídeas não têm estilete e exibem uma **margem estigmática** extensa ao longo de toda, ou de parte, da sutura carpelar. Um estilete pode terminar em um ou mais estigmas. Se mais do que um, então, por regra, em número igual ao número de carpelos. Quanto à forma, os estigmas podem ser globosos, aclavados (em forma de clava), plumosos (cobertos de pelos e tomando a forma de uma pluma), etc.

PRIMÓRDIO SEMINAL

Num primórdio seminal identificam-se as seguintes partes (Figura 190-A):

- **Funículo** (*funicle*) – cordão delgado e curto, atravessado por um feixe vascular, que conecta o primórdio seminal à placenta;
- **Tegumento** (= integumento, *integument*) – estrutura com a função de proteger o nucelo e o saco embrionário;

- **Nucelo** (*nucellus*) – tecido maternal diploide situado entre o tegumento e o saco embrionário;
- **Saco embrionário** (*embryo sac*) – gametófito ♀ (= megagametófito).

O primórdio seminal pode ter um (**primórdios unitegumentados ou unitégmicos**) ou dois (**primórdios bitegumentados ou bitégmicos**) tegumentos. As angiospérmicas são originalmente bitegumentadas (Friis *et al.* 2011) – o primórdio unitegumentado é um estado de carácter derivado. O tegumento externo apelida-se **primina** e o interno **secundina**. Estes termos não se aplicam aos primórdios com um tegumento. Os tegumentos arrancam da base do nucelo e prolongam-se até ao ápice do primórdio, deixando uma pequena abertura – o **micrópilo** (*micropyle*) – por onde entra o tubo polínico na fecundação.

Consoante a espessura do nucelo reconhecem-se dois tipos de primórdio seminal: (i) **primórdios crassinucelados** e (ii) **primórdios tenuinucelados** (Maheshwari 1950). No primeiro tipo, uma a várias camadas de células nucelares separam a epiderme do saco embrionário. No segundo tipo, o saco embrionário contacta diretamente com a epiderme. O primórdio cassinucelado é ancestral nas angiospérmicas. A parte do nucelo situado no lado oposto ao micrópilo, geralmente na vizinhança da inserção dos tegumentos, é conhecida por **calaza**.

Mais de 70 % das angiospérmicas têm um **saco embrionário tipo Polygonum**, com origem num único megásporo e constituído por 8 núcleos haploides e 7 células (Figura 188): (i) a **oosfera** (*egg cell*, *oosphere*), (ii) 2 **sinergídeas** (*synergids*), (iii) 1 **célula central** (*central cell*) cenocítica[88] com 2 núcleos (núcleos polares) e (iv) 3 **antípodas** (*antipods*). As sinergídeas e a oosfera situam-se no **polo** (ou **extremidade**) **micropilar do saco embrionário**, e os antípodas no **polo calazal**.

A oosfera e a célula central são gâmetas ♀; as sinergídeas têm um importante papel na atração e na libertação dos gâmetas ♂; a função das antípodas não é conhecida («Reprodução sexuada nas angiospérmicas»).

Reconhecem-se três tipos maiores de primórdio seminal (Figura 190):

- **Ortotrópico** (*orthotropous*) – primórdio ereto com funículo, calaza e micrópilo dispostos ao longo do mesmo eixo; *e.g.*, Platanaceae.
- **Campilotrópico** (*campylotropous*) – primórdio arqueado, com o micrópilo próximo da calaza; *e.g.*, feijoeiro-comum e tomateiro;
- **Anatrópico** (= anátropo; *anatropous*) – primórdio com uma curvatura de 180 º no ápice do funículo, de tal modo que o micrópilo fica mais próximo da placenta do que da calaza; tipo mais frequente de primórdio seminal.

O tipo de primórdio seminal vai condicionar a forma e a posição relativa do **hilo** (*hilum*, cicatriz na semente que marca o ponto de inserção do funículo no primórdio) e do micrópilo na semente.



FIGURA 189

FIGURA 189
Inserção do estilete. Ovário bicarpelar com estilete ginobásico persistente a evoluir para fruto em *Cynoglossum cheirifolium* (Boraginaceae). [Cortesia de Paulo Araújo, Flora-On.]

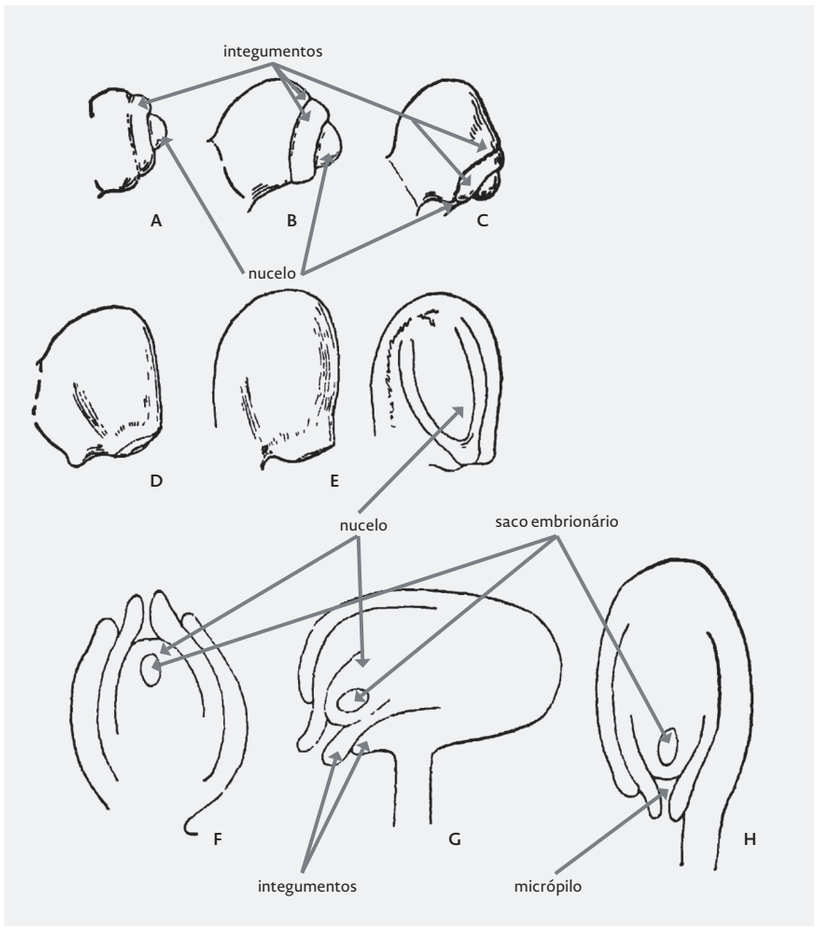


FIGURA 190

FIGURA 190
Primórdios seminais das angiospérmicas. **A-E)** Diferenciação de um primórdio campilotrópico. **G)** Primórdio ortotrópico. **H)** Primórdio campilotrópico. **I)** Primórdio anatrópico. [Holman & Robbins (1939).]

Na perspetiva do processo de desenvolvimento das plantas, o primórdio seminal é um precursor não fecundado da semente. Em termos evolutivos e morfológicos, os primórdios seminais são interpretados como megasporângios envolvidos por um ou dois tegumentos porque a megasporogénese (diferenciação de esporos ♀) ocorre no seu interior («Reprodução sexuada nas angiospérmicas»). Os carpelos sustêm os megasporângios, portanto, são megasporofilos.

NECTÁRIOS FLORAIS E OSMÓFOROS

O **néctar** é uma solução açucarada, rica em compostos aromáticos, secretada por **nectários florais** para o exterior ou interior da flor, que atua como uma recompensa para os polinizadores (Nepi *et al.* 2009). Tem uma segunda função: distrai a atenção dos visitantes do pólen (enquanto o néctar é produzido de forma contínua, a oferta de pólen é finita e energeticamente mais cara [Westerkamp & Claßen-Bockhoff 2007]). O **néctar extrafloral** é produzido em nectários extraflorais («Hidátodos, nectários extraflorais e corpos nutritivos»). A gota de polinização das gimnospérmicas não cabe no conceito de néctar («Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais»).

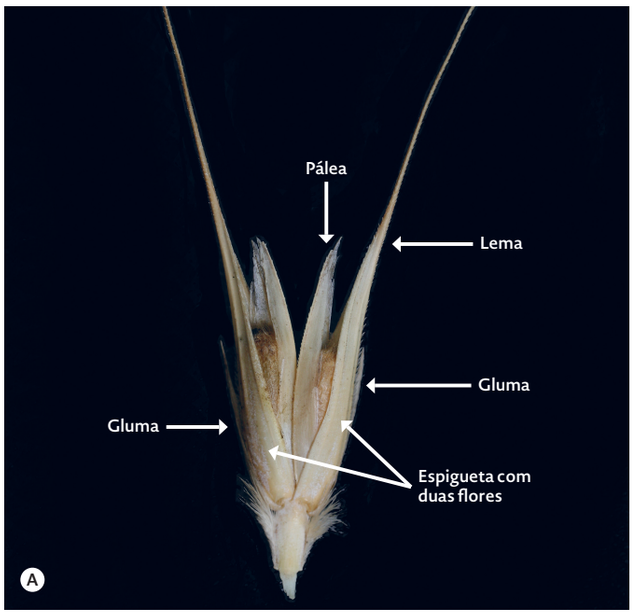
Os nectários florais têm uma localização muito variada na flor: no recetáculo (*e.g.*, disco glandular de Rutaceae, Sapindaceae e Ericaceae, e tubérculo glandular de Brassicaceae), no epicálice (*e.g.*, algodoeiros [*Gossypium*, Malvaceae]), na face interior do hipanto (*e.g.*, *Prunus* e outras Rosaceae), nas sépalas (muitas Malvaceae e Malpighiaceae), nas pétalas (*e.g.*, alguns *Ranunculus* [Ranunculaceae]), nos esporões com origem no recetáculo, no cálice ou na corola, nos estaminódios (*e.g.*, muitas Lauraceae) e no gineceu (Figuras 185-B e 229). Este último caso inclui os nectários circunscritos à sutura carpelar, comuns nas monocotiledóneas, conhecidos por **nectários septais**.

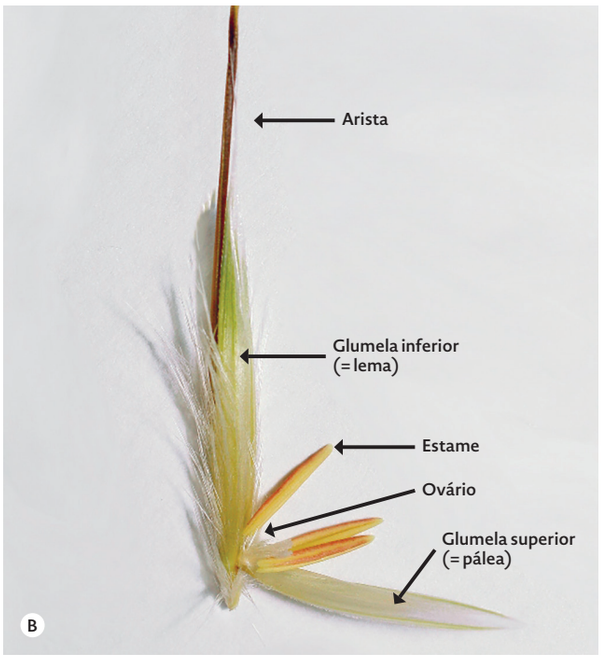
Para atrair insetos polinizadores, muitas flores libertam odores de glândulas especializadas – os **osmóforos** – sediados nos mais diversos órgãos florais, com mais frequência no perianto; *e.g.*, asas ou estandarte em muitas leguminosas e coroa dos *Narcissus*.

A FLOR DAS GRAMÍNEAS E DAS LEGUMINOSAS

Gramíneas

As Poaceae têm flores nuas – o perianto está reduzido a 2 (com frequência 3 nas Bambusoideae e em alguns grupos de Ehrhartoideae) escamas muito pequenas (**lodículas**), situadas entre a glumela superior e o verticilo dos estames (Figura 191-C) (Kellogg 2015). Na ântese, as lodículas incham e forçam a separação das glumelas, facilitando a extrusão das anteras e dos estigmas. As lodículas correspondem, possivelmente, às peças do verticilo superior de um perigónio arcaico. Acima das lodículas encontram-se 3 estames, raramente 6 (*e.g.*, bambus e *Oryza*), 2 (*e.g.*, *Anthoxanthum*) ou 1 (*e.g.*, *Festuca*),





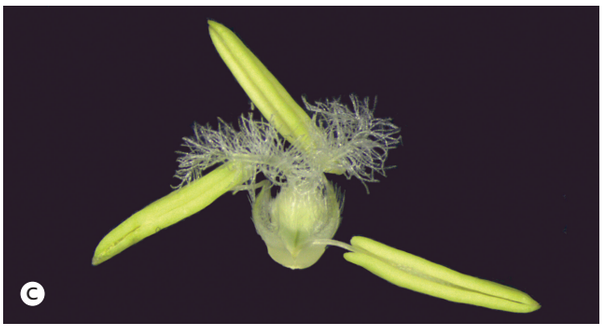


FIGURA 191
Flor das gramíneas. **A)** Espigueta de centeio; *n.b.*: espigueta com duas flores, glumas mais curtas do que as lemas, semente a emergir por entre as duas glumelas, e o calo (tufo de pelos na base da espigueta). **B)** Flor de *Avena sativa* pouco antes da ântese; *n.b.*: arista geniculada. **C)** Androceu e gineceu de *A. sativa*; *n.b.*: 2 estigmas plumosos, anteras sagitadas basifixas, 2 lodículas inseridas por baixo do ovário entre as quais emerge 1 estame. [Fotografias do autor.]

com anteras basifixas sagitadas. O ovário das gramíneas tem 3 carpelos (frequentemente parecendo 2) concrescentes (gineceu sincárpico), com 1 primórdio seminal e 2 estigmas sésseis, plumosos e secos (Figura 191-C).

As flores das gramíneas estão organizadas em espiguetas, pequenos cachos de flores alternas disticadas delimitados inferiormente por duas glumas («Inflorescências das gramíneas»). Cada flor está revestida exteriormente por duas **glumelas** (Figura 191-A,B). As glumelas são peças bracteolares, escariosas, de inserção alterna disticada no eixo da flor, dispostas no mesmo plano das glumas. Na maior parte das gramíneas (exceto bambus e Ehrhartoideae), a glumela inferior – a **lema** – é maior e envolve a glumela superior – a **pálea** –, formando-se uma cavidade fechada que encerra as restantes peças da flor. O **calo** é um tufo de pelos localizado na base das glumelas que funciona de forma análoga a um anzol, dificultando o arranque da semente do solo (Figura 191-A).

A origem evolutiva das glumelas é muito debatida. A lema inferior é uma bráctea: da sua axila diverge um curto eixo onde se situam, de baixo para cima, a lema, lodículas, estames e ovário. A forma em quilha das duas extremidades da pálea e a sua posição adaxial indiciam que se trata de uma bractéola (um profilo posicionado no pedicelo). Uma hipótese alternativa atribui à pálea, e até à lema, uma origem calicinal, sendo as lodículas pétalas modificadas (Ambrose *et al.* 2000).

Na extremidade ou no dorso, quer das glumas quer das glumelas, observa-se, frequentemente, uma estrutura delgada ou setiforme, mais ou menos longa e rígida, conhecida por **arista** (= pragana ou saruga). A vibração induzida nas aristas das glumelas pelo vento auxilia o enterramento das sementes em algumas espécies. Nas espécies com aristas geniculadas (com um pequeno «cotovelo») – *e.g.*, aveias (*Avena*) no mediterrânico ou *Aristida* nos trópicos áridos –, as espiguetas, ou as glumelas com as sementes inclusas, retidas em pequenas irregularidades do solo, são empurradas solo adentro por movimentos rotacionais quando as aristas são humedecidas pela água da chuva. A arista poderá ainda precaver a herbivoria, dificultar predação dos grãos por aves granívoras, auxiliar a dispersão (*e.g.*, sementes suspensas no pelo dos mamíferos – dispersão ectozoocórica) e, já no solo, facilitar a queda das glumelas e a germinação da semente.

As aristas dificultam o corte, o arranque e a deglutição das plantas pelos mamíferos herbívoros. O papel das aristas na redução da herbivoria é clara na biologia das gramíneas pratenses. Nestas plantas, a exposição das inflorescências e das aristas coincide com uma brusca descida da palatabilidade e do valor nutritivo da biomassa, uma síndrome que se destina a proteger a fase reprodutiva. As populações de *Avena*, *Vulpia*, *Bromus* e de outras gramíneas anuais indesejáveis controlam-se deprimindo a produção de sementes com cargas animais elevadas antes da exposição das aristas, e com cortes mecânicos antes da maturação fisiológica da semente.

Leguminosas faboídeas

As leguminosas são tradicionalmente divididas em três subfamílias: Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae. As faboídeas são a subfamília mais diversa. Todas as leguminosas indígenas da Europa, excetuando a alfarrobeira e a olaia (*Cercis siliquastrum*), são faboídeas. À semelhança das demais leguminosas, têm flores hermafroditas (com exceções), pentândras e com a sépala mediana abaxial. O cálice forma um tubo na base – cálice sinsépalo –, podendo ser actinomórfico ou zigomórfico. A corola papilionácea é característica das faboídeas (Figura 192). Trata-se de uma corola de estivação vexilar, zigomórfica, com 3 pétalas livres (1 estandarte e 2 asas) e 2 pétalas soldadas distalmente numa quilha. Os estames são 10, repartidos por dois verticilos, concrescentes num tubo pelo filete (estames monadelfos, condição mais frequente), ou 1 estame livre e os restantes 9 concrescentes (estames diadelfos). O gineceu é monocarpelar e súpero, geralmente pluriovulados. O estilete é longo e fistuloso.

FÓRMULAS FLORAIS

A flor pode ser resumida com vários níveis de detalhe através de diagramas e fórmulas florais. Os **diagramas florais** são figurações esquemáticas bidimensionais das flores, nas quais as estruturas florais são projetadas num plano, evitando perdas de informação relativas ao tipo, número, posição espacial e dimensão relativa dos

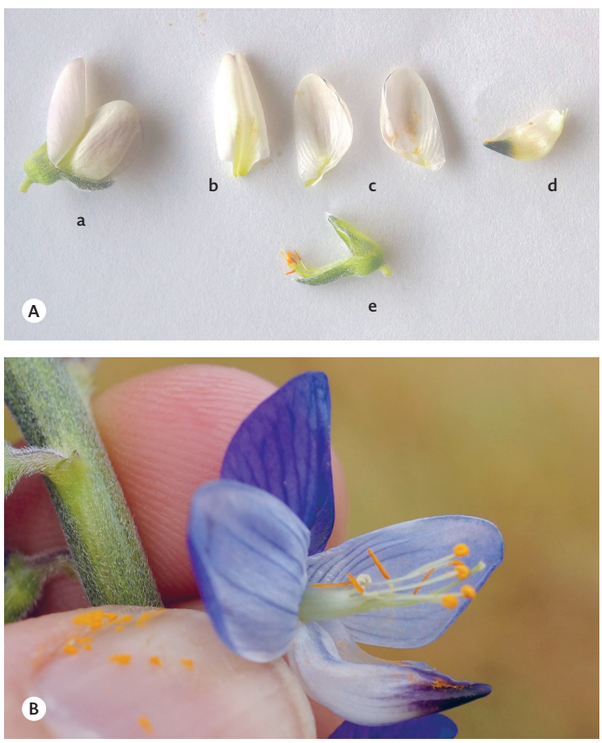


FIGURA 192
Flor papilionada das fabáceas faboídeas. **A)** Giesta-branca (*Cytisus multiflorus*). a – Flor; *n.b.*: cálice zigomórfico, estandarte e asas, e estivação vexilar; b – estandarte; c – asas, d – quilha, formada pela concrescência distal de duas pétalas, e – cálice e androceu (por dentro do tubo dos estames, não visível na imagem, encontra-se um pistilo de um único carpelo). **B)** Flor de tremoceiro-de-folhas-estreitas (*Lupinus angustifolius*) aberta manualmente (comparar com figura A). [Fotografias do autor.]

órgãos e peças da flor (Figura 154). Os diagramas florais realçam, ainda, alguns aspectos da estrutura da flor; *e.g.*, estrutura do ovário, tipo de primórdios seminais, e forma, concrescência, adnação e simetria das peças da flor. Os diagramas florais não são desenvolvidos neste texto.

As **fórmulas florais** veiculam menos informação do que os diagramas florais. Nestas fórmulas, a representação da flor reduz-se a um conjunto abreviado de símbolos referentes ao tipo, número, simetria, concrescência e adnação das peças da flor. As fórmulas florais são comummente usadas para representar *taxa* de categoria igual ou inferior à família; *e.g.*, família, subfamília, género ou espécie. A simbologia varia de autor para autor. No Quadro 33 descrevem-se, com pequenas alterações, os símbolos propostos por Ronson de Craene (2010) de uso mais frequente.

Alguns exemplos:

- Orchidaceae (família das orquídeas): ↑ P3+2:1 [A1+2˚ Ğ(3)] – perigónio de dois verticilos «P3+2» de três tépalas, uma das tépalas do verticilo interno distinta das restantes «:1»; androceu e gineceu concrescentes «[…]» formando um ginostémio; androceu de três estames «A1+2˚», dois deles estéreis «2˚»; gineceu ínfero «Ğ» sincárpico e tricarpelar «(3)»;
- *Triticum* (trigos, Poaceae): ↔ P2 A3 G(1,2˚) – flores bissimétricas[89] («↔», com dois planos de simetria porque ocorrem duas lodículas); perigónio reduzido a 2 lodículas «P2»; androceu com 3 estames; gineceu súpero, sincárpico, com 1 carpelo fértil e 2 estéreis «(G1, 2˚)»;
- *Brassica napus* (nabo, Brassicaceae) (Figura 193-A): ↔ K4 C4 A2+4 G(2) – flores bissimétricas; cálice de 4 sépalas livres; corola dialipétala de 4 pétalas; androceu com 6 estames, 2 no verticilo externo e 4 no interno «A2+4»; gineceu súpero, sincárpico de 2 carpelos;
- *Solanum nigrum* (erva-moira, Solanaceae) (Figura 193-B): * K(5) [C(5) A5] G(2) – flores actinomórficas; cálice sinsépalo de 5 sépalas; 5 pétalas soldadas num tubo; 5 estames epipétalos «(…)»; gineceu bicarpelar, sincárpico e súpero;
- *Salvia verbenaca* (sálvia, Lamiaceae) (Figura 193-C): ↑ K(3:2) [C(3:2) A2] G(2) – flores zigomórficas; cálice pentâmero sinsépalo, com 2 grupos de sépalas, o inferior com 3 sépalas e o superior com 2 «(3:2)»; 5 pétalas soldadas num tubo com dois grupos de pétalas, o inferior com 3 pétalas e o superior com 2 «(3:2)»; androceu de 2 estames epipétalos; gineceu sincárpico, súpero, de 2 carpelos.
- *Lupinus angustifolius* (tremoceiro-de-folhas-estreitas, Fabaceae) (Figura 192-B): ↑ K(2:3) C2:3 A(10) G1;
- *Helianthus annuus* (girassol, Asteraceae) (Figura 145-B): flores de dois tipos: ↑ K(0) [C(3) A(5)] Ğ(2) (flores liguladas, localizadas na margem do capítulo) e * K(0) [C(5) A(5)] Ğ(2) (flores tubulosas).

QUADRO 33
Fórmulas florais: símbolos (Ronse De Craene 2010)

SIMETRIA DA FLOR			
*	Flor actinomórfica	↔	Flor com dois planos de simetria (bissimétrica).
↑	Flor zigomórfica		
ÓRGÃOS FLORAIS			
P	Perigónio	(…]	Fusão de peças de diferentes órgãos.
K	Cálice	(…)	Fusão de peças pertencentes ao mesmo órgão.
C	Corola	+	Usado para evidenciar o número de verticilos.
A	Androceu	/	«ou»
G	Gineceu (G súpero, -G- semi-ínfero, Ğ ínfero)	,	«e»
A˚	Estaminódios	:	Quando se verificam diferenças morfológicas assinaláveis entre peças do mesmo órgão.
G˚	Carpelos estéreis (pistilódios)	∞	Número indefinido de peças do órgão.
		-	Utilizado para evidenciar uma variação do número de peças.



FIGURA 193
Fórmulas florais: exemplos.
A) *Brassica napus* (Brassicaceae).
B) *Solanum nigrum* (Solanaceae), *n.b.*: anteras coniventes com estigma a emergir entre elas.
C) *Salvia verbenaca* (Lamiaceae), *n.b.*: lábio superior da corola (com duas pétalas) e lábio inferior da corola (com três pétalas, uma grande central, ladeada por duas mais pequenas). [Fotografias do autor.]

8.
FRUTO

NATUREZA E FUNÇÕES DO FRUTO

O **fruto** *s.str.* (num sentido estrito) resulta do desenvolvimento do(s) ovário(s) de uma flor, regra geral, após e em consequência da fecundação. Num sentido lato – **fruto** *s.l.* –, o fruto pode incluir tecidos não provenientes do ovário, com origem no cálice, no recetáculo (**pseudofrutos**[90]) ou nos caules da inflorescência (**infrutescências**) (Figura 194). O conceito de infrutescência[91] é usado neste texto num sentido lato: qualquer inflorescência com as flores convertidas em fruto. São inflorescências uma espiga de milho-graúdo, um ouriço com castanhas, um cone ♀ de lúpulo, uma umbela de cerejas, um figo ou um ananás. A coesão das estruturas de origem ovarial e caulinar num figo ou numa umbela de cerejas não é, obviamente, a mesma.

O fruto tem um papel fundamental na sobrevivência, dormência e germinação das sementes, e no recrutamento de plântulas e/ou na promoção da variação genética. Para tal, desempenha uma ou mais das seguintes funções (aprofundadas nos pontos «Dormência e germinação da semente» e «Dispersão»):

- Proteção da semente contra parasitas e animais granívoros;
- Em certas espécies, colabora na dormência física da semente;
- Promoção da dispersão da semente;
- Facilitação do enterramento das sementes;
- Ajuda na germinação.

Os tipos mais comuns de frutos (*e.g.*, carnudos, secos, deiscentes e indeiscentes) não estão correlacionados com os grandes clados (ao nível da ordem) de angiospérmicas (Lorts *et al.* 2008). A família da oliveira (Oleaceae), à semelhança de muitas outras, inclui géneros com frutos secos, deiscentes ou indeiscentes, barocóricos ou dispersos pelo vento, e géneros com frutos carnudos. Estas observações sugerem que os frutos são objeto de intensa seleção (são um carácter adaptativo), e que a evolução dos frutos é muito flexível, não estando sujeita a grandes restrições filogenéticas. Por exemplo, a conversão independente de drupas em cápsulas e vice-versa é frequente em várias famílias de plantas (Pabón-Mora & Litt 2011).

ESTRUTURA DO FRUTO

Durante a formação do fruto, a parede do ovário modifica-se e dá origem ao **pericarpo** (*pericarp*). O pericarpo é constituído por três camadas – epicarpo, mesocarpo e endocarpo – definidas de forma inconsistente consoante os autores e os tipos de fruto. Não é, inclusivamente, claro se lhes pode ser atribuído um significado biológico, evolutivo e funcional preciso (Pabón-Mora & Litt 2011). Usando como critério fundamental a diferenciação tecidular, podem ser definidos do seguinte modo (Pabón-Mora & Litt 2011, Pabón-Mora *et al.* 2014):

- **Epicarpo** (exocarpo, *exocarp*) – camada mais externa geralmente unicelular, correspondente à epiderme exterior (da página inferior) da(s) folha(s) carpelar(es) que compõem o pistilo; inclui, em alguns casos, tecidos hipodérmicos bem diferenciados;

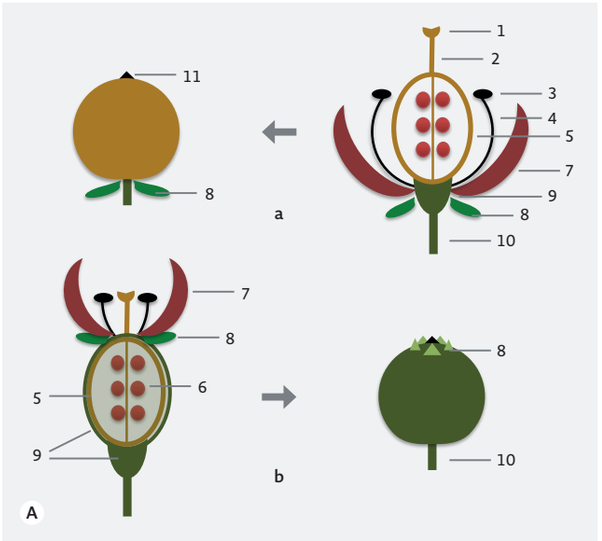






FIGURA 194
Fruto *s.str.* vs. pseudofruto.
A) Representação esquemática. a) Flor hipogínica de ovário súpero e fruto com sépalas persistentes. b) Flor epigínica de ovário ínfero e pseudofruto com sépalas persistentes; *n.b.*: posição das sépalas num fruto (a) e num pseudofruto (b): 1 – estigma; 2 – estilete; 3 – antera; 4 – filete; 5 – ovário (tecidos carpelares); 6 – primórdios seminais; 7 – pétalas; 8 – sépalas; 9 – recetáculo (*n.b.*: nas flores de ovário ínfero, o recetáculo envolve os tecidos ovariais); 10 – pedúnculo do fruto; 11 – estigma persistente no fruto. **B)** Pseudofruto de *Mespilus germanica* (Rosaceae), um fruto muito antigo caído em desuso. **C)** Fruto de *Solanum muricatum* (Solanaceae), uma cultura andina pouco conhecida na Europa. [A] redesenhado de van Wyk & van Wyk (2006); B) e C) fotografias do autor.]

- **Mesocarpo** (*mesocarp*) – tecido formado a partir do parênquima e dos feixes vasculares das folhas carpelares;
- **Endocarpo** (*endocarp*) – camada com uma ou escassas células de espessura correspondente à epiderme interior (da página superior) da(s) folha(s) carpelar(es), mais os tecidos localizados entre a epiderme interior e os feixes vasculares, na eventualidade de se apresentarem diferenciados do mesocarpo.

Os mesmos termos são aplicados aos pseudofrutos, porém, neste caso, não são verdadeiras as correspondências com a anatomia do carpelo estabelecidas para os frutos verdadeiros.

O epicarpo e o endocarpo podem acumular camadas celulares durante o desenvolvimento do fruto. Nos frutos carnudos, o epicarpo está coberto por uma cutícula, mais espessa e exteriormente enriquecida em ceras na maturação. O mesocarpo tem uma grande expressão nos frutos carnudos, sendo, neste caso, maioritariamente constituído por tecidos parenquimatosos ricos em água. O mesocarpo dos frutos secos é caracterizado pela presença de esclerênquima e de parênquima não suculento. As fibras de esclerênquima do mesocarpo do coco atingem 1 mm de comprimento, e têm múltiplos usos (*e.g.*, restauração ecológica, substratos para plantas e tapetes). O endocarpo é digno de referência nos frutos de caroço (drupas), onde aparece esclerificado (com escleritos) com a função de proteger a semente quando o fruto é deglutido por um animal dispersor. No tomate, o endocarpo é gelatinoso.

Em linguagem corrente, apelida-se de pedúnculo o «pé» dos frutos, mesmo que este, em termos botânicos, seja um pedicelo.

QUADRO 34
Critérios de classificação dos frutos *s.l.*

Tipo	Descrição e exemplos
QUANTO À ORIGEM	
Frutos *s. str.* (= fruto autêntico)	Procedentes de uma só flor de ovário súpero. Subdivididos em dois grandes subtipos em função da concrescência do ovário: (i) **Frutos simples** – gineceu unipistilado, qualquer que seja o número de carpelos; *e.g.*, cereja e pêssego. (ii) **Frutos múltiplos** (= frutos agregados) – gineceu multipistilado, *i.e.*, apocárpico; cada pistilo dá origem a um frutículo; o fruto múltiplo é constituído pelo conjunto dos frutículos; *e.g.*, drupéolas na amora (*Rubus*) e aquenioides no morango.
Pseudofrutos (= frutos complexos ou falsos frutos)	Provenientes de uma só flor de gineceu ínfero; incorporam tecidos do hipanto; *e.g.*, maçã, pêra e marmelo.
Infrutescências	Incorporam tecidos carnudos ou secos com origem nos eixos da inflorescência, nos pedicelos das flores e, por vezes, das brácteas; *e.g.*, ananás, figo e amoras de amoreira (*Morus* spp.). A maior parte das gramíneas dispersa-se sob forma de infrutescência.
QUANTO À CONSISTÊNCIA	
Frutos *s.l.* secos	Pericarpo delgado e mesocarpo com um baixo teor em água; *e.g.*, cápsula da papoila.
Frutos s.l. carnudos	Pericarpo normalmente espesso, e mesocarpo rico em água e de consistência carnuda. Nos pseudofrutos carnudos, os tecidos carnudos têm geralmente origem no hipanto e não nos tecidos carpelares. O endocarpo pode ser brando, coriáceo ou apresentar-se endurecido, *i.e.*, lenhoso. Exemplos: **endocarpo brando** – bago de uva; **endocarpo coriáceo** – maçã; **endocarpo lenhoso** – cereja.
QUANTO À DEISCÊNCIA	
Frutos *s.l.* deiscentes	Abrem espontaneamente libertando as sementes; a unidade de dispersão (diásporo) é a semente; *e.g.*, vagem de feijão. Os frutos carnudos muito raramente são deiscentes.
Frutos *s.l.* indeiscentes	As sementes dispersam-se inclusas no fruto; unidade de dispersão (diásporo) é o fruto; *e.g.*, fruto do girassol. O **esquizocarpo** é um tipo particular de fruto indeiscente que se fragmenta na maturação em **mericarpos**, *i.e.*, o diásporo é constituído por um fragmento de fruto, correspondente ou não a um carpelo, com uma ou mais sementes inclusas; *e.g.*, fruto da malva.
QUANTO AO NÚMERO DE CARPELOS	
Unicarpelar	Com origem num ovário com um carpelo; *e.g.*, cereja.
Bicarpelar	Com origem num ovário de 2 carpelos; *e.g.*, fruto da couve.
Pluricarpelar	Com origem num ovário com 3 ou mais carpelos; *e.g.*, maçã.

CLASSIFICAÇÃO DOS FRUTOS

Critérios de classificação dos frutos *s.l.*

Os critérios mais importantes na sistemática dos frutos *s.l.* são a (i) origem, a (ii) consistência, a (iii) deiscência, o (iv) número de carpelos e o (v) número de sementes. Com base nestes critérios, definem-se os termos referenciados no Quadro 34. Na classificação dos frutos *s.l.*, é ainda tomada em consideração a presença de asas, a aderência do pericarpo à semente, a consistência do endocarpo e a organização das brácteas que envolvem os frutos.

Os frutos que libertam naturalmente as sementes dizem-se **deiscentes**. São **serotinos** os frutos deiscentes que libertam as sementes em resposta a um estímulo ambiental. As floras sul-africanas e australiana são particularmente ricas em espécies serotinas. Os frutos de uma das mais temíveis invasoras de Portugal continental, a *Hakea sericea*, uma proteácea de origem australiana, expelem as sementes após fogo. O eucalipto tem um comportamento similar (dos Santos *et al.* 2015).

Tipos de frutos *s.l.*

A terminologia carpológica é muito variada e inconsistente. Antes de usar uma Flora ou monografias taxonómicas, é importante consultar, a este respeito, as introduções metodológicas ou os glossários anexos. O sistema de classificação de frutos seguido neste texto inspira-se em Font Quer (1985), com atualizações. Em função dos critérios expostos anteriormente, admitem-se seis grandes grupos de frutos *s.l.*: (i) frutos múltiplos, (ii) simples esquizocárpicos, (iii) simples secos, (iv) simples carnudos, (v) pseudofrutos e (vi) infrutescências. No Quadro 35, Chave dicotómica 4 e na Figura 195 referem-se os subtipos mais relevantes em ecossistemas naturais ou comuns nas plantas de interesse económico.

Na documentação taxonómica é corrente não se diferenciar aquénio de pseudoaquénio, cápsula de pseudocápsula, baga de pseudobaga e drupa de pseudodrupa, por exemplo. Para evitar inconsistências terminológicas na concretização da natureza do fruto, usam-se os adjectivos aqueniforme, capsular, baciforme e drupáceo.

QUADRO 35
Tipos mais frequentes de frutos *s.l.*

Tipo	Descrição e exemplos
FRUTOS MÚLTIPLOS	
Múltiplo de aquénios	Frutículos tipo aquénio (**aquenioides**); *e.g.*, *Ranunculus* (Ranunculaceae) e *Clematis* (Ranunculaceae). No morango, pequenos aquenioides estão dispersos na superfície de um hipanto vermelho e carnudo. O **cinorrodo** é um fruto múltiplo de aquénios, no qual os aquenioides estão inclusos (= encerrados) num hipanto em forma de saco, carnudo e de cor vermelha ou amarelada quando maduro (= úrnula); fruto característico das roseiras (*Rosa*, Rosaceae).
Múltiplo de drupas	Frutículos tipo drupa (drupéolas); *e.g.*, amoras das silvas (*Rubus*, Rosaceae).
Outros frutos múltiplos	**Plurissâmara**; *e.g.*, ailanto (*Ailanthus altissima*, Simaroubaceae). **Fruto múltiplo de folículos**; *e.g.*, grinaldas-de-noiva (Spiraea, Rosaceae). **Bifolículo**, presente num grande número de Apocynaceae.
FRUTOS SIMPLES ESQUIZOCÁRPICOS	
Clusa	Fruto seco, bicarpelar, ovário profundamente 4-partido, com quatro sementes (2 por lóculo); fragmenta-se em 4 mericarpos, cada um com uma semente inclusa; característico das Lamiaceae e das Boraginaceae.
Regma	Fruto seco, pluricarpelar, com estiletes muito longos, rígidos e persistentes no fruto; divide-se em 5 mericarpos aristados higroscópicos; característico das Geraniaceae.
Dissâmara (= samarídeo)	Fruto seco, bicarpelar, na maturação dividido em 2 mericarpos alados; característico do género *Acer* (Sapindaceae, áceres ou bordos).
Lomento	Fruto seco, mono ou bicarpelar e polispérmico; dividido na maturação num número variável de mericarpos. Dois subtipos bastante frequentes: (i) **vagem lomentácea** – característica de alguns géneros de Fabaceae, *e.g.*, serradelas (*Ornithopus*); (ii) **silíqua lomentácea** – tipo particular de silíqua característico de algumas Brassicaceae; *e.g.*, saramago (*Raphanus raphanistrum*, Brassicaceae).
FRUTOS SIMPLES SECOS	
Cariopse	Fruto indeiscente, monospérmico, com semente intimamente aderente ao fruto; característico das Poaceae.
Aquénio	Fruto indeiscente, uni a pluricarpelar, monospérmico, com uma semente mais ou menos livre (não aderente ao fruto, exceto no ponto de encontro do funículo com a parede interna do fruto). Fruto muito frequente na natureza; *e.g.*, urtigas (*Urtica*, Urticaceae), *Fumaria* (Papaveraceae) e algumas Fabaceae como os trevos (*Trifolium*). Alguns tipos de aquénio merecem uma designação particular: **sâmara** – aquénio alado, *e.g.*, ulmeiros (*Ulmus*, Ulmaceae); **noz** – aquénio de grande dimensão de pericarpo endurecido, *e.g.*, aveleira (*Corylus avellana*, Betulaceae); **utrículo** – aquénio envolvido por duas brácteas concrescentes, característico das Cyperaceae.
Cápsula	Fruto deiscente, pluricarpelar, polispérmico, uni ou plurilocular; consoante o tipo de deiscência, a cápsula pode ser: **poricida** – por poros, *e.g.*, papoilas (*Papaver*, Papaveraceae); **loculicida** – pela nervura média do carpelo, *e.g.*, *Lilium* (Liliaceae); **septicida** – pelas suturas carpelares, *e.g.*, *Aristolochia* (Aristolochiaceae); **septífraga** – pela nervura média e pelas suturas carpelares, *e.g.*, figueira-do-inferno (*Datura stramonium*, Solanaceae); ou **transversal (pixidio)** – comum nas Amaranthaceae.
Vagem	Fruto geralmente deiscente pela sutura carpelar e pela nervura média do carpelo (duas linhas de deiscência), monocarpelar, polispérmico, com as sementes dispostas numa única série (fiada) na proximidade da sutura carpelar; característica da grande maioria das Fabaceae; algumas faboídeas (*e.g.*, *Medicago*, luzernas) e a maioria das Caesalpinioideae (*e.g.*, alfarrobeira) produzem vagens indeiscentes.
Silíqua	Fruto deiscente pelas suturas carpelares (duas linhas de deiscência), bicarpelar, polispérmico, sementes dispostas em duas séries na vizinhança de cada uma das suturas carpelares. Característico da maioria das Brassicaceae.
Folículo	Fruto deiscente pela sutura carpelar (uma linha de deiscência), monocarpelar, polispérmico; *e.g.*, *Grevillea* (Proteaceae) e *Hakea* (Proteaceae).
FRUTOS SIMPLES CARNUDOS	
Baga	Fruto indeiscente, polispérmico, de epicarpo delgado, mesocarpo carnudo e endocarpo membranáceo; muito frequente, *e.g.*, tomateiro e pimenteiros na família das solanáceas, e videira-europeia.
Hesperídio	Semelhante a uma baga, proveniente de um gineceu pluricarpelar, plurilocular, de epicarpo rico em glândulas com óleos essenciais, mesocarpo esponjoso (geralmente branco) e endocarpo membranoso (película dos gomos), no qual se inserem pelos suculentos de grande tamanho. Fruto dos citrinos (várias espécies e híbridos de *Citrus*, Rutaceae).
Drupa	Fruto indeiscente, mono a pluricarpelar, endocarpo lenhoso (caroço), com uma (raramente mais) semente incluída num único caroço; muito frequente, *e.g.*, oliveira, característico da subfam. Prunoideae (Rosaceae).
Nuculânio (= pirenário)	Fruto drupáceo derivado de um ovário bi ou pluricarpelar com 2 ou mais caroços (**núculas**) individualizados; *e.g.*, sanguinho-de-água (*Frangula*, Rhamnaceae). Alguns pilriteiros (*Crataegus*, Rosaceae) produzem um pomo com dois ou mais caroços, com pouca propriedade também designado por **nuculânio**.
PSEUDOFRUTOS	
Glande	Pseudofruto seco, indeiscente, monospérmico, de pericarpo coriáceo e envolvido por uma cúpula; característico das Fagaceae.
Balaústia	Pseudofruto de pericarpo coriáceo, interior dividido em cavidades por lamelas delgadas e repleto de sementes de episperma carnudo (sarcotesta); *e.g.*, romãzeira.
Pomo	Pseudofruto carnudo, polispérmico, pluricarpelar (geralmente 5 carpelos), endocarpo não lenhoso. Muito frequente na subfam. Maloideae (Rosaceae); *e.g.*, macieira, pereira e marmeleiro.
Pseudoaquénio	Pseudofruto análogo a um aquénio proveniente de um gineceu ínfero. A **cipsela** é um pseudoaquénio rematado por um **papilho**, *i.e.*, por uma coroa de escamas, sedas (pelos rígidos e fortes) ou de pelos, simples (não ramificados) ou plumosos (se ramificados); característico das Asteraceae; também frequente em Dipsacaceae e Valerianaceae.
Pseudobaga	Semelhante a uma baga, mas com origem num ovário ínfero; *e.g.*, bananeiras (*Musa*, Musaceae). O **pepónio** é uma pseudobaga frequentemente de grande tamanho, derivada de um gineceu pluricarpelar, polispérmico, de epicarpo rijo, mesocarpo carnudo, endocarpo muito ténue e placentas muito desenvolvidas; característico das Cucurbitaceae.
Pseudocápsula	Semelhante a uma cápsula, mas com origem num ovário ínfero; *e.g.*, *Eucalyptus* (Myrtaceae).
Pseudodrupa (trima)	Semelhante a uma drupa, mas com origem num ovário ínfero; *e.g.*, nogueira-europeia.
Cremocarpo	Pseudofruto esquizocárpico, seco, indeiscente e bicarpelar que se separa na maturação em dois mericarpos. Característico das Apiaceae.
INFRUTESCÊNCIAS	
Sorose	Derivado de uma inflorescência tipo espádice. São carnudos e participam na infrutescência o eixo da inflorescência, pedicelos, ovários e brácteas; *e.g.*, ananás e amoreiras (*Morus*, Moraceae).
Sícono	Resulta de uma inflorescência de pedúnculo piriforme, carnudo na maturação, que envolve por completo as flores, tendo uma abertura para o exterior pela qual penetram os insetos polinizadores (Hymenoptera, Agaonidae); as flores ♀ dão origem a frutos verdadeiros carnudos. Característico das figueiras (*Ficus*, Moraceae).
Ouriço	Infrutescência com brácteas espinhosas que envolvem 2-3 pseudo-aquénios (castanhas). Característico das fagáceas dos géneros *Castanea* (castanheiros) e *Fagus* (faias).

FIGURA 195
Frutos, frutificações e sementes.
1 – ramo de amendoeira; 2 – cálice sinsépalo do meimendro (*Hyoscyamus*, Solanaceae).
Frutos s.str – e pseudofrutos:
3 – vagem de feijoeiro-vulgar; 4 – drupa de pessegueiro; 5 – endocarpo com semente inclusa (caroço) de pessegueiro; 6 – endocarpo e semente de pessegueiro; 7 – drupa de amendoeira; 8 – caroço (endocarpo) de amendoeira; 9 – cipsela de Asteraceae; 10 – sâmara de freixo (*Fraxinus angustifolia*, Oleaceae); 11 – tegumento a destacar-se da semente de feijoeiro-vulgar; 12 – semente revestida de pelos compridos em salgueiro (*Salix*, Salicaceae); 13 – semente alada de pinheiro-bravo; 14 – cipsela sem papilho de Asteraceae; 15 – cariopse de trigo-mole; 16 – sâmara de ulmeiro (*Ulmus*, Ulmaceae); 17 – fruto múltiplo de folículos de *Delphinium* (Ranunculaceae); 18 – vagem de giesta-das-vassouras (*Cytisus scoparius*, Fabaceae); 19 – cápsula de violeta (*Viola*, Violaceae); 20 – cápsula de papoila-comum (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae); 21 – cápsula de *Anagallis* (Myrsinaceae); 22 – drupas de gingeira (*Prunus cerasus*, Rosaceae); 23 – baga de beladona (*Atropa belladonna*, Solanaceae); 24 – baga de videira-europeia; 25 – fruto múltiplo de aquénios de *Ranunculus* (Ranunculaceae); 26 – fruto múltiplo de folículos *Consolida ajacis* (Ranunculaceae); 27 – dissâmara de plátano-bastardo (*Acer pseudoplatanus*, Sapindaceae); 28 – fruto múltiplo de drupas de uma silva (*Rubus*, Rosaceae); 29 – fruto múltiplo de aquénios de morangueiro.
Infrutescências:
30 – sorose de amoreira-negra (*Morus nigra*, Moraceae); 31 – sorose de ananás; 32 – sícono de figueira.
Frutificações:
33 – pinha de pinheiro-bravo; 34 – escama fértil com duas sementes de pinheiro-bravo. [Coutinho (1898).]



QUADRO 36
Partes edíveis dos frutos s.l. cultivados

Tipo	Descrição/exemplos
Tecidos do ovário	Em grande parte dos frutos s.l. temperados consome-se todo o pericarpo (*e.g.*, uva) ou o mesocarpo (*e.g.*, pêssego e demais prunoídeas). No tomate, além do pericarpo, são muito importantes as placentas e os septos.
Tecidos de um hipanto	Nas pomoídeas (Maloideae, Rosaceae), os tecidos carpelares são pouco relevantes no volume do fruto porque grande parte da polpa dos pomos tem origem nos tecidos do hipanto aderente ao ovário (ovário ínfero).
Tecidos do recetáculo	No morango, o recetáculo é vermelho e carnudo; na sua superfície encontram-se simetricamente distribuídos minúsculos aquenioides.
Placenta	Importante nas cucurbitáceas; as placentas são comestíveis na melancia e no pepino, o mesmo não acontecendo no melão ou na abóbora-menina.
Pelos glandulares	Cada carpelo (gomo) do hesperídio característico dos citrinos está preenchido com pelos glandulares ricos em água.
Pedúnculo do fruto	No cajueiro, o fruto é seco, o pedúnculo, em contrapartida, é carnudo e doce; a castanha-de-caju é uma semente que se consome torrada.
Eixo primário da inflorescência (= ráquis)	No figo e nas amoras de *Morus nigra* e *M. alba* (Moraceae) consomem-se o pedúnculo da infrutescência e o pericarpo dos frutos; a parte carnuda do ananás compreende tecidos do ráquis da infrutescência, dos pedicelos e das flores.
Toda ou partes da semente	Na nogueira consome-se a semente que tem de ser previamente extraída de um fruto carnudo drupáceo (pseudodrupa); algo semelhante acontece com a amendoeira. Na romã, o pericarpo é seco e as sementes têm uma sarcotesta muito apreciada. No mangostão (*Garcinia mangostana*, Clusiaceae) e nos maracujás comestíveis (*Passiflora* sp.pl., Passifloraceae), o pericarpo é adstringente, mas os arilos das sementes, pelo contrário, são deliciosos. Em várias plantas cultivadas são edíveis os frutos e as sementes, como acontece com as vagens e as sementes imaturas do feijoeiro e da ervilheira.

O fruto das roseiras é frequentemente interpretado como um pseudofruto. Quer na flor, quer no fruto, os carpelos não estão adnados ao hipanto, e a úrnula que os contém tem uma pequena abertura para o exterior; por conseguinte, é mais correto considerar o cinorrodo um fruto múltiplo de aquénios.

PARTES EDÍVEIS NOS FRUTOS

As partes edíveis dos frutos *s.l.* adequados à alimentação humana variam de espécie para espécie. Em diferentes combinações, podem envolver as estruturas referidas no Quadro 36 (Figura 196). Em número de espécies, consomem-se mais tipos de frutos carnudos do que de frutos secos. No entanto, a maior parte das calorias das dietas atuais provêm das cariopses de gramíneas, um fruto seco intimamente soldado com a semente, à qual cabe a maior parte da biomassa. À Figura 196 poder-se-iam adicionar as brácteas, tendo como exemplo o lúpulo. Das brácteas da infrutescência ♀ do lúpulo (cone ♀) extrai-se a lupulina, um complexo de substâncias resinosas usadas na conservação e aromatização da cerveja.

«Fruto seco» tem dois significados, um botânico, estudado nos pontos anteriores, e outro agronómico/alimentar. Em agronomia e nas ciências da nutrição, «frutos secos» é a designação genérica de um grupo concreto de plantas cultivadas, e das respetivas sementes, que inclui o amendoim, a aveleira, a nogueira-europeia, o pistacheiro, o castanheiro-europeu, e a castanha-de-caju. As sementes destas plantas têm baixos teores em água, são ricas em lípidos e em energia, sendo consumidas em fresco ou após um processamento simples (*e.g.*, torrefação). Correspondem às *nuts* dos autores anglo-saxónicos.

CHAVE DICOTÓMICA 4
Tipos de frutos *s.l.*

Grupos
1. Estrutura complexa, derivada de uma inflorescência e em cuja constituição estão envolvidos tecidos com origem caulinar e/ou antofilos estéreis. – [Infrutescência] **Grupo 6**
   – Estrutura constituída por tecidos do ovário ou do ovário e de um hipanto, ainda que, por vezes, com sépalas e pétalas, carnudas ou secas, aderentes. – [Fruto *s.l.*] **2**
2. Gineceu pluricarpelar apocárpico – [Fruto múltiplo] **Grupo 1**
   – Gineceu monocarpelar ou pluricarpelar sincárpico. – **3**
3. Ovário ínfero – [Pseudofruto] **Grupo 5**
   – Ovário súpero. – [Fruto *s.str.*] **4**
4. Fruto fragmentando-se na maturação, dispersando-se 1 ou mais sementes inclusas numa porção de ovário [Fruto simples esquizocárpico]. – **Grupo 2**
   – Fruto não se fragmentando na maturação; fruto com sementes inclusas ou sementes *per se* como unidades de dispersão. – **5**
5. Fruto carnudo – [Fruto carnudo] **Grupo 4**
   – Fruto seco. – [Fruto seco] **Grupo 3**

GRUPO 1. FRUTOS MÚLTIPLOS
1. Frutículos alados – **Plurisâmara**
   – Frutículos não alados – **2**
2. Frutículos carnudos de endocarpo lenhoso (com caroço). – Múltiplo de drupas
   – Frutículos não carnudos – **3**
3. Frutículos com uma semente – **4**
   – Frutículos com duas ou mais sementes – **5**
4. Com uma úrnula carnuda envolvendo os frutículos – **Cinorrodo**
   – Sem úrnula – **Múltiplo de aquénios** *s.str.*
5. Dois frutículos – **Bifolículo**
   – Mais de dois frutículos – **Múltiplo de folículos**

GRUPO 2. FRUTOS SIMPLES ESQUIZOCÁRPICOS
1. Dois mericarpos com asa membranosa – **Dissâmara**
– Mericarpos não alados – **2**
2. Gineceu monocarpelar – **Vagem lomentácea**
– Gineceu di ou pluricarpelar – **3**
3. Gineceu bicarpelar – **4**
– Gineceu pluricarpelar, com estiletes persistentes organizados numa coluna rígida – **Regma**
4. Semelhante a uma silíqua, fragmentado dois ou mais mericarpos – **Silíqua lomentácea**
– Derivado de um ovário profundamente 2-partido que se divide em 4 mericarpos monospérmicos na maturação – **Clusa**

GRUPO 3. FRUTOS SIMPLES SECOS
1. Sementes inclusas no fruto na maturação (fruto como unidade de dispersão) – [Fruto indeiscente] **2**
   – Sementes libertas do fruto na maturação (semente como unidade de dispersão) – [Fruto deiscente] **6**
2. Semente intimamente soldada às paredes do ovário – **Cariopse**
   – Semente livre, conectada à parede do ovário por um funículo – [aquénio *s.l.*] **3**

CHAVE DICOTÓMICA 4
Tipos de frutos *s.l.*

3. Frutos alados – **Sâmara**
   – Frutos não alados – **4**
4. Fruto de grande dimensão de pericarpo lenhoso e endurecido – **Noz**
   – Frutos de pequena dimensão – **5**
5. Frutos envolvidos por duas brácteas concrescentes – **Utrículo**
   – Frutos não envolvidos por brácteas – **Aquénio** *s.str.*
6. Gineceu monocarpelar – **7**
   – Gineceu pluricarpelar – **8**
7. Deiscente por uma fenda longitudinal – **Folículo**
   – Deiscente por duas fendas longitudinais – **Vagem**
8. Gineceu bicarpelar com dois lóculos separados por um falso septo – **Silíqua**
   – Gineceu pluricarpelar – **Cápsula**

GRUPO 4. FRUTOS SIMPLES CARNUDOS
1. Endocarpo lenhoso, fruto monospérmico – **2**
   – Endocarpo membranáceo – **3**
2. Um caroço – **Drupa**
   – Dois ou mais caroços – **Nuculânio**
3. Interior do endocarpo revestido de pelos glandulares – **Hesperídio**
   – Interior do endocarpo não glandular – **Baga**

GRUPO 5. PSEUDOFRUTOS
1. Pseudofruto seco – **2**
   – Pseudofruto carnudo – **7**
2. Pseudofruto monospérmico – **3**
   – Pseudofruto polispérmico – **5**
3. Pseudofruto envolvido por uma cúpula – **Glande**
   – Pseudofruto não envolvido por uma cúpula – 4
4. Pseudofruto alado – **Pseudosâmara**
   – Pseudofruto não alado, rematado por um papilho (cálice reduzido a um conjunto de pelos) – **Cipsela**
5. Pseudofruto esquizocárpico com dois mericarpos – **Cremocarpo**
   – Pseudofruto não esquizocárpico e polispérmico – **6**
6. Sementes de pericarpo carnudo – **Balaústia**
   – Sementes de pericarpo não carnudo – Pseudocápsula
7. Pseudofruto monospérmico de endocarpo lenhoso (com um caroço) – **Pseudodrupa**
   – Gineceu polispérmico – **8**
8. Placenta muito desenvolvida – **Pepónio**
   – Placenta pouco desenvolvida – **9**
9. Endocarpo membranáceo – **Pomo**
   – Endocarpo não membranáceo – **Pseudobaga** *s.str.*

GRUPO 6. INFRUTESCÊNCIAS
1. Infrutescências secas com 2-3 pseudoaquénios envolvidos por brácteas espinhosas – **Ouriço**
   – Infrutescências carnudas – **2**
2. Flores encerradas numa estrutura carnuda de origem caulinar – **Sícono**
   – Flores livres ao longo do eixo (ráquis) da inflorescência – **Sorose**



FIGURA 196
Partes edíveis nos frutos s.l. cultivados. A) Tecidos do ovário – papaia. **B) Pelos glandulares** – laranja-doce. **C) Tecidos do hipanto e do ovário** – maçã: a – feixes vasculares carpelares, b – tecidos provenientes do recetáculo, c – tecidos de origem ovarial. **D) Recetáculo** – morangueiro. **E) Recetáculo e frutículos** – silva (*Rubus ulmifolius*, Rosaceae); *n.b.*, gineceu súpero apocárpico e carpelos que evoluem em drupéolas. **F e G) Infrutescência** (frutos mais eixo da infrutescência) – amora-negra (*Morus nigra*, Moraceae); *n.b.*, a amora de silva tem origem numa flor (E), a sorose da amoreira-negra provém de um conjunto de flores (inflorescência), na ântese em (F), quase madura em (G). **H) Pedúnculo do fruto** – maçã de cajú. **I) Placenta e tecidos do ovário** – melancia. **J) Arilo** – mangostão (*Garcinia mangostana*, Clusiaceae); *n.b.*, arilo branco a emergir do fruto. [Forografias do autor excepto H (Wikimedia Commons).]

9. SEMENTE

ESTRUTURA DA SEMENTE

A semente é um primórdio seminal maduro, por regra, fecundado. A semente madura é um mosaico de tecidos de diferente proveniência e ploidia, constituído por:

- **Episperma** (= **tegumento ou casca da semente**) – cobertura da semente, diploide de origem maternal, resultante do desenvolvimento dos tegumentos do primórdio seminal;
- **Tecidos especializados de reserva** (nem sempre presentes) (*v.i.*);
- **Embrião** – rudimento do esporófito, diploide, com origem no zigoto, *i.e.*, na célula formada pela conjugação da oosfera com um núcleo espermático; os cotilédones são parte integrante do embrião.

Nas sementes ocorrem dois tipos de tecidos de reserva:

- **Endosperma** – tecido de reserva triploide, geralmente constituído por células vivas (mortas nas gramíneas), com origem na fecundação da célula central por um núcleo espermático;
- **Perisperma** – tecido diploide de origem maternal (células do nucelo), ausente das gimnospérmicas e pouco frequente nas angiospérmicas.

As sementes sem expansões do tegumento tendem a ter um contorno circular a ovoide, pelo menos nas 'dicotiledóneas'.

Os **conceitos botânico e agronómico de semente** são distintos. Em agricultura e silvicultura, todas as estruturas procedentes do desenvolvimento da flor usadas para realizar sementeiras são entendidas como semente. Por exemplo, os grãos de cereais (e de todas as gramíneas) são semente para o agrónomo e frutos para o botânico; a «semente» de beterraba é na realidade uma fração da infrutescência.

Episperma

Em linguagem corrente, o episperma é designado por **casca da semente** ou, simplesmente, por **tegumento da semente** (Figura 197). O episperma reduz os riscos de destruição da semente por dessecação ou granivoria. Ao participar nos mecanismos de dormência e quebra da dormência da semente, funciona como um sensor de condições ambientais adequadas à germinação («Dormência e germinação da semente»).

Da preservação da integridade do tegumento depende a sobrevivência das sementes ao armazenamento ou durante o período que passam inativas no solo, e a sua qualidade germinativa. As plantas parasitas da família Loranthaceae produzem sementes muito pequenas, sem episperma, recobertas de um material viscoso com origem na parede do fruto, uma característica rara na natureza (Stevens 2001+) (Figura 304).

Nas sementes derivadas de primórdios com dois tegumentos, a camada interna do episperma designa-se por **tégmen** e a externa por **testa**[92]. Ambas as camadas têm uma ou mais células de espessura. O tégmen geralmente é delgado, transparente e membranoso; por vezes, é residual e difícil de discriminar (Figura 204). A testa é constituída por células mortas, enquanto o tégmen, se presente, é vivo (Linkies *et al.* 2010). A testa é mais espessa do que o tégmen, sendo, frequentemente, seca, negra ou castanha, e rígida. Se seca e muito rígida denomina-se **esclerotesta** (*sclerotesta*); *e.g.*, sementes duras de leguminosas (Figura 197-B). Se, pelo contrário, é carnuda e mole toma o nome de **sarcotesta** (*sarcotesta*) (Figura 197-C); *e.g.*, sementes de ginkgo e da romãzeira. Na testa



FIGURA 197
Estrutura do episperma.
A) Semente alada de moringa (*Moringa oleifera*, Moringaceae). **B)** Sementes duras de trevo-subterrâneo. **C)** Sarcotesta em sementes de romã; *n.b.*: à direita, restos das sépalas, estames e do estigma. **D)** Fibras nas sementes de *Gossypium herbaceum* (Malvaceae) [B) Clare McLellan, Museum Victoria, Austrália; A) Cabo Verde, D) Guiné-Bissau. A, C e D) fotografias do autor.]

e menos no tégmen, é frequente uma **camada mecânica** (*mechanical layer*) que consiste numa ou mais camadas de células mortas de esclerênquima em paliçada, com uma espessa parede secundária (Rudall 2007).

Em muitas famílias, a testa está impregnada de substâncias hidrofóbicas (*e.g.*, suberina) que a tornam impermeável à água. Geralmente, porém, são semipermeáveis aos gases (em particular ao CO_2) (Radchuk & Borisjuk 2014). Certas espécies acumulam substâncias tóxicas para deter doenças e pragas, como os glicosinolatos das sementes de brassicáceas que estão na origem do sabor pungente dos condimentos de mostarda[93] (Bohinc *et al.* 2012). A testa pode também incluir células que libertam mucilagens em contacto com a água (*e.g.*, linho), que têm a dupla função de reter água para a germinação e lubrificar a passagem da semente pelo aparelho digestivo de dispersores animais (Bewley *et al.* 2013).

A testa pode ser lisa ou apresentar ornamentos – *e.g.*, espinhos, pelos, papilas e tubérculos, – de grande interesse taxonómico em muitos grupos de plantas com flor; *e.g.*, *Linaria* (Plantaginaceae), *Euphorbia* (Euphorbiaceae) e *Montia* (Portulacaceae). A expansão laminar foliácea ou membranosa da testa, presente em muitas espécies de dispersão anemocórica, designa-se por **asa**; *e.g.*, sementes de moringa (*Moringa oleifera*, Moringaceae) (Figura 197-A). Os pelos das sementes dos salgueiros (*Salix*, Salicaceae), choupos (*Populus*, Salicaceae) e algodoeiros (*Gossypium* spp., Malvaceae) têm a mesma função (Figura 197-D).

A inserção do funículo no primórdio seminal deixa uma pequena cicatriz na sua superfície, designada por **hilo** (Figura 204). Nas sementes de feijão-frade, e de muitas outras leguminosas, o hilo é muito fácil de identificar porque está assinalado por uma mancha mais ou menos circular. O **micrópilo** (*micropyle*), por vezes, evidencia-se através de um pequeno orifício na superfície do episperma. A forma e a posição relativa do hilo frente ao micrópilo está correlacionada com o tipo de primórdio seminal. Os primórdios ortotrópicos originam sementes ovais ou arredondadas com o hilo e o micrópilo em polos opostos, respetivamente, nas extremidades proximal e distal da semente. As sementes derivadas de primórdios campilotrópicos ou anatrópicos têm uma forma reniforme e o micrópilo localiza-se na vizinhança do hilo; *e.g.*, feijão. Geralmente, num dos lados destas sementes, observa-se um rebordo que termina no hilo, conhecido por **rafe**, que resulta da fusão lateral do funículo com o tegumento do primórdio seminal (Figura 204).

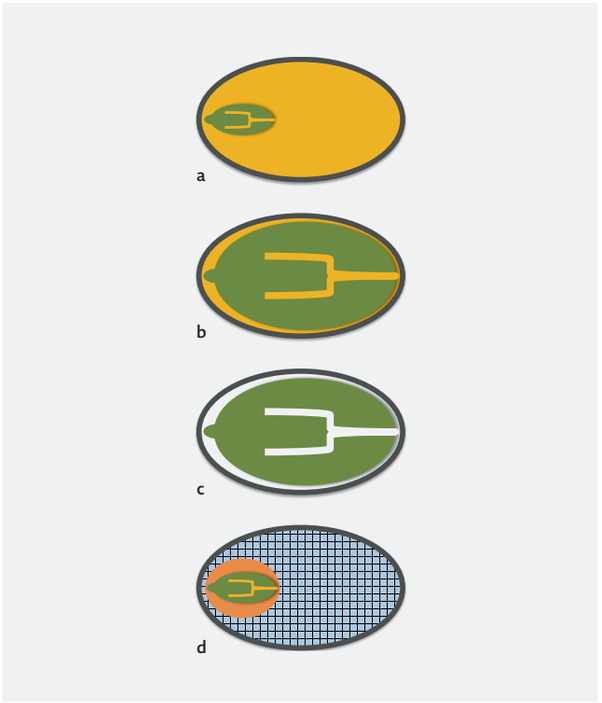


FIGURA 198
Reservas nutritivas da semente (representação esquemática): a – semente endospérmica; b-c – sementes cotiledonares, com resíduos de endosperma em b; d – semente perispérmica. Legenda: preto – episperma, laranja – endosperma, verde – cotilédones, quadriculado-perisperma. [Original.]

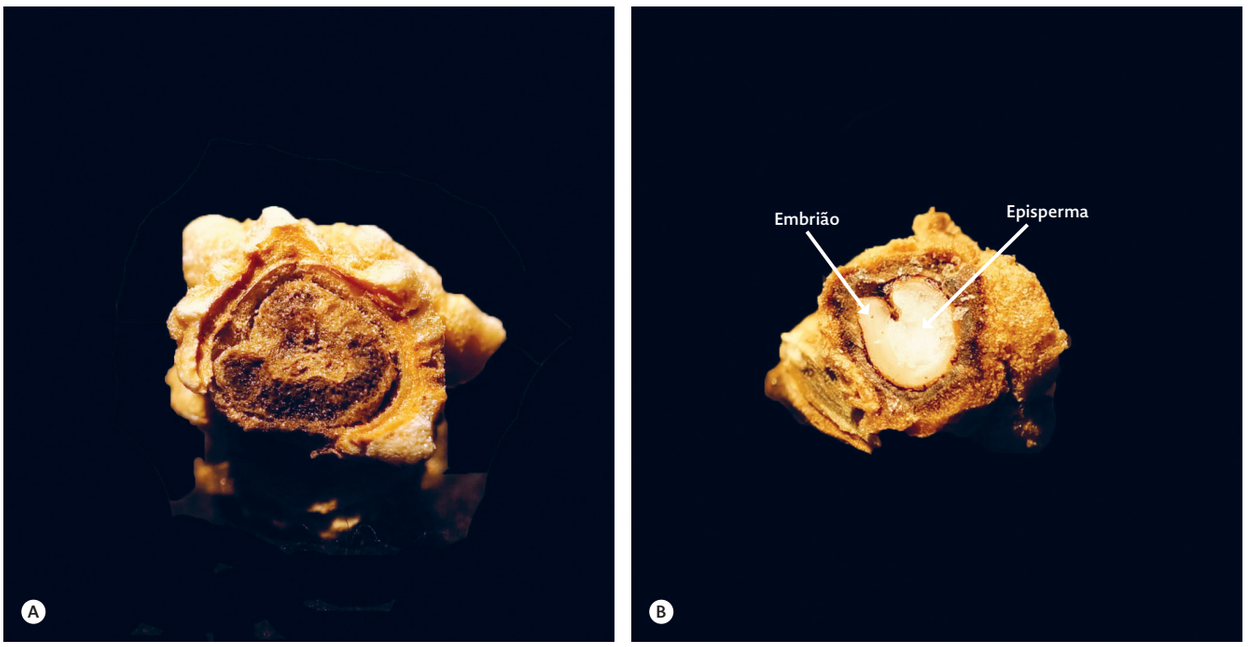


FIGURA 199
Tecidos de reserva da semente: sementes perispérmicas de beterraba (*Beta vulgaris*, Amaranthaceae). **A**) Infrutescência. **B**) Semente escarificada (tegumento parcialmente eliminado), *n.b.*: embrião a envolver uma massa mais clara de episperma. [Fotografias do autor.]

Reservas nutritivas da semente

As reservas nutritivas (não confundir com tecido de reserva) destinam-se a alimentar o embrião em crescimento, durante a germinação da semente. Nas sementes angiospérmicas ocorrem três tipos de reservas nutritivas (Figura 198):

- **Cotilédones** – órgãos de reserva das **sementes cotiledonares** (Figuras 201 e 204);
- **Endosperma** – tecido de reserva das **sementes albuminosas** (= **sementes endospérmicas**), as sementes sem endosperma dizem-se **exalbuminosas** (Figuras 201-A e 203);
- **Perisperma** – característico das **sementes perispérmicas**; pouco frequente na natureza (Figura 199).

As monocotiledóneas são geralmente albuminosas (*e.g.*, todos os cereais). Entre outras características invulgares, as famílias monocotiledóneas da ordem Zingiberales têm sementes perispérmicas (*e.g.*, *Canna indica*, Cannaceae). As plantas não monocotiledóneas geralmente acumulam reservas nos cotilédones, estando o endosperma ausente (*e.g.*, maioria das leguminosas) ou reduzido a uma delgada camada tecidular a envolver o embrião (*e.g.*, macieira; Figura 201-B). O rícino é uma eudicotiledónea de sementes endospérmicas, assim como o feno-grego (*Trigonella foenum-graecum*, Fabaceae) e o tabaco.

As Piperaceae, uma família de magnoliídeas onde se inclui a pimenta (*Piper nigrum*), e as eudicotiledóneas da ordem dos Caryophyllales (*e.g.*, beterraba e as Cactaceae) acumulam perisperma nas sementes (Bewley *et al.* 2013) (Figura 199). Ao contrário das sementes cotiledonares e albuminosas, nas sementes perispérmicas o nucelo não se esgota com a diferenciação do saco embrionário e a formação do embrião, surgindo modificado num perisperma. Algumas sementes têm, simultaneamente, albúmen e perisperma; *e.g.*, pimenteira (*Piper nigrum* Piperaceae).

Muito raramente o hipocótilo funciona como órgão de reserva; *e.g.*, Alimatales (Tillich 2007).

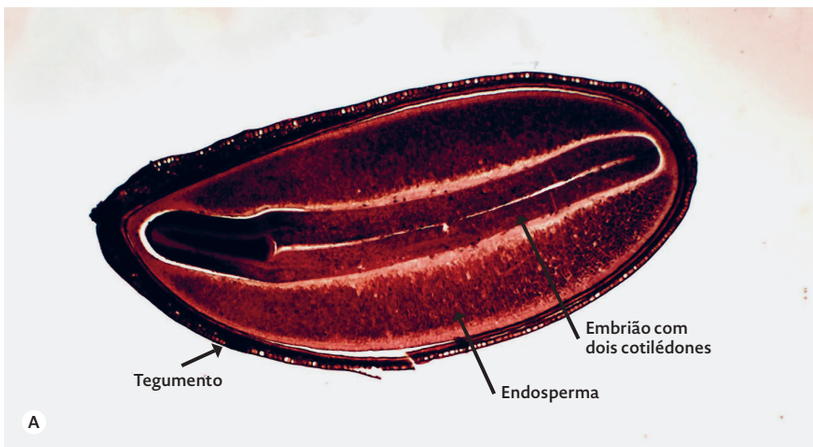
O endosperma é classificado em função da sua **textura e composição**. Entre outras, pode apresentar uma textura: (i) córnea – albúmen muito duro, como se fora marfim, *e.g.*, algumas palmeiras (Arecaceae); (ii) gelatinosa – com a consistência da gelatina; ou (iii) líquida – *e.g.*, água de coco (coqueiro, *Cocus nucifera*). No coqueiro, a proporção entre o endosperma líquido e o endosperma sólido depende da idade do fruto. Nos frutos maduros, de cor amarela, com um ano, o endosperma está completamente solidificado; na produção comercial de cocos para água-de-coco, os frutos são colhidos juvenis e verdes, com 6-7 meses de idade (Figura 200).

As reservas das sementes, qualquer que seja a sua origem, podem ser constituídas por lípidos (*e.g.*, coqueiro e colza [*Brassica rapa*]), hidratos de carbono (sobretudo amido, *e.g.*, cariopse das gramíneas) e/ou proteínas (importantes nas leguminosas). Então, quanto à composição, o endosperma pode ser **amiláceo**, **oleaginoso**, ou **proteico**. As sementes de cereais (exceto milho-graúdo) contêm, em média, 60-70% de amido na MS, e as de leguminosas



FIGURA 200

FIGURA 200
Textura do endosperma. Venda ambulante de coco-verde para água de coco e de coco-amarelo para consumo do endosperma sólido. Um dos cocos-verdes foi desbastado com uma catana, evidenciando uma camada de endosperma sólido [Cartagena de Índias, Colombia; fotografia do autor.]



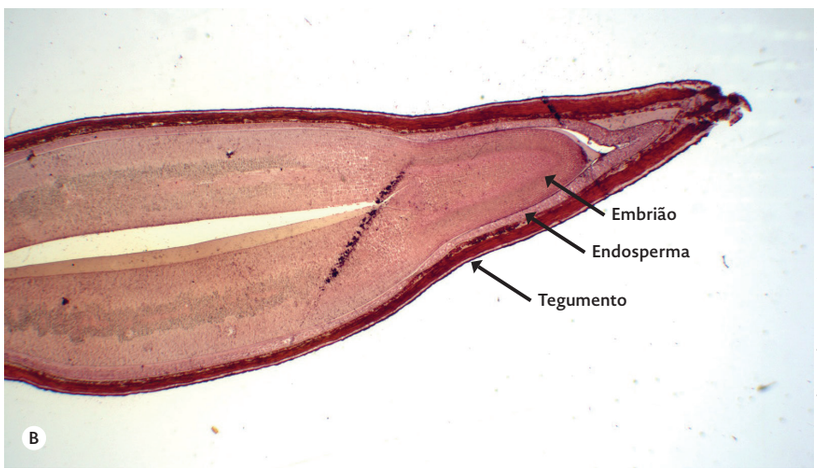


FIGURA 201

FIGURA 201
Tecidos de reserva da semente: sementes albuminosas e sementes cotiledonares. **A)** semente endospérmica de *Celastrus* sp. (Celastraceae). **B)** Semente de cotiledonar de macieira (*Malus domestica*, Rosaceae), com uma camada residual de endosperma. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection.]

Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

menos de 50%. O teor em lípidos atinge os 50% da MS das sementes do milho-graúdo e de amendoim. Quase todas as sementes contêm proteínas sob a forma de pequenos grânulos proteicos (grânulos de aleurona).

Embrião

As principais estruturas do embrião são a: (i) radícula, (ii) o(s) cotilédone(s) e (iii) a plúmula. O **hipocótilo** é um entrenó caulinar que conecta a radícula aos cotilédones. O **epicótilo** localiza-se entre os cotilédones e a plúmula. A **radícula** é um esboço embrionar de raiz, de natureza eminentemente meristemática. A **plúmula** ou **gémula** inclui um meristema apical caulinar envolvido por esboços folheares.

Na semente, a radícula está situada na proximidade do micrópilo e a plúmula na zona da calaza. Normalmente, as monocotiledóneas têm um cotilédone e as 'dicotiledóneas' dois, embora existam bastantes exceções entre as 'dicotiledóneas' (*e.g.*, as Nymphaeaceae têm apenas um cotilédone). A dimensão dos cotilédones só é significativa nas sementes cotiledonares. Nas sementes não cotiledonares, quer de mono quer de dicotiledóneas, os cotilédones têm uma **função haustorial**, i.*e.*, de mobilização das reservas dos tecidos de reserva em direção ao embrião (Crang *et al.* 2018).

Apêndices nutritivos

Na superfície das sementes podem desenvolver-se vários tipos de apêndices nutritivos de origem maternal que atuam como recompensa para os vetores de dispersão zoocórica («Sistemas e síndromes de dispersão»). A nomenclatura destas estrutura é diversa e conflituosa. Genericamente, podem ser designados por arilos (Figura 202). O **arilo** (*aril*) é uma excrescência geralmente carnuda, muitas vezes colorida, que cobre total ou parcialmente a semente, inserida no hilo, funículo, placenta ou em qualquer outro ponto do episperma (Beentje & Williamson 2010)[94]. Têm um arilo comestível o litchi e o rambutão.

Dois tipos de arilo de pequena dimensão merecem uma designação especial (Font Quer 1985). A **carúncula** (*caruncle*) insere-se na proximidade do micrópilo; *e.g.*, sementes das eufórbias (*Euphorbia*, Euphorbiaceae) e das poligaláceas. O **estrofíolo** (*strophiole*) tem, muitas vezes, a forma de asa e forma-se a partir da rafe ou do funículo, na proximidade do hilo; *e.g.*, sementes das celidónias (*Chelidonium majus*, Papaveraceae) e de muitas leguminosas (Figura 202-B).

O termo **eleossoma** (*elaiosome*) tem um significado funcional – inclui todos os apêndices nutritivos e sarcotestas, ricos em gorduras, que servem como recompensa alimentar em relações mutualistas de transporte com formigas (Figura 202-B) (Lengyela *et al.* 2010).

ESTRUTURA DA SEMENTE DE GRAMÍNEAS E LEGUMINOSAS

Gramíneas

A **cariopse** é, em termos botânicos, um fruto seco, monospérmico e indeiscente, com um pericarpo intimamente soldado com o tegumento da semente, característico da família das gramíneas. A bibliografia agronómica é menos precisa e a cariopse é frequentemente confundida com uma semente.

Em corte transversal, na cariopse, identificam-se as seguintes estruturas (Baskin *et al.* 2000) (Figura 203):

- pericarpo concrescente com o tegumento da semente;
- **camada de aleurona** (*aleuron layer*) – camada mais externa do endosperma geralmente unicelular, constituída por células vivas triploides na maturação, ricas em proteína (*e.g.*, **aleurona**);

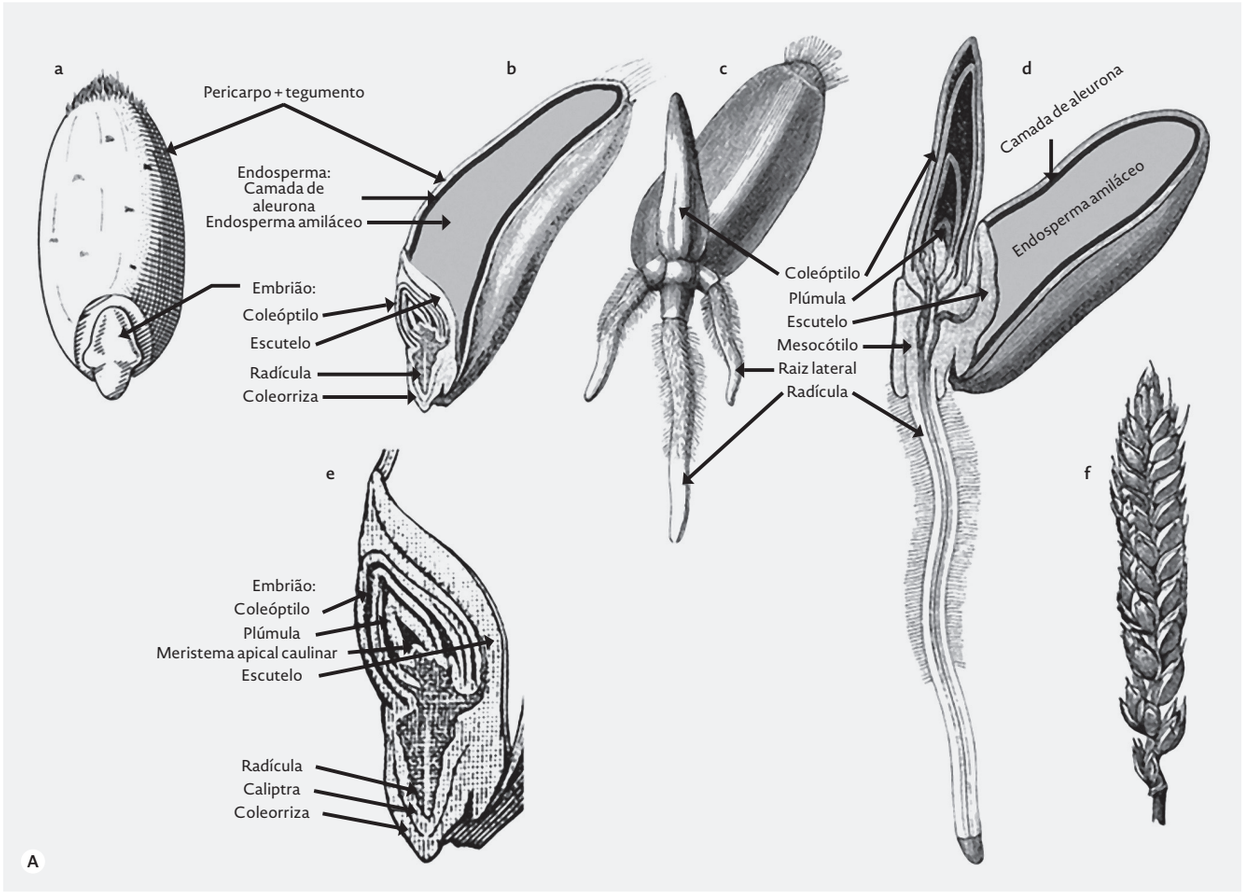


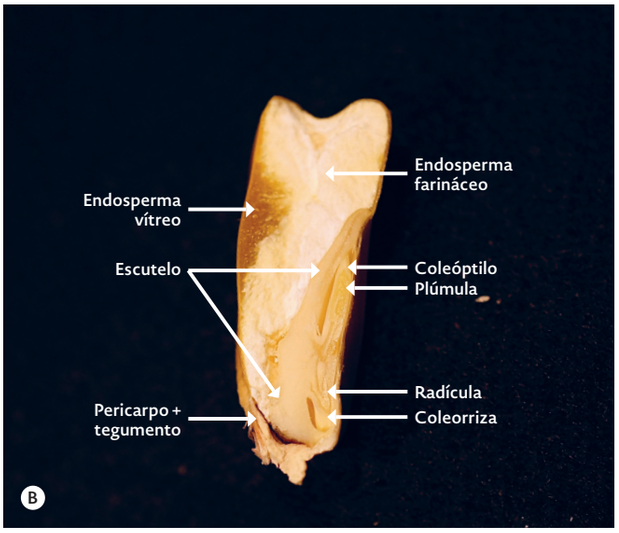
FIGURA 202
Apêndices nutritivos. **A)** Arilo de *Afzelia africana* (Fabaceae, Caesalpinioideae) (Guiné-Bissau). **B)** Estrofíolo de *Chelidonium majus* (Papaveraceae) com *ca.* de 1 mm, resultante do engrossamento do funículo. É entendido como um eleossoma porque serve de recompensa alimentar num mutualismo de transporte com formigas. [Fotografias do autor.]

- **endosperma amiláceo** – massa celular rica em amido e proteína (*e.g.*, **glúten** do trigo, centeio, triticale e cevada), muito volumosa, constituída por células triploides mortas na maturação da semente; consoante o brilho e a textura, pode ser **farináceo** ou **vítreo** (Figura 203-B);
- embrião – bem diferenciado, de grande complexidade, situado numa posição lateral (*v.i.*).

Tendo como referência a semente do milho-graúdo, no embrião das gramíneas, por sua vez, identificam-se as seguintes estruturas (Baskin *et al.* 2000) (Figura 203):

- **Escutelo** (*scutellum*) – camada espessa, a olho nu, de cor mais escura do que o endosperma, posicionada entre o endosperma e as restantes partes do embrião;
- Plúmula – constituída pelo meristema caulinar e esboços folheares, encerrada no interior do coleóptilo;
- **Coleóptilo** (*coleoptile*) – folha especializada, tubulosa com um orifício na extremidade, sem clorofila, inserida imediatamente acima do escutelo, e que envolve a plúmula;
- **Radícula** – composta por um esboço de raiz primária mais o meristema apical radicular;





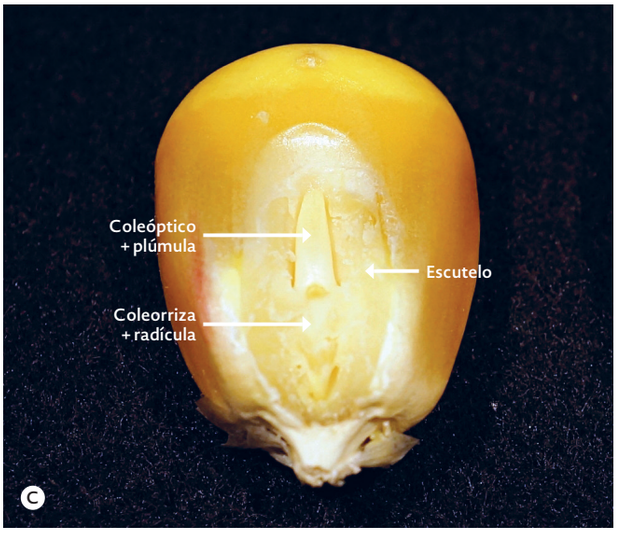


FIGURA 203
Estrutura da semente das gramíneas.
A) Estrutura de uma semente de trigo-mole: a-b – semente; c-d – semente recém-germinada; e – estrutura do embrião; f – espiga de trigo. Corte longitudinal **(B)** e remoção do pericarpo + tegumento na zona do embrião **(C)** de milho-graúdo. [A) adaptado de www.seedbiology.de e com origem em figuras históricas; B e C) fotografias do autor.]

FIGURA 205 (PÁG. 173)
"Sementes" nuas e "sementes" vestidas de gramíneas cultivadas. Cereais com "sementes" vestidas: a – aveia; b – cevada. Cereais com "sementes" nuas: c – centeio; d – trigo. [Fotografia do autor.]

- **Coleorriza** – estrutura de origem radicular em forma de bolsa que cinge e protege a radícula.

Em algumas espécies de gramíneas observa-se uma pequena aba celular no lado oposto ao escutelo, na continuação da coleorriza, designada por **epiblasto**. O escutelo insere-se no **nó do escutelo**. O **nó do coleóptilo** situa-se imediatamente acima do nó do escutelo. Destes dois nós serão emitidas raízes adventícias durante a germinação («Semente e germinação do milho-graúdo»). Consoante as espécies, a «semente» (num sentido agronómico do termo) apresenta-se (**sementes vestidas**, *e.g.*, arroz, aveias e cevada) ou não (**sementes nuas**, *e.g.*, trigo-mole, trigo-duro, triticale e centeio) revestida pelas glumelas (Figura 205). Volto a este tema no ponto «Unidades e vetores de dispersão».

As homologias entre as estruturas do embrião das Poaceae e as estruturas embrionares das restantes monocotiledóneas são objeto de acesas discussões entre especialistas, tamanha é a sua originalidade morfológica. Dahlgren *et al.* (1985), e outros autores, defendem o antigo conceito de que o escutelo corresponde à primeira folha embrionar (cotilédone) e o coleóptilo à segunda. Estudos genéticos apontam, em alternativa, para que o escutelo seja a parte basal do cotilédone e o coleóptilo o limbo (Takacs *et al.* 2012). O significado evolutivo do epiblasto é ainda mais obscuro.

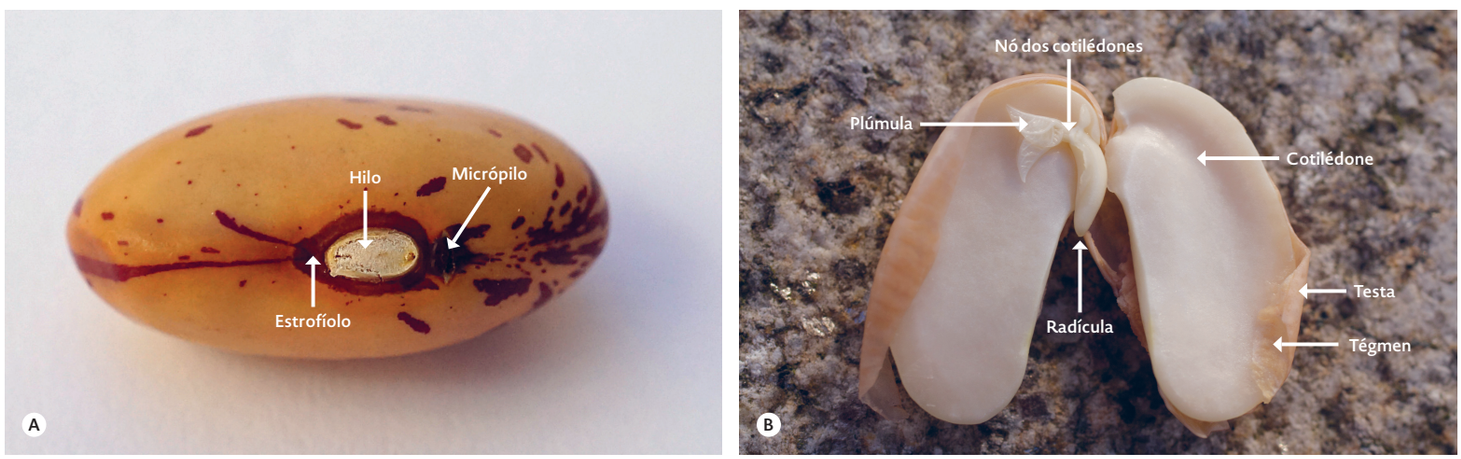
No endosperma das gramíneas coexistem três tipos celulares. As **células amiláceas** (*starch cells*) constituem a maior parte da massa: são células não vivas, preenchidas com amido, por vezes, com inclusões proteicas. A **camada de aleurona** (*aleurone layer*) desenvolve-se entre as células amiláceas e o tegumento (Figura 203-A). As **células de aleurona** (*aleurone cells*) são ricas em aleurona, uma proteína; entre outras funções, durante a germinação, libertam enzimas hidrolíticas que mobilizam os nutrientes acumulados nas células amiláceas de modo a serem consumidos pelo embrião. A transferência de nutrientes da planta-mãe para a semente em desenvolvimento é mediada por uma camada de células de transferência situadas na base da semente (Bewley *et al.* 2013).

A semente do milho-graúdo, como as restantes sementes de cereais, contém 12-14% de água (Nielson 2014). A proporção entre as várias estruturas da cariopse varia ligeiramente de espécie para espécie. Por exemplo, o sorgo ou massambala (*Sorghum bicolor*), uma cultura que só na África subsaariana ocupa mais de 20 milhões de hectares, o endosperma corresponde a 82-84% do peso do grão seco, o embrião a 9-10% e o perisperma + pericarpo a 6-8% (PROTA4U 2015). O **farelo**, um dos subprodutos das indústrias de moagem, é constituído pelo pericarpo e pelo tegumento da semente mais a camada de aleurona.

Leguminosas

A semente de feijoeiro-comum serve de referência à estrutura da semente da maioria das leguminosas. Esta espécie tem uma morfologia mais simples do que a do milho-graúdo. Repete a estrutura característica das sementes cotiledonares: dois cotilédones com a maior parte da massa da semente; um embrião onde se identificam radícula, hipocótilo, epicótilo e plúmula; e um tegumento (Figura 204). Na plúmula identificam-se os esboços das duas folhas primordiais opostas que encimam as plântulas dos feijoeiros (Figura 307-C). O tegumento tem duas camadas com origem nos dois tegumentos do primórdio seminal, sendo a camada mais externa (testa) a que imprime maior resistência ao perisperma. O hilo e o micrópilo são bem visíveis. Na proximidade do hilo, identifica-se uma saliência na rafe – um estrofíolo – que serve de porta de entrada para a água durante a germinação (Baskin *et al.* 2000). Muitas leguminosas produzem sementes duras, *i.e.*, com um tegumento rijo e impermeável que regula a germinação da semente («Dormência e germinação da semente») (Figura 197-B).

FIGURA 204
Estrutura da semente das leguminosas: feijoeiro-comum. *N.b.*: o feijão tem origem num primórdio seminal campilotrópico, razão pela qual o micrópilo se situa na vizinhança do hilo. [Fotografias do autor.]





NOTAS

1. Por definição, excluindo vírus e priões.
2. **Categoria não formal**, *i.e.*, não reconhecida pelo Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (ICN) (Turland *et al.* 2018).
3. Os oomicetas, como os fungos, produzem micélio e esporos. Incluem os conhecidos míldios da videira-europeia (*Plasmopara viticola*) e da batateira (*Phytophthora infestans*). Foi demonstrado que não estão evolutivamente relacionados com os fungos, e que a partilha de uma morfologia comum é um caso de convergência evolutiva.
4. Acrónimo de Stramenopiles, Alveolata e Rhizaria.
5. Um terceiro nome disponível na bibliografia: Primoplantae.
6. O nome Viridiplantae é mais antigo pelo que não deve ser rejeitado em favor de Chloroplastida. Outros nomes citados na bibliografia: Chlorobionta, Chlorobiota ou Chloroplastida.
7. As Charophyta ('carófitos' ou 'algas carófitas'), e implicitamente as 'algas verdes' (= Chlorophyta + Charophyta), são parafiléticas porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum; concretamente, excluem as plantas terrestres.
8. Nome correto para a classe que expressa a retenção do embrião diploide no arquegónio (Pirani & Prado 2012). Outros nomes científicos disponíveis: Equisetopsida, Embryobionta, Embryophyta e Archegoniatae.
9. Para evitar equívocos, neste texto, o termo 'briófito' designa o grupo parafilético hepáticas + musgos + antóceros. Uma alternativa seria considerar 'briófitos' *s.str.* = musgos, e 'briófitos' s.l. = hepáticas + musgos + antóceros.
10. Folhear ou foliar.
11. Alguns autores sinonimizam desenvolvimento e diferenciação.
12. Designação do cotilédone nas poáceas.
13. As plantas parasitas e as plantas saprófitas são secundariamente heterotróficas. Secundariamente porque os ancestrais das plantas heterotróficas eram clorofilados e fotoautotróficos.
14. Admite-se que esta diferença de rendimento se esbaterá com o aumento da concentração do CO_2 atmosférico em curso. A evolução das fotossínteses em C3 e C4 é discutida no volume II desta série.
15. De metamorfoses completas (*e.g.*, himenópteros, coleópteros e lepidópteros); opõe-se à hemimetabolia (*e.g.*, homópteros).
16. A **totipotência celular** é a capacidade de uma célula retomar a capacidade de se multiplicar (= capacidade meristemática) e dar origem a todos os tipos de células diferenciadas do organismo.
17. Na bibliografia, discute-se se o entrenó do fitómero é anterior ou posterior ao nó. Na prática, esta decisão é irrelevante.
18. As flores são o módulo reprodutivo das angiospérmicas.
19. Fração da energia radiante incidente fixada sob a forma de fotoassimilados. Consoante os propósitos de investigação, a eficiência fotossintética pode referir-se à radiação luminosa total ou à radiação fotossinteticamente ativa, ser medida em CO_2 fixado, O_2 libertado ou biomassa produzida, por exemplo, por indivíduo ou por unidade de superfície, e ser instantânea ou calculada para um determinado período de tempo, etc.
20. As mutações em células de tecidos definitivos só são transmitidas (de forma permanente) à descendência caso estas se desdiferenciem em células meristemáticas. As mutações em células meristemáticas são transmitidas por reprodução assexuada e sexual.
21. Os **recursos ambientais** (*e.g.*, luz, e a água e nutrientes do solo), ao contrário das **variáveis ambientais** (*e.g.*, herbivoria, pH do solo, temperatura, precipitação), são consumidos pelas plantas.
22. Folhas e rebentos de ramos de plantas arbustivas, trepadeiras lenhosas, árvores, ou outras plantas não herbáceas que podem ser ingeridas por herbívoros.
23. Biomassa aérea de plantas herbáceas, excetuando as sementes apartadas. Inclui gramíneas, espécies **graminoides** (plantas com uma fisionomia semelhante à das gramíneas, pertencentes, entre outras famílias botânicas, às ciperáceas e às juncáceas; graminoids), leguminosas herbáceas e outros **fórbios** (plantas não graminoides; *forbs*).
24. As pastagens são ecossistemas dominados por gramíneas ou outras espécies herbáceas indígenas, naturalizadas ou semeadas, cuja biomassa aérea é ativamente consumida através do pastoreio de herbívoros domésticos ou bravios.
25. O termo «**seminatural**» é aplicado a ecossistemas constituídos por espécies indígenas ou naturalizadas, cuja persistência depende da intervenção direta ou indireta do homem (*e.g.*, corte para feno e eliminação de espécies lenhosas). A persistência dos ecossistemas naturais é independente da ação do homem, pelo menos em condições pristinas.
26. Muitos autores aplicam o termo simbiose a relações mutualistas obrigatórias ou com uma longa história de coevolução.
27. Carrapatos, noutros países de expressão portuguesa.
28. Que se instalam e vivem sobre outras plantas (suporte físico), sem que delas retirem água ou nutrientes.
29. Com poucos sais e que causam a turgescência e a eventual lise (rutura) da célula.
30. Ou *plasmodesmata*; sing. plasmodesmo ou *plasmodesma*.
31. Ou organelos celulares.
32. Num sentido lato, a anatomia vegetal é parte da histologia vegetal.
33. Que diferenciam, geralmente pela cor, diferentes tipos celulares e de tecidos.
34. Ou, talvez com menos propriedade, sistema dérmico.
35. Células-tronco na terminologia brasileira.
36. A sinonímia células iniciais – células estaminais não é consensual na bibliografia (*vd.* Evert 2006).
37. Meristemas primários ou subzonas meristemáticas para outros autores. O termo meristema primário assim usado é equívoco.
38. Que se segue à germinação das sementes.
39. Proventício (*proventitious*) será o antónimo de adventício (Meier *et al.* 2012).
40. As **fibras vivas** (*living fibers*) são uma exceção. Retêm um protoplasto vivo, desempenham funções e mostram uma morfologia próxima do parênquima lenhoso (Evert 2006).
41. Alguns autores consideram os traqueídos e os vasos lenhosos num subtipo de esclerênquima: **esclerênquima condutor** (*conducting sclerenchyma*).
42. Esclereídos na terminologia brasileira.
43. **Fluido xilémico** ou **seiva xilémica**. **Fluido floémico** ou **seiva floémica**. Os termos seiva bruta e seiva elaborada estão a cair em desuso.
44. O termo traqueído usa-se na dupla aceção de célula e de tecido.
45. O termo analogia (*analogy*) está a cair em desuso e a ser substituído por **homoplasia** (*homoplasy*).
46. O vocábulo rizóbio, num sentido estrito, refere-se apenas às bactérias do género *Rhizobium*. Na bibliografia, tem geralmente um sentido mais lato, sendo aplicado às espécies capazes de nodular as raízes das leguminosas e fixar azoto atmosférico do género *Rhizobium*, ou de géneros aparentados. Entretanto, foram isoladas em leguminosas bactérias não pertencentes aos grupos tradicionais de alfa-proteobacterias fixadoras de azoto (Willems 2006).
47. Alguns autores alargam o conceito de endoderme a esta camada celular.
48. Nas plantas vasculares com microfilos (licófitos) e nos *Equisetum* (já com megafilos), o cilindro central do caule primário não tem lacunas.
49. Plantas anuais de ciclo muito curto.
50. Os canais de resina são raríssimos nas angiospérmicas.
51. O gen. *Aloe* tem um importante centro de diversidade do SO de Angola.
52. Um acrónimo de *Compartmentalisation of Decay in Trees*.
53. Da região fitogeográfica Capense, no extremo SO de África.
54. **A eficiência do uso da água** em condições de campo mede-se em unidades de biomassa (total ou útil) produzidas por área (produtividade) e por unidade de água evapotranspirada (*e.g.*, kg MS/ha/mm).
55. Os **filídios**, nome atribuído às estruturas folheares dos 'briófitos', desenvolvem-se nos gametófitos, enquanto os microfilos e os megafilos dos traqueófitos são característicos da geração esporofítica: não têm uma origem evolutiva comum, não são homólogos.

56. Como se verá no volume II, os megafilos evoluíram de forma independente quatro (equisetófitos, polipodiófitos, progimnospérmicas e plantas com semente) ou talvez mesmo nove vezes (Tomescu 2009).
57. Porque os ancestrais das plantas áfilas dispunham de folhas.
58. O termo mesófilo (*n.b.*: acentuação aguda) tem um significado completamente distinto: usa-se em ecologia para qualificar as plantas adaptadas a condições de humidade intermédia do solo.
59. **Ou células** da bainha de Kranz.
60. Intensidade luminosa a partir da qual a produção de fotoassimilados não aumenta.
61. Os movimentos não dirigidos desencadeados por estímulos ambientais são conhecidos por **movimentos násticos** (**nastismo**). O enrolamento de uma gavinha em torno de um tutor ou dos pelos glandulares de uma planta carnívora, o alongamento de uma raiz solo adentro, ou a orientação de um ramo em direção à luz são exemplos de **tropismo** (Whippo 2019).
62. Mais correto do que auréola folhear.
63. O uso do sufixo «foliado» a substituir «foliolado» deve ser evitado (Font Quer 1985); *e.g.*, usar trifoliolado em vez de trifoliado.
64. Também se vê imparifoliolado e parifoliolado como sinónimos, respetivamente, de imparipinado e paripinado.
65. Vou ser um pouco mais preciso. A pina corresponde ao primeiro nível de divisão de uma qualquer folha composta. Nas folhas 1-penaticompostas, as pinas são folíolos, e nas 2-penaticompostas o conjunto de um eixo secundário com os respetivos folíolos. O folíolo, numa folha recomposta, toma o nome de pínula. Os termos pina e **pínula** são essenciais na descrição da morfologia das folhas dos fetos.
66. A **camada limite** é um conceito de mecânica dos fluidos que se refere à camada de um fluido em contacto direto com uma superfície que intervém em fenómenos difusivos e de dissipação de energia (Wikipédia 2019). No caso em estudo, uma estreita camada de ar praticamente imóvel que reveste o exterior da folha.
67. Folhas esbranquiçadas ou amareladas com regiões sem ou com pouca clorofila.
68. Para evitar redundâncias, usar «esclerofilo» em vez de «folha esclerofila».
69. As folhas coriáceas sem ou com pouco esclerênquima não são esclerofilos; *e.g.*, folhas coriáceas dos mangues-vermelhos (*Rhizophora* spp., Rhizophoraceae) (Turner 1994). Opõem-se aos esclerofilos os **malacofilos** – folhas de consistência herbácea, delgadas e frágeis, sem ou com pouco esclerênquima.
70. Nos territórios mediterrânicos, a estação mais quente é a mais seca; nas áreas tropicais, as temperaturas médias mais baixas verificam-se na estação seca.
71. Conceitos sinonimizados por muitos autores.
72. O termo de ráquis tem vários significados em botânica: foi anteriormente aplicado às folhas compostas.
73. N.*b.*: os pedicelos das flores não são contabilizados como eixos.
74. Dito de outra forma: umbela composta, cacho composto e dicásio composto.
75. As glumas e as flores repetem o modelo de inserção das folhas nos caules: alternam num mesmo plano, uma gluma ou uma flor por nó, formando duas fiadas ao longo da ráquila. Nos nós da ráquila providos de uma flor inserem-se duas estruturas: a gluma inferior e o eixo da flor por ela axilado.
76. O conceito de ciclo de vida é substancialmente mais lato («Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'»).
77. Na bibliografia ecológica, as características da polinização, da germinação, estabelecimento, crescimento, a longevidade, e outras, de uma espécie, são genericamente designadas por **características da história de vida** (*life history charateristics*).
78. Gonocoria em biologia animal.
79. Uma característica não evolui para abrir caminho a outras características evolutivamente vantajosas. Este erro de raciocínio cai no chamado argumento teleológico a discutir no volume II.
80. Recordo que o termo recetáculo é ainda utilizado para designar alguns tipos particulares de eixos de inflorescência, geralmente, em forma de disco, taça ou copo, como acontece nas fam. Euphorbiaceae, Moraceae e Asteraceae.
81. As designações «perianto simples» e «perianto duplo» são inconsistentes na bibliografia.
82. E, implicitamente, uma sépala inferior, duas laterais, e duas sépalas superiores.
83. O termo fauce é aplicado à entrada no interior da flor onde se encontra o androceu e o gineceu.
84. Muitos autores não distinguem ptixia de estivação.
85. Como se verá no volume II, a evolução do carpelo poderá não ter sido assim tão simples.
86. Na bibliografia, os termos apocárpico, sincárpico e paracárpico são indiferentemente usados para qualificar o gineceu, o pistilo ou o ovário. A bem da consistência conceptual da morfologia botânica era conveniente restringir a sua aplicação ao gineceu.
87. Conceito inconsistente na bibliografia. Alguns autores usam o termo perigínico num sentido lato, para as plantas com hipanto de ovário súpero ou ínfero.
88. As células cenocíticas são células multinucleadas, nas quais a divisão dos núcleos não foi sucedida pela formação de membrana e parede celular.
89. Num sentido estrito, o conceito de flor nua não é aplicável às gramíneas. Na prática, a maior parte dos autores consideram que as gramíneas têm flores nuas porque as lodículas são quase invisíveis a olho nu e desempenham uma função muito distinta do perianto ancestral.
90. O termo pseudofruto tem outros significados na literatura: para muitos autores, o pseudofruto inclui tecidos extracarpelares qualquer que seja a sua origem (além dos frutos derivados de ovários ínferos, inclui a infrutescência e outros frutos como o morango).
91. Alguns autores designam a infrutescência por fruto múltiplo.
92. O termo testa é também usado para designar o episperma das sementes derivadas de primórdios com um único tegumento.
93. Obtidos a partir de três espécies e brassicáceas: *Brassica juncea*, B. *nigra ou Sinapis alba*.
94. Num sentido estrito de arilo, as estruturas carnudas inseridas no episperma (exceto no hilo) são falso-arilos.



II.
CRESCIMENTO, ARQUITETURA, FENOLOGIA E FISIONOMIA DAS PLANTAS

1. CRESCIMENTO E ARQUITETURA DO SISTEMA RADICULAR

IMPORTÂNCIA DO ESTUDO DO SISTEMA RADICULAR

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

Para compreender a distribuição espacial e o funcionamento das raízes em condições de campo é necessário extrair cilindros de solo com sondas e separar, classificar, medir e pesar cuidadosamente as raízes, abrir valas e analisar o perfil do solo, ou dispersar as partículas do solo com água ou ar sob pressão, por exemplo. Os métodos não invasivos, adequados a estudos diacrónicos das raízes, são caros e enfrentam dificuldades técnicas. A canópia das plantas, pelo contrário, está exposta à observação e é muito mais rica em caracteres macroscópicos do que a raiz. Sabe-se, por isso, muito mais sobre a arquitetura da parte aérea das plantas do que da arquitetura das raízes («Crescimento e Arquitetura da canópia»). A raiz é a metade escondida e desconhecida das plantas.



FIGURA 206
Adaptações do sistema radicular à secura. O milheto ou massango-liso (*Cenchrus americanus*, Poaceae) substitui o milho-graúdo nas regiões áridas e semiáridas do Sahel (África) e do Sul de África, entre outras razões, porque as suas raízes penetram rapidamente no solo, atingindo 1 m de profundidade em apenas 33 dias (Gregory & Squire 1979). Esta espécie, ao contrário do milho-graúdo, afilha na base uma característica que permite repor parte da produção após um intenso período de seca. As cultivares tradicionais com ramos estéreis compridos e rijos, semelhantes a aristas, na inflorescência, como a da figura, são menos vulneráveis aos estragos causados por aves granívoras (Andrews & Kumar 1992). [Guiné-Bissau; fotografia do autor.]

INTERAÇÃO GENOMA/AMBIENTE A NÍVEL DO SISTEMA RADICULAR

O sistema radicular, assim como a canópia, das plantas adultas é um produto da interação genoma/ambiente. A configuração do sistema radicular tem, então, duas componentes: a (i) variação por causas genéticas e a (ii) plasticidade fenotípica. O desenho espacial do sistema radicular depende do genótipo (varia com a espécie, o ecótipo ou a cultivar) – e, para o mesmo genótipo, em função do historial de condições ambientais experienciadas durante a ontogenia.

Estudos genéticos conduziram à identificação de regiões do genoma responsáveis pela expressão de caracteres fenotípicos quantitativos relacionados com o comprimento, ramificação, profundidade ou o ângulo geotrópico das raízes (*v.i.*) (*vd.* Bouteillé *et al.* 2014). O determinismo genético é bem evidente nos sistemas radiculares aprumado e fasciculado (*v.i.*).

Vejamos, desde já, dois exemplos.

A arquitetura das raízes tem uma particular influência na eficiência da absorção dos nutrientes de menor mobilidade no solo, entre os quais sobressai o fósforo. Características genéticas que aumentem o volume de solo explorado pelas raízes, com reduzidos custos metabólicos, são vantajosas em solos pobres em nutrientes de baixa mobilidade. A absorção do fósforo é favorecida pela presença de aerênquima, de raízes de pequeno diâmetro, de raízes superficiais muito ramificadas (porque as formas biodisponíveis deste nutriente estão concentradas nas camadas superficiais do solo), e pela produção

abundante de pelos radiculares de grande comprimento (Hodge *et al*. 2009). As raízes proteoides são outra alternativa («Raízes proteoides»). Em contrapartida, ramificações espaçadas e raízes laterais de grande comprimento são ótimas para a aquisição de azoto reduzido (Lynch 2013).

A direção do sistema radicular condiciona o acesso da planta à água. Foi demonstrado que nos porta-enxertos de videira-europeia mais resistentes à secura, como a 'Rupestris du Lot' (um clone de *Vitis rupestris*) ou os clones de *V. berlandieri*, as raízes mais exteriores desenvolvem um ângulo agudo em relação à vertical, *i.e.*, o chamado **ângulo geotrópico** é inferior a 45º (Guillon 1905). Nos porta-enxertos mais sensíveis à secura, as raízes são menos profundantes (ângulo geotrópico superior a 45º). O sistema radicular profundante explica, em parte, a importância do milheto nas regiões áridas e semiáridas de África (Figura 206).

O sistema radicular tem um crescimento francamente mais oportunístico do que a parte aérea, dirigido pela distribuição espacial dos recursos no solo. Para o mesmo genoma, a arquitetura do sistema radicular é espacialmente mais heterogénea do que a arquitetura da canópia, por duas razões: (i) o sistema radicular é mais plástico (tem um controlo genético menos marcado do que a canópia), e (ii) os recursos obtidos no solo têm uma distribuição espacial francamente mais heterogénea do que a luz ou o CO_2, os dois recursos mais importantes capturados pela canópia. A flexibilidade morfológica da raiz advém de uma estrutura modular que, ao invés do caule, não é exteriormente evidente.

À semelhança da parte aérea, o crescimento das raízes pode ser limitado por temperaturas excessivas, baixas ou altas. Se a canópia da planta é impedida de crescer pela poda ou pela falta de luz, as raízes são deprimidas pela falta de fotoassimilados. As características do solo que mais condicionam o crescimento e a configuração das raízes são a compactação, a profundidade e a disponibilidade de recursos, onde se destacam a água, o oxigénio e os nutrientes. Os solos compactados, por sua vez, têm elevada densidade aparente, baixa permeabilidade, e a sua porosidade e estrutura estão comprometidas (Quadro 37).

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

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

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

SISTEMA RADICULAR APRUMADO *VS.* SISTEMA FASCICULADO

Reconhecem-se, então, dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: (i) aprumado e (ii) fasciculado (Figura 207). Genericamente, no sistema radicular fasciculado, as raízes são semelhantes entre si (homogéneas), finas, delicadas, com abundantes pelos radiculares. A relação entre o volume de raízes com a capacidade de absorção e o volume total de raízes é elevada. Este tipo de sistema radicular é mais eficiente do que a radicação aprumada (e, por isso, competitivamente vantajoso) na captura de água e nutrientes das camadas superficiais do solo. Tem um efeito melhorador no solo porque produz grandes quantidades de resíduos orgânicos, e o denso raizame que o caracteriza favorece a agregação das partículas do solo (melhora a estrutura do solo). A substituição de raízes (*turnover*) é maior no sistema fasciculado do que no aprumado. Quanto maior a biomassa de raízes permutada anualmente, maior o teor de matéria orgânica do solo (o teor em matéria orgânica do solo depende muito mais das adições subterrâneas de biomassa do que da deposição superficial de ramos e folhas).

O sistema aprumado é particularmente eficiente a ancorar ao substrato plantas de grande dimensão e a absorver a água armazenada em camadas profundas do solo. A raiz profundante é inútil em solos encharcados. O sistema radicular aprumado é o mais adequado a solos pedregosos e/ou heterogéneos, com camadas compactadas, e a água e os nutrientes irregularmente distribuídos no perfil. Por isso, a vegetação das regiões semidesérticas pedregosas tende a ser dominada por plantas lenhosas dicotiledóneas; nos solos homogéneos, em climas similares, preponderam as gramíneas (Figura 209; Breckle 2002).

Os **impermes** são camadas do solo compactas e resistentes à penetração das raízes, de origem natural (*e.g.*, horizonte B argílico [Bw] dos luvissolos, de grande expressão nos territórios mediterrânicos), ou causadas pelo pisoteio de animais (calo de pastoreio, fenómeno muito comum em pastagens), pela circulação de máquinas agrícolas, ou por mobilizações inadequadas do solo (**calo de lavoura**). Certas plantas de raiz aprumada são capazes de perfurar impermes e, desta forma, usufruir de um *stock* alargado de água e nutrientes.



FIGURA 207
Sistema radicular aprumado *vs.* sistema fasciculado. Esquerda) Raiz fasciculada numa plântula de *Poa annua* (Poaceae); *n.b.*: resto da semente no encontro da parte aérea com a raiz. **Direita)** Raiz aprumada de plântula de nabiça (*Brassica napus*, Brassicaceae); *n.b.*: dois cotilédones senescentes. [Fotografia do autor.]



FIGURA 208
O sistema radicular na melhoria das condições do solo agrícola. A *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) é integrada nas rotações de grandes culturas na Europa e América do Norte temperada com vários objetivos (autores diversos): i) o sistema radicular denso e superficial melhora a estrutura do solo; ii) é uma *catch crop* eficiente, *i.e.*, desenvolve biomassa cedo no outono que captura o azoto residual no solo, impedindo que este se perca por lixiviação, que, no final do ciclo, é enterrada e usada como adubo verde para as culturas subsequentes; iii) ao revestir rapidamente o solo protege-o da erosão; iv) deprime algumas espécies prejudiciais de nemátodes; v) atrai insetos auxiliares, *e.g.*, sirfídeos (Diptera, Syrphidae) predadores de afídeos. [Irdning, Áustria; fotografia do autor.]

Vejamos uma consequência prática desta propriedade. A introdução de leguminosas pratenses com raiz aprumada (*e.g.*, tremoceiro-branco ou ervilheira) nas rotações mediterrânicas de culturas arvenses aumenta a produtividade dos cereais (Carvalho 2009). Estas leguminosas, além de deixarem algum azoto residual no solo (são fixadoras eficientes de azoto), abrem poros no horizonte Bw que, no ano seguinte, são aproveitados por plantas de sistema radicular fasciculado mais débil (*e.g.*, milho e trigo). Nas rotações das regiões de clima temperado, utiliza-se como melhoradora das condições físicas do solo, por exemplo, a *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) (Figura 208).

As eudicotiledóneas radicantes nos nós (estolhosas ou rizomatosas) desenvolvem sistemas radiculares fasciculados. As plantas obtidas por estaca, e por outros métodos de propagação vegetativa que impliquem a formação de raízes adventícias, apresentam, geralmente, um sistema radicular de tipo fasciculado. Por conseguinte, as 'dicotiledóneas' propagadas por semente (com raiz profundante) são mais resistentes à secura do que as plantas da mesma espécie propagadas por estaca, um aspecto de relevância agronómica.

Sistema radicular do arroz

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

A ramificação das raízes nodais dá origem a raízes laterais de dois tipos: (i) raízes laterais grossas (*thick lateral roots*), de crescimento indeterminado e profundantes, e (ii) raízes laterais finas (*fine lateral roots*), determinadas, curtas e de geotropismo indefinido. As raízes laterais grossas ramificam-se até à quarta ou quinta ordem sob a forma de raízes grossas e finas (Morita & Nemoto 1995). As raízes grossas estão especializadas na ocupação do volume de solo; as finas na função de absorção. A morfologia e a anatomia das raízes do arroz é similar às de outros cereais, distinguindo-se, porém, pela abundância de aerênquima cortical, uma adaptação a solos encharcados (Morita & Nemoto 1995).

Como na videira, as plantas de arroz com sistemas radiculares com raízes de ângulo geotrópico pequeno (mais profundantes) são mais resistentes à secura. A arquitetura da raiz está a ser intensamente trabalhada pelos geneticistas do arroz nesse sentido (Uga *et al.* 2013).

A configuração do sistema radicular do arroz pode ser também manipulada através de técnicas agronómicas, recorrendo à plasticidade natural do sistema radicular da planta. O desenvolvimento de um sistema de raízes mais profundantes é um dos princípios subjacentes do SRI (*système de riziculture intensive*). Esta técnica de produção de arroz, inventada pelo agrónomo e padre católico francês Henri de Laulanié (1920-1995), em Madagáscar, é um dos temas mais fascinantes da agronomia tropical contemporânea (Laulanié 2011, Uphoff *et al.* 2011). Sem entrar em grandes detalhes, uma das componentes do pacote técnico do SRI consiste em baixar ciclicamente a toalha freática nos canteiros de arroz de modo a obter um sistema radicular mais denso e profundante, capaz de explorar um maior volume de solo e capturar mais nutrientes (e evitar que se percam para fora do sistema por lixiviação).

Sistema radicular das árvores dicotiledóneas

Tradicionalmente, admite-se que a estrutura do sistema radicular das árvores reflete, de algum modo, a estrutura da copa, *i.e.*, que as raízes pouco ultrapassam a projeção vertical da copa e que preenchem homogeneamente o solo em profundidade. Não é assim. O sistema das árvores é geralmente dimórfico, com raízes plagiotrópicas e profundantes em proporção variável. A maioria das raízes é **plagiotrópica**, e acumula-se nas camadas superficiais do solo, estendendo-se muito para lá da projeção da copa (4 a 7 vezes o raio da copa), tanto mais longe quanto mais seco for o solo (Figura 210-B).

Nos semidesertos, as árvores e arbustos crescem distanciados uns dos outros porque a competição por recursos processa-se no solo pela água, e não à superfície pela luz, como nas florestas temperadas ou tropicais equatoriais ou húmidas. O raizame plagiotrópico é, obviamente, muito sensível à mobilização do solo. Por essa razão, as fruteiras tropicais e temperadas crescem mais, e são mais produtivas, nos pomares com cobertura herbácea permanente ou tratados com herbicida, do que nos pomares de solo ciclicamente mobilizado.

Nos solos mais espessos, as raízes plagiotrópicas emitem **raízes profundantes** (*sinker roots*), as quais, em conjunto com a raiz principal, mergulham no solo até



FIGURA 209
Ecofisiologia dos sistemas radiculares aprumado e fasciculado. Nos desertos, as areias tendem a ser colonizadas por gramíneas de sistema radicular fasciculado, e os afloramentos rochosos por dicotiledóneas de sistema aprumado. [Espinheira, Namibe, Angola; fotografia do autor.]

FIGURA 209

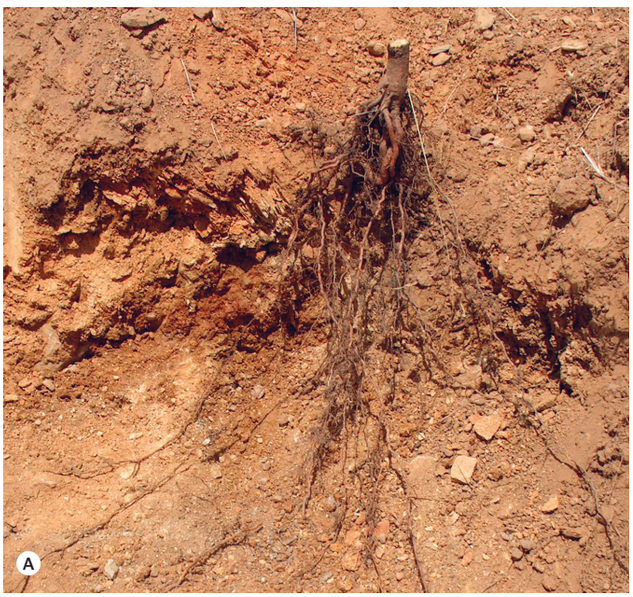






FIGURA 210
As raízes das árvores. **A)** Estudo das raízes em condições de campo: dispersão do solo com ar sob pressão (castanheiro jovem com 26 meses). **B)** Reconstrução gráfica do sistema radicular de um pinheiro-bravo com 12 anos; *n.b.*: concentração das raízes paralelas à superfície do solo e raízes profundantes. **C)** Enxertia radicular nas raízes de ordem superior de velho carvalho (*Quercus pyrenaica*, Fagaceae). [A) cortesia de Felícia Fonseca; B) Tobin *et al.* (2008); C) fotografia do autor.]

encontrarem algum imperme, água ou atmosferas do solo demasiado pobres em oxigénio. Estas raízes têm por função principal absorver a água retida nas camadas mais profundas do solo (Dinis 2014). As trocas gasosas com o exterior a esta profundidade são difíceis, por isso as raízes mais finas contêm aerênquima (David *et al.* 2013). As raízes profundantes atingem 1-2 m de profundidade, e descem a 3-3,5 m nos solos com características físicas mais favoráveis (menos compactos e mais arejados) (Thomas 2000). Frequentemente, vão mais fundo do que a raiz principal. A água profunda funciona como um *buffer* para os períodos secos – só assim se compreende que as árvores consigam sobreviver nos territórios mediterrânicos e tropicais com estações secas prolongadas.

Para facilitar a ancoragem ao solo, a maioria das árvores desenvolve uma rede complexa de raízes laterais mais ou menos horizontais, rígidas e de grande espessura na proximidade do colo, que a poucos metros da projeção da copa se assemelham a cordas. Estas raízes ramificam-se, sobrepõem-se, enxertam-se umas nas outras, envolvem grandes pedras e penetram fissuras formando uma estrutura sólida de grande resistência à tração. A **enxertia radicular** é um fenómeno frequente entre indivíduos vizinhos da mesma espécie (Figura 210-C).

PLASTICIDADE FENOTÍPICA DO SISTEMA RADICULAR

Resumidamente, as plantas investem (alocam) mais biomassa às raízes quando os fatores limitantes para o crescimento vegetal estão no solo (*e.g.*, nutrientes e água), e investem na parte aérea quando os fatores limitantes se encontram acima do solo (*e.g.*, luz e CO_2) (Poorter *et al.* 2012). A plasticidade da alocação de fotoassimilados entre a canópia e as raízes incrementa a captura do fator limitante.

Condições extremas de solo inibem o crescimento das raízes. Dentro de determinados limites, a raiz possui a extraordinária capacidade de ajustar o seu crescimento às condições ambientais proporcionadas pelo meio onde se desenvolvem. Este ajustamento é conseguido através da modulação de várias características, como sejam a taxa de crescimento, o diâmetro, a direção e a formação de raízes laterais (ramificação). Estas características definem a configuração espacial da raiz, *i.e.*, a sua arquitetura. Em suma, a arquitetura das raízes demonstra um significativo grau de plasticidade em resposta à distribuição heterogénea de recursos no solo e à variação das condições do solo ao longo do tempo.

Tanto a raiz como o caule alongam-se pela extremidade. O ápice radicular é empurrado solo adentro pela ação da zona de alongamento; o crescimento secundário aumenta o diâmetro da raiz e força o afastamento das partículas do solo. As raízes têm tendência a invadir zonas do solo de baixa **impedância mecânica** e macroporos, em particular **bioporos** formados pela decomposição de outras raízes ou abertos por minhocas (Figura 211). Pelo contrário, o sistema radicular é menos extenso e as raízes têm tendência a ser mais espessas em solos compactados; o efeito na ramificação não é claro (Rich & Watt 2013). A redução da compactação e a criação de um ambiente propício para o crescimento das raízes é uma das razões por que se mobiliza o solo antes das sementeiras e plantações.

A falta de água no solo tem um efeito direto no crescimento das raízes, e indireto através de um aumento da impedância mecânica do solo. O crescimento das raízes é inibido com teores mais baixos de água do solo do que a canópia. Embora a biomassa total de raízes possa ser comprometida, nestas condições de solo, as plantas investem na construção de raízes em detrimento da parte aérea. A consequente redução da relação entre as biomassas aérea e radicular diminui as perdas por evaporação e aumenta a probabilidade das raízes encontrarem água no solo. A escassez moderada de água induz a formação de raízes mais finas e menos ramificadas – as raízes partem em busca de água. As raízes dispõem de sensores de humidade – quando detetam água no solo, ramificam-se para a explorar, designando-se este mecanismo por *hydropatterning* (Orosa-Puente *et al.* 2018).

O encharcamento do solo deprime o sistema radicular porque as raízes precisam de respirar. Os helófitos («Tipos fisionómicos») estão adaptados a ultrapassar esta limitação. O efeito depressivo do encharcamento no sistema radicular é maior nos períodos de atividade vegetativa, e aumenta com a temperatura porque o consumo de O_2 é também maior. Nos solos encharcados, ou compactados em profundidade, as árvores tendem a desenvolver um sistema radicular mais superficial que pode comprometer a sua ancoragem ao solo.

As plantas de regiões pouco chuvosas têm, frequentemente, um sistema radicular profundante especializado na procura de água, por detrás do qual está um determinismo genético. Para a mesma espécie, o volume de solo explorado pelas raízes é maior nas regiões pouco pluviosas ou nos anos moderadamente secos, *i.e.*, o investimento em raízes é acrescido. Nas regiões de clima mediterrânico, quando os invernos são secos e frios (a chuva faz subir as temperaturas mínimas), os cereais investem num sistema radicular mais profundante que os deixa mais bem preparados para a eventualidade de primaveras secas. Os invernos húmidos seguidos de primaveras secas têm um efeito desastroso na produtividade dos cereais porque o sistema radicular não desenvolveu uma arquitetura adequada para explorar a água armazenada em profundidade. A ecofisiologia da raiz dos cereais explica o conhecido adágio popular: «Em janeiro sobe ao outeiro, se vires verdejar põe-te a chorar, se vires terrear põe-te a cantar.»

As plantas desviam fotoassimilados para a parte aérea, e contraem e ramificam intensamente o sistema radicular, nos solos férteis, arejados, não demasiado secos ou húmidos. Os solos inférteis e/ou tóxicos deprimem tanto o sistema radicular como a canópia – a níveis moderados geralmente mais a canópia do que as raízes. À semelhança do que acontece com a água no solo, a escassez moderada de nutrientes, sobretudo de azoto e fósforo assimiláveis, estimula o alongamento e reduz a ramificação das raízes – desta vez, as raízes partem em busca de nutrientes (Varennes 2003). A eventual deteção de bolsas ricas em nutrientes estimula a ramificação e a concentração das raízes nessas regiões do solo. Este efeito é tanto mais marcado quanto menor a fertilidade química do solo.

O *turnover* das raízes finas não atingidas pelo crescimento secundário é muito elevado. Por outro lado, as plantas desadensam ou eliminam partes do seu sistema radicular perante uma escassez severa de água e de nutrientes. Calcula-se que a renovação do sistema radicular poderá corresponder a ~30% da produtividade primária líquida anual dos sistemas terrestres (Jackson *et al.* 1997). As raízes mortas são degradadas pelos micróbios deixando macroporos no solo. A morte das raízes tem uma tripla ação melhoradora do solo: (i) através da acumulação de matéria orgânica, (ii) libertação de nutrientes por mineralização, e (iii) da abertura de macroporos por onde circulam água, ar e novas raízes. A renovação cíclica do sistema radicular não evita que as raízes desenvolvam emaranhados densos em volumes confinados de solo. Por essa razão, ciclicamente, é necessário podar parte do sistema radicular das plantas envasadas antes do início da estação de crescimento (entre janeiro e fevereiro no hemisfério Norte).

O corte deliberado ou acidental altera a forma do sistema radicular. A poda em viveiro das raízes das árvores, antes ou no início da estação de crescimento anterior à arranca, estimula a formação de ramificações na proximidade do corte, e aumenta a percentagem de pegamento das transplantações. O corte das raízes plagiotrópicas das árvores com máquinas de mobilização do solo deprime o crescimento da canópia, mas estimula o aprofundamento do sistema radicular, sobretudo numa fase precoce do ciclo de vida, aumentando a resistência a futuros eventos de seca. A restrição das raízes, por exemplo, num vaso, e a poda de raízes antecipam e encorajam a produção de flor e fruto nas plantas lenhosas. Dois truques usados para estimular a floração em árvores de fruto não produtivas.

Embora insuficientemente estudada, a alteração da forma e da dimensão do sistema radicular das plantas em competição, ou submetidas a interações mediadas por alelopatia, é um fenómeno generalizado em ecossistemas naturais e nos agroecossistemas. Atentemos nos exemplos que se seguem. O declínio e a mortalidade de árvores e arbustos altos em relvados ou pastagens é um fenómeno frequente. Resulta da competição por recursos, eventualmente potenciada por fenómenos de alelopatia[1] e pela regeneração difícil das plantas lenhosas por semente em tapetes densos de gramíneas. O sistema radicular fasciculado das gramíneas é particularmente eficiente a excluir as raízes de árvores e arbustos, sobretudo em solos delgados e de textura fina (Knoop &Walker 1985). A nível radicular, esta interação expressa-se numa redução da presença de raízes das plantas lenhosas nas camadas mais superficiais do solo, as mais ativas do ponto vista biológico, e ricas em nutrientes. Em contrapartida, a densidade de raízes profundas das plantas lenhosas tende a aumentar com a presença de um coberto herbáceo ou a mobilização do solo (Dawson *et al.* 2001). Se os solos são fundos e as chuvas copiosas, as árvores e os arbustos toleram as gramíneas e, por terem raízes profundantes, até se podem revelar mais resistentes a eventos extremos de secura. Nos solos delgados, não há escapatória possível para as raízes expostas à competição das gramíneas. Nos solos de textura fina, a água tende a ficar retida nas camadas superficiais do perfil e com ela os nutrientes. As gramíneas transpiram a água que têm à sua disposição, sonegando-a às plantas lenhosas; a diminuição do arrastamento (lixiviação) dos nutrientes para as camadas mais profundas do solo prejudica igualmente as árvores (Simmons *et al.* 2006). Esta conjuntura agrava-se ainda mais em favor das gramíneas nos climas secos a áridos. Pelo contrário, tudo o que deprima as gramíneas é potencialmente benéfico para as plantas lenhosas. Por exemplo, a abertura de caldeiras em relvados ou a aplicação de herbicidas à vegetação herbácea infestante. Em determinadas condições (*e.g.*, proteção da regeneração natural da herbivoria), densidades elevadas de herbívoros podem ter um efeito favorável na vegetação lenhosa, como se constata em algumas savanas africanas (Breckle 2002).



FIGURA 211
Rizoconcreções calcárias.
As rizoconcreções (*rhizoconcretions*) são estruturas fósseis compactas resultantes da precipitação de um cimento mineral, neste caso de calcário, nas paredes dos macroporos percorridos pelas raízes. [Ilha de Porto Santo; fotografia do autor.]

2. CRESCIMENTO E ARQUITETURA DA CANÓPIA

GEMAS

Estrutura e tipologia

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

Apelida-se de **gema** (*bud*) a estrutura constituída por um esboço de caule, esboços folheares e/ou florais, catafilos (nem sempre presentes), mais o meristema que lhes deu origem, eventualmente coadjuvado por outros meristemas, exposta ou não ao exterior. Os **pontos meristemáticos** (*meristematic points*); (Figura 214) são meristemas não encapsulados por esboços foliares por si diferenciados. Uma gema pode encontrar-se **ativa**, a produzir caule e folhas, ou **inativa** (em repouso), permanecendo quiescente ou dormente. Vasconcellos (1969) reconhece dois tipos de gemas inativas: os gomos e os olhos. Os **gomos** (*scaly bud*) são gemas externamente revestidas por catafilos (Figura 212); os **olhos** (*naked bud*) não têm catafilos (Figura 213), os seus meristemas estão envolvidos por esboços foliares e/ou folhas modificadas não escamiformes. Portanto, o conceito de gema é mais lato do que de gomo.



FIGURA 212
Importância taxonómica dos gomos. A forma dos catafilos dos gomos e a presença de resinas são caracteres úteis na identificação de alguns *Pinus* (Pinaceae): **A**) pinheiro-bravo (*P. pinaster*) e **B**) pinheiro-manso (*P. pinea*). [Fotografias do autor.]

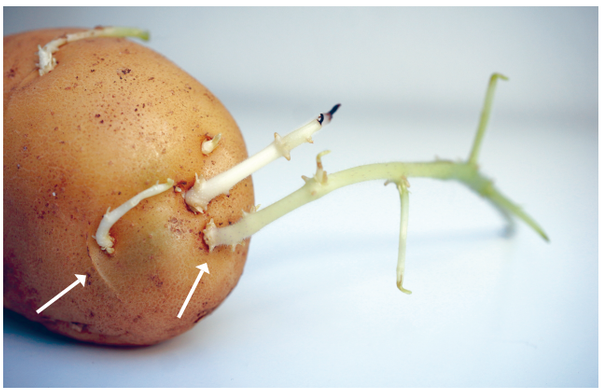


FIGURA 213
Abrolhamento dos gomos nus de tubérculos de batateira. N.*b.*: cicatriz resultante da abcisão de uma folha escamiforme axilante de um gomo nu; diferenciação de raízes na base dos caules resultantes do abrolhamento de um gomo nu. [Fotografia do autor.]



FIGURA 214
Pontos meristemáticos. Gomos compostos. Representação diagramática de um corte transversal de um gomo hibernante de quivi pouco antes do abrolhamento. N.*b.*: a gema principal representada no centro da figura; gemas secundárias na axila dos catáfilos 1 a 4, e pontos meristemáticos (representados a negro) na axila das restantes folhas de proteção ou esboços foliares. As gemas secundárias raramente abrolham; um número variável de pontos meristemáticos diferencia inflorescências pouco antes do abrolhamento, razão pela qual convém fertilizar e regar, se for caso disso, o quivi nas semanas anteriores ao início da atividade vegetativa. [Adaptado de Walton *et al.* (1997).]

QUADRO 38
Tipologia de gemas/gomos

QUANTO AO REVESTIMENTO	
Gomos	Gemas inativas revestidas de catafilos.
Gomos nus (= olhos)	Gemas inativas sem catafilos.
QUANTO À SITUAÇÃO	
Aéreos	De caules aéreos. **Superficiais** se formados na proximidade da superfície do solo; *e.g.*, no colo de uma árvore.
Subterrâneos	Localizados abaixo da superfície do solo.
Aquáticos	Submersos na água.
QUANTO À NATUREZA	
Folheares (= vegetativos ou de madeira)	Dão origem a **caules estéreis** (sem flores), curtos (braquiblastos estéreis) ou longos (macroblastos estéreis).
Florais (= botões)	Dão, exclusivamente, origem a flores. Os gomos florais são geralmente maiores, mais bojudos e arredondados do que os gomos folheares.
Mistos	Originam **caules floríferos**, *i.e.*, macroblastos ou braquiblastos com um ou mais nomofilos, e com uma ou mais inflorescências. As inflorescências estão previamente diferenciadas no interior do gomo numa posição terminal (*e.g.*, castanheiro-da-índia) ou lateral (*e.g.*, castanheiro-europeu), posições que se mantêm depois do abrolhamento.
QUANTO À POSIÇÃO	
Terminais (= apicais)	Localizados na extremidade dos eixos caulinares; abrigam, no seu interior, meristemas apicais. Ao contrário dos gomos axilares, não são axilados por uma folha (Figura 215-A).
Axilares (= laterais)	Diferenciados na axila das folhas. Os gomos subterminais são gomos axilares de posição terminal em consequência do abortamento do meristema apical (*e.g.*, castanheiro-europeu; Figura 215-B)
Adventícios	Formados, *a posteriori*, numa posição atípica, sem relação com a extremidade dos eixos caulinares ou a axila das folhas. Contêm meristemas adventícios.
QUANTO À INSERÇÃO	
Alternos	Posicionados na axila de folhas alternas. Podem ainda ser: **espiralados** – dispostos em espiral ao longo dos caules; **disticados** – dispostos no mesmo plano.
Opostos	Diferenciados na axila de folhas opostas. Quando os gomos de dois nós sucessivos se encontram em dois planos ortogonais (perfazendo um ângulo de 90°) dizem-se **oposto-cruzados** (= **decussados**).
Verticilados	Formados na axila de folhas verticiladas.
QUANTO À DISPOSIÇÃO	
Solitários	1 por nó.
Colaterais	2 ou mais gomos por nó, uns ao lado dos outros; *e.g.*, pessegueiro (Figura 215-D), amendoeira, figueira (Figura 215-E) e videira-europeia (Figura 216).
Sobrepostos	2 ou mais gomos por nó, na direção do eixo caulinar (longitudinalmente justapostos); *e.g.*, nogueira-europeia e maracujás (Passiflora) (Figura 215-C).
QUANTO À EVOLUÇÃO	
Prontos	Evoluem na mesma estação de crescimento em que são exteriormente visíveis.
Hibernantes	Ativados na estação de crescimento seguinte ao da sua formação, por conseguinte, atravessam latentes ou dormentes um período de repouso vegetativo; *e.g.*, gomos das árvores de climas temperados ou tropicais com estação seca.
Dormentes	Gomos que permanecem num estado de vida latente durante dois ou mais anos, podendo nunca abrolhar; condição frequente nas plantas lenhosas. A designação **gemas /gomos epicórmicos** refere-se ao conjunto dos gomos terminais, axilares ou adventícios dormentes.
QUANTO AO NÚMERO DE MERISTEMAS	
Simples	Com um meristema.
Compostos	Encapsulam dois ou mais meristemas; *e.g.*, gomos compostos hibernantes da videira-europeia (Figura 216).

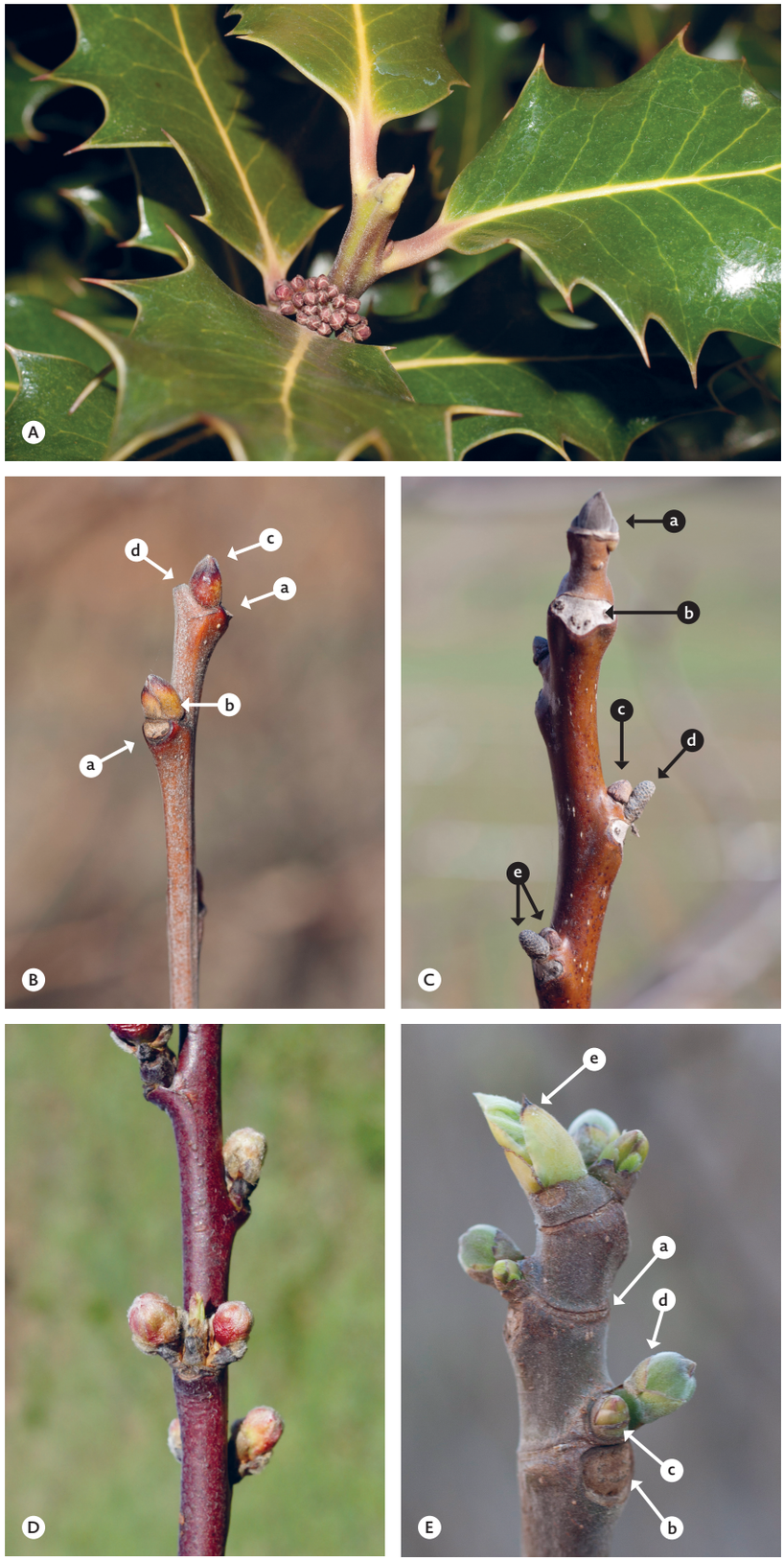


FIGURA 215
Tipologia de gemas/gomos. A) Azevinho (*Ilex aquifolium*, Aquifoliaceae). N.*b.*: o gomo apical não é axilado por uma folha; o abrolhamento de um gomo axilar floral expôs numerosos botões e precedeu o abrolhamento do gomo apical. **B)** Castanheiro-europeu: a – cicatriz foliar, b – gomo axilar, c – gomo axilar em posição terminal (gomo subterminal) por abortamento do meristema apical no final do período de crescimento, d – cicatriz da abcisão do meristema apical. **C)** Nogueira-europeia: a – gomo misto apical, b – cicatriz foliar, c – gomo provavelmente misto, d – gomo floral masculino, e – gomos sobrepostos. **D)** Gomos colaterais em pessegueiro: os dois gomos laterais florais estão, respetivamente, inseridos no primeiro e no segundo profilo do gomo folhear central. **E)** Figueira: a – anel cicatricial; b – cicatriz foliar a axilar um gomo misto; c- gomo foliar; d – gomo floral que dará origem a um figo lampo (= figo de primavera); e – gomo misto. N.*b.*: os gomos mistos produzirão caule e figos vindimos em agosto-setembro. [Fotografias do autor.]

O significado dos termos gema, gomo e olho não é consensual. Por exemplo, em **arboricultura** – ramo da agronomia dedicado ao cultivo de plantas lenhosas –, a palavra «olho» é comummente aplicada a gomos foliares ou a gemas folheares ativas. Outros autores consideram a gema um gomo foliar, com ou sem catafilos (Fernandes 1972). O termo gomo não se usa no Brasil, somente gema. No intuito de simplificar a terminologia, considero o gomo uma gema exposta ao exterior (não inclusa noutro gomo) em repouso com catafilos, sendo um **gomo nu** caso não possua catafilos. Mantenho o conceito amplo de gema antes enunciado e evitarei o de olho. Usarei amiúde gomo num sentido lato, incluindo os gomos nus.

As gemas e os gomos são classificados de acordo com os oito critérios expostos no Quadro 38 (Figura 215).

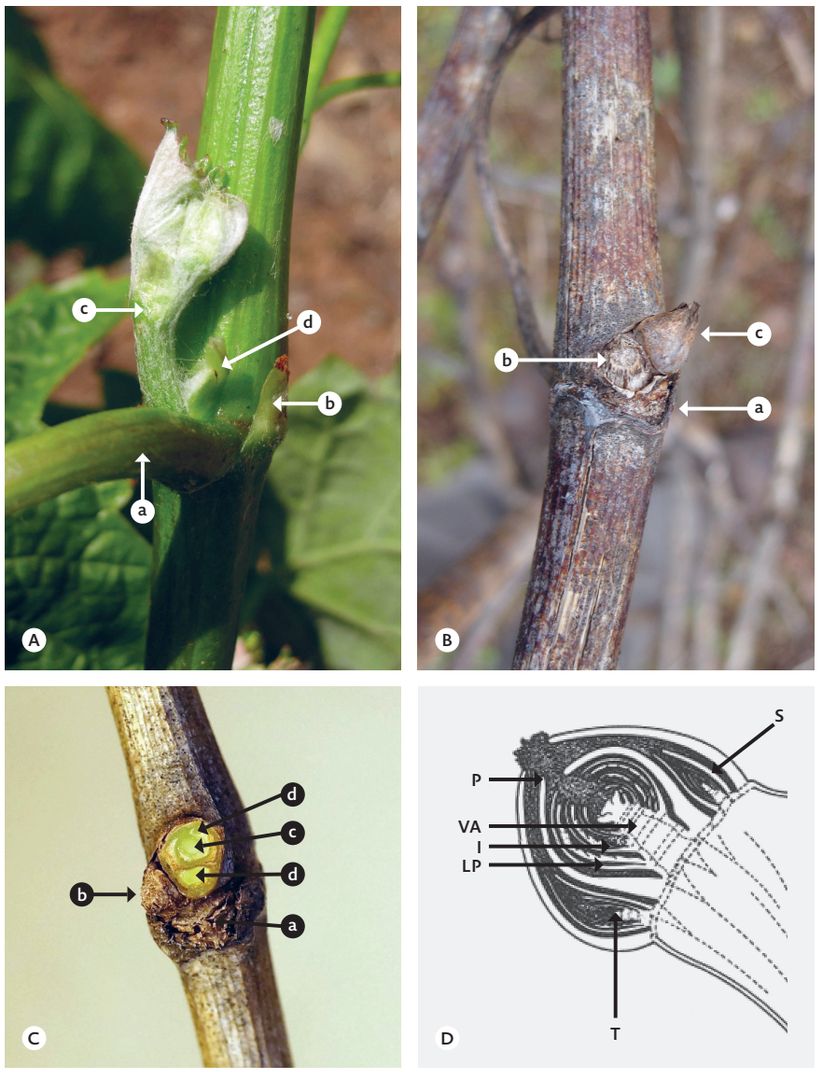


FIGURA 216
Tipologia dos gomos de videira-europeia. A) Sarmento não atempado (mês de maio): a – pecíolo da folha axilante, b – estípula, c – neta proveniente de um gomo axilar pronto, d – gomo composto hibernante. **B)** Sarmento atempado (mês de dezembro): a – cicatriz foliar, b – cicatriz de um gomo axilar pronto abortado, c – gomo composto hibernante. **C)** *Sarmento atempado*: a – cicatriz foliar, b – cicatriz de um gomo axilar pronto abortado; c, d – corte transversal de um gomo composto hibernante (c – gema primária, d – gemas secundárias inclusas). **D)** Estrutura do gomo composto misto hibernante em corte longitudinal: P – gema primária; S – gema secundária inclusa; T – gema secundária inclusa; LP – primórdio foliar; I – primórdio da inflorescência; VA – eixo. [A-C) fotografias do autor; D) Sartorius adaptado por Vasconcelos *et al.* (2009).]

A classificação dos gomos tem uma grande importância prática – o seu conhecimento é indispensável na propagação e na poda de plantas ornamentais ou de árvores fruteiras, por exemplo. A morfologia externa dos gomos tem, em alguns grupos, um enorme interesse taxonómico; *e.g.*, *Pinus* e *Abies* (Pinaceae) (Figura 212), e rubiáceas tropicais.

Vejamos alguns tipos em pormenor.

Os gomos das plantas lenhosas de climas frios ou muito secos estão geralmente revestidos por catafilos. Os **catafilos** são filomas escamiformes, impregnados de suberina, portanto, hidrófobos, sem clorofila, rígidos, geralmente sem meristemas axilares («Tipos de filomas»). Têm por função proteger o meristema durante a estação ou nos períodos de repouso vegetativo. Nas espécies lenhosas de regiões tropicais, ou de clima temperado ou mediterrânico mais oceânico, as gemas inativas geralmente estão desprovidas de catafilos – são gomos nus; *e.g.*, oliveira. Em substituição dos catafilos são frequentes pelos, mucilagens, folhas suculentas, folhas herbáceas mais ou menos modificadas ou, simplesmente, esboços de nomofilos. Muitas plantas herbáceas perenes protegem os meristemas durante a estação desfavorável no interior do solo, submersos na água (nas plantas aquáticas) ou revestindo-os com espessas camadas de folhas mais ou menos modificadas, distintas dos catafilos das plantas lenhosas (*e.g.*, gramíneas perenes e juncos) (Figura 254).

Na bibliografia de arquitetura de plantas, os gomos que produzem inflorescências precedidas por vários entrenós curtos com nomofilos são considerados como mistos. Não é esta a tradição em arboricultura. Por conseguinte, consoante os autores, as flores da macieira e da pereira brotam de gomos mistos ou de gomos florais. Adoto a primeira das interpretações. São também mistos os gomos que dão origem a inflorescências com proliferação tardia (*e.g.*, abacateiro) («Pseudantos, proliferação tardia e metamorfoses»).

Os **gomos compostos** guardam no seu interior mais de um meristema revestido por primórdios foliares por si produzidos; *e.g.*, macieira, quivi e videira-europeia (Figuras 214 e 216-C,D). Através de cortes histológicos identificam-se no interior destes gomos uma **gema principal** (= **primária**), ladeada por uma ou mais **gemas secundárias (de segunda ordem)**[2] inclusas, individualmente axiladas por catafilos ou esboços foliares pertencentes à gema primária. O quivi soma às gemas secundárias inclusas vários pontos meristemáticos. Geralmente, as gemas secundárias só são ativadas quando a gema principal por qualquer razão é destruída. Nos trópicos, ocorrem espécies que a partir de um gomo composto emitem espontaneamente vários caules ou caules e flores, independentes uns dos outros; *e.g.*, anona-cherimola.

A interpretação das aglomerações de gomos axilares, colaterais ou sobrepostos, exige algum cuidado. Se estes gomos são independentes uns dos outros dizem-se **supranumerários ou acessórios** (*supernumerary buds*); *e.g.*, nogueira-europeia e outras juglandáceas (Figura 215-C). Noutros casos, diferencia-se um **gomo secundário** (**gomo axilar de segunda ordem**) geralmente na axila de um ou em cada um dos dois profilos do gomo principal. Por sua vez, na axila dos profilos dos gomos secundários podem diferenciar-se **gomos terciários** (**gomos axilares de terceira ordem**). Estes **complexos de gomos axilares** são interpretados como **sistemas condensados de caules** (Barthélémy & Caraglio 2007). Os gomos colaterais secundários do pessegueiro produzem flores (Figura 215-D); na pereira e no marmeleiro são foliares. Para os distinguir dos gomos supranumerários é necessário observar a posição dos profilos. Os complexos de gomos axilares são afinal um caso extremo em que as gemas secundárias inclusas referidas no parágrafo anterior emergem para o exterior protegidas por catafilos por si produzidos, sendo então visíveis a olho nu. Os gomos colaterais da pereira e do marmeleiro, e de muitas outras espécies, são muito pequenos e passam facilmente desapercebidos, ou simplesmente não emergem das escamas que os axilam, sendo designados, com pouca propriedade, por **gomos estipulares** (Figura 217-C; Grisvard 1994).

Os complexos de gomos axilares são particularmente difíceis de interpretar na videira-europeia. Os nós dos **pâmpanos** (caules em crescimento, não atempados) da videira-europeia contêm dois gomos: um gomo axilar pronto e, em posição colateral, um gomo composto hibernante (Vasconcelos *et al.* 2009; Figura 216). Muito raramente, desenvolvem-se um gomo axilar pronto mais dois gomos hibernantes. O gomo axilar pronto dá origem às netas; se não abrolhar, senesce à queda da folha deixando para trás uma cicatriz (Figura 216-B). O gomo composto hibernante insere-se numa pequena escama caduca que corresponde à primeira folha do gomo axilar pronto, *i.e.*, ao primeiro profilo.

Os gomos compostos hibernantes da videira-europeia são folheares ou mistos, consoante, na primavera seguinte à sua formação, derem origem a um sarmento sem ou com cachos de flores. Cada gomo hibernante contém três gemas: uma principal e duas secundárias inclusas. Em função das castas, cada gema primária produz em média, até à chegada do verão, um esboço de caule com 8 a 10 (12) nós (Magalhães 2008; Figura 216-D). Os cachos preformados na gema primária inserem-se, geralmente, no 4.º ou no 4.º e 5.º nós, por vezes, no 6.º; nos restantes nós, a cada esboço de folha opõe-se geralmente um esboço de gavinha (Vasconcelos *et al.* 2009). A fertilidade dos gomos hibernantes, avaliada pelo número médio de cachos, é máxima nos gomos situados a meio dos sarmentos.

As gemas secundárias inclusas dos gomos hibernantes diferenciam-se na axila dos dois profilos da gema primária (Figura 216-C) – são ativadas nas plantas sujeitas a podas violentas ou quando, pela ação de doença, geada, ou de outro qualquer acidente, a gema principal ou o pâmpano por ela originado são destruídos. Se além da gema primária são eliminadas as gemas secundárias, não haverá ramificações no nó porque a videira-europeia é incapaz de gerar gomos adventícios. As gemas secundárias, salvo raras exceções varietais, são folheares: a sua ativação a substituir as gemas primárias implica perdas de produção.

Na base dos sarmentos da videira, dos ramos do ano de castanheiro-europeu e de tantas outras espécies lenhosas, distinguem-se um ou mais gomos não axilados por nomofilos, inseridos em nós sucedidos por entrenós curtos – são os chamados **gomos basais** (= **gomos da**



FIGURA 217
Gomos basais e estipulares.
A) Gomo basal de castanheiro-europeu sucedido, mais acima, por um gomo axilar. **B)** Gomos basais na videira-europeia: em algumas castas, podem ser francamente numerosos; os viticultores experientes sabem que a eliminação das varas (de um ano) ou de ramos com dois anos deve ser feita acima da coroa, de modo a evitar a formação de um cone de dessecação que penetra em direção ao interior das unidades de frutificação; a acumulação de madeira necrosada nas unidades de frutificação diminui a produtividade das cepas. **C)** Gomo estipular de pereira inserido na axila da cicatriz de um catafilo. [Fotografias do autor.]

coroa; *basal buds, scale buds*[3]; Figura 217). A sua posição nos caules e as cicatrizes que os axilam mostram que se diferenciaram na axila de catafilos ou de folhas de transição para os nomofilos, caducos no abrolhamento. Muitos destes gomos terão origem nas gemas secundárias antes referidas. Geralmente, ficam dormentes ou acabam por abortar. São ativados se os gomos distais forem, por qualquer razão, aniquilados. Um sistema mais, a somar às gemas secundárias inclusas antes referidas, com a função de mitigar o impacto de geadas, parasitas e acidentes na estrutura da canópia e na superfície fotossintética.

O conceito de gema/gomo pronto (*prompt bud*) exposto no Quadro 38 também necessita de ser clarificado. As **gemas prontas** evoluem na estação em que se evidenciam à superfície de um ramo. As antecipadas (ramos silépticos) de pessegueiro ou de oliveira têm, geralmente, origem em gemas prontas, formadas na mesma estação em que abrolham. As inflorescências laterais dos caules férteis de castanheiro-europeu e muitas das netas da videira-europeia provêm de gemas diferenciadas no ano anterior no interior de gomos hibernantes. Portanto, há dois tipos de gemas prontas: preformadas e neoformadas.

A maioria dos **gomos dormentes** é mais tarde ou mais cedo descartada pelas plantas. Os que permanecem vivos no tronco e nas partes mais velhas da canópia acabam por ficar invisíveis, submergidos pela casca. Durante a estação de crescimento, alongam-se na base o suficiente para acompanharem o aumento de diâmetro dos ramos, deixando uma marca indelével no lenho conhecida por **traço**[4] (Figura 84). O corte transversal de ramos com gomos dormentes evoluídos a partir de gomos hibernantes mostra que estes estão conectados, por traços, ao anel de xilema mais interior do caule; os traços dos gomos adventícios desembocam no anel correspondente ao ano em que se diferenciaram (Meier *et al.* 2012).

Nas angiospérmicas, há uma tendência para se diferenciarem pontos meristemáticos e gemas adventícias, a partir de células cambiais ou parenquimatosas, nas regiões caulinares feridas ou sujeitas a stresse («Reparação de feridas. Resposta ao corte»). Nas fruteiras temperadas assim acontece nas feridas resultantes de desramações e na face superior da convexidade dos ramos de árvores vergados pelo peso dos frutos. Estes dois fenómenos são aproveitados para renovar pela poda ramos envelhecidos. As gemas adventícias podem evoluir em «Ramos epicórmicos» no próprio ano da sua formação, hibernar ou ficar dormentes.

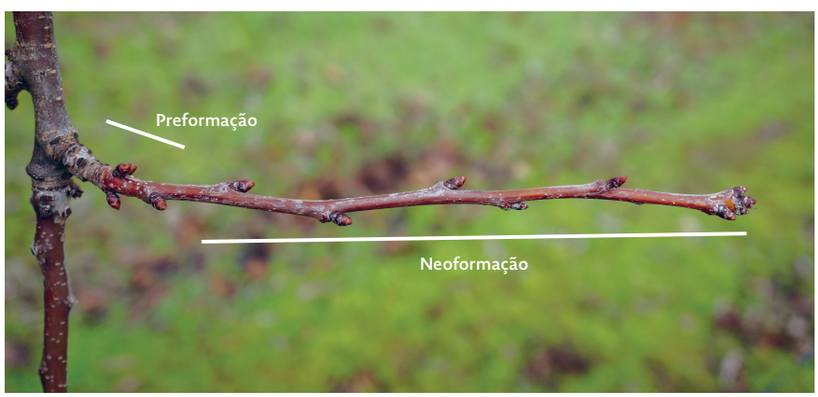


FIGURA 218
Preformação e neoformação. Na cerejeira, a parte preformada dos ramos do ano tem entrenós mais curtos do que a parte neoformada, resultante da atividade do gomo apical durante a estação de crescimento (Lespinasse & Leterme 2011). [Fotografia do autor.]

Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação

As flores estão preformadas em todas as espécies com gomos florais hibernantes, como é o caso das prunoideas com interesse económico. Nos gomos mistos hibernantes haverá exceções. O número de folhas diferenciadas retidas no interior dos gomos folheares varia de espécie para espécie, e entre genótipos. Em muitas espécies lenhosas tropicais, as folhas expandem-se pouco depois da sua diferenciação – verifica-se uma **neoformação** de folhas sempre que as gemas estejam ativas. Nos gomos folheares hibernantes das espécies lenhosas de clima extratropical, ou tropical com estação seca bem marcada, geralmente ocorre uma **preformação** mais ou menos extensa de flores e folhas.

Uma unidade de extensão ou um caule no seu todo são **determinados** ou **indeterminados** consoante estão ou não totalmente diferenciados no interior do gomo que lhes dá origem. Os braquiblastos são caules determinados; *e.g.*, esporões. Na nogueira-europeia (Hallé *et al.* 1978) e no pessegueiro (Gordon *et al.* 2006), os gomos encerram, respetivamente, os esboços de todas ou da maioria das folhas dos macroblastos que serão expandidos na primavera. Na cerejeira é variável (Figura 218). Como referi anteriormente, o número de nós com folhas preformados contidos nos gomos hibernantes da videira-europeia varia de 8 a 10, raramente 12 (Magalhães 2008).

Os esboços folheares preformados no interior dos gomos assemelham-se à morfologia das folhas adultas, e cada esboço axila já um pequeno meristema axilar que dará origem aos gomos axilares dos ramos do ano. A prefolheação e a vernação são, respetivamente, a forma como os esboços folheares se arrumam individualmente ou em grupo nas gemas em repouso («Ptixia e vernação»).

Quiescência e dormência dos gomos

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

- **Quiescência** (*quiescence*) – repressão da taxa de divisão celular cuja retoma pode ocorrer rapidamente.
  Sinónimos: ecodormência (Lange *et al.* 1987), latência;

- **Dormência** (*dormancy*) – condição em que a retoma do crescimento depende de uma exposição suficiente a sinais ambientais. Sinónimo: endodormência (Lange *et al.* 1987).

Os órgãos quiescentes ou dormentes nunca estão completamente inativos – pese embora a imobilidade morfológica, consomem O_2 e energia, expelem CO_2, e sofrem modificações a nível molecular e fisiológico.

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

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

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

- **Paradormência** (= **ectodormência**, **dominância apical**, **repressão ou inibição correlativa**, **dormência de verão**; *paradormancy*) – estádio inicial da dormência induzido por fatores fisiológicos externos à estrutura dormente; *e.g.*, inibidores hormonais (auxinas) produzidos nas folhas ou nos gomos apicais;
- **Endodormência** (= **dormência inata**, **dormência verdadeira**, **dormência no sentido estrito**, **dormência de inverno**; *endodormancy*) – suspensão do crescimento por fatores fisiológicos internos; *e.g.*, acumulação de inibidores de crescimento (*e.g.*, ácido abcísico);
- **Ecodormência** (= **quiescência**, **dormência imposta**; *ecodormancy*) – suspensão do crescimento por condições ambientais desfavoráveis; *e.g.*, por temperaturas extremas (calor ou frio) ou a falta de água no solo.

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

A maior parte dos gomos entram em paradormência à medida que se vão diferenciando. A paradormência pode, muitas vezes, ser rapidamente ultrapassada com a eliminação de folhas, gomos (por desgoma ou poda) ou pela exposição a condições ambientais extremas (*e.g.*, secura) ou manipulando o comprimento do dia. A dormência das sementes imposta pela impermeabilidade do tegumento (sementes duras) é interpretada por alguns autores dentro da paradormência («Dormência e germinação da semente»), assim como a suspensão do crescimento causada por desequilíbrios canópia/sistema radicular e pela floração ou associada a momentos específicos da formação do fruto (Lewak 1999).

A endodormência geralmente é mais intensa nos gomos foliares do que nos florais. Principia antes do início da estação de repouso vegetativo – nas plantas de folha caduca coincide aproximadamente com a abcisão da folha. Nas regiões extratropicais, é induzida pela redução do comprimento do dia e/ou a descida da temperatura. Nas regiões tropicais, a entrada e a quebra da endodormência estão frequentemente relacionadas com a insolação/fotoperíodo. Ao contrário da paradormência, a quebra da endodormência não pode ser conseguida pela exposição a temperaturas elevadas ou comprimentos do dia adequados, ou através de poda ou desfoliações. Fora dos trópicos, a quebra da endodormência e a entrada em ecodormência ocorre em algum momento durante o inverno («Repouso e crescimento vegetativos nas regiões extratropicais»).

A classificação dos tipos de dormência de Lang *et al.* (1987) enfrenta várias dificuldades. Os mecanismos fisiológicos e as interações que controlam as paragens de crescimento e o abrolhamento dos gomos na maior parte das espécies não são conhecidos (Polgar & Primack 2011). Consequentemente, é incorreto generalizar a endodormência dos gomos a todas as plantas com repouso vegetativo porque, em muitas delas, a paragem do crescimento na estação desfavorável tem causas ecológicas (ecodormência). Por outro lado, não se sabe o papel desempenhado pelos mecanismos de endodormência nas interrupções de crescimento durante a estação de crescimento, por exemplo, nas plantas extratropicais de crescimento determinado e nas plantas de clima equatorial ou tropical húmido (Considine & Considine 2016). A paragem de crescimento estival, não resolúvel com irrigação, de muitas gramíneas perenes mediterrânicas é claramente um tipo de endodormência

(Volaire *et al.* 2009). A classificação de Lang *et al.* (1987) é particularmente difícil de aplicar nos trópicos. Por isso, na bibliografia dirigida aos trópicos, o termo dormência é usado de um modo impreciso ou substituído pelo termo «repouso».

REPOUSO E CRESCIMENTO VEGETATIVOS DAS PLANTAS PERENES

Neste texto, distingo **estação** (*season*) de **período** (*flush*) **de crescimento vegetativo**, sendo o primeiro conceito o mais inclusivo. As **estações de crescimento vegetativo** (*growing season*) e de **repouso vegetativo** (*resting season*) alternam no tempo. Cada estação de crescimento tem um ou mais **períodos de crescimento** (*flush*) intercalados por **períodos de repouso vegetativo** (*rest*). Como se verá, são raras as plantas perenes que não exibem um crescimento rítmico (episódico) na estação de crescimento, seja ela o ano inteiro (nas regiões tropicais equatoriais e húmidas) ou parte dele («Crescimento contínuo e crescimento rítmico»).

Nas plantas perenes, o funcionamento dos meristemas é interrompido, durante um período prolongado de tempo durante a estação de repouso vegetativo, de modo a evitar danos irreparáveis nas células meristemáticas e nos tecidos jovens. Nas regiões extratropicais, a estação de repouso vegetativo coincide normalmente com a estação fria; nas regiões tropicais, a existir, corresponde à estação seca. A insolação e o fotoperíodo, conjugados ou não com a disponibilidade de água no solo e/ou a temperatura são os sinais ambientais necessários para o início do repouso vegetativo. Algumas espécies dos trópicos húmidos podem experimentar uma ou duas estações de repouso sem que estes estejam, como se verá, relacionados com riscos ambientais claros.

A queda das folhas assinala o começo da estação de repouso nas espécies caducifólias. A paragem da atividade cambial (avaliável pela facilidade com que se destaca a casca) é um critério possível para definir o início e o fim do repouso vegetativo tanto nas espécies caducifólias como nas perenifólias.

A diminuição da atividade metabólica faz da estação de repouso vegetativo a mais apropriada para transplantar plantas e para alguns tipos de poda. Fertilizar, nesta altura do ano, as plantas com nutrientes de grande mobilidade no solo como o azoto ou o boro é obviamente errado.

A estação de crescimento principia com a ativação dos meristemas da canópia, primeiro do câmbio e, em seguida, dos meristemas caulinares apicais e axilares. Os sinais ambientais interpretados pelas plantas são novamente a temperatura, o fotoperíodo/insolação e/ou a disponibilidade de água no solo.

Durante a estação de crescimento vegetativo, os gomos recém-diferenciados que não abrolham de imediato estão paradormentes ou o seu abrolhamento está comprometido por causas ambientais (ecodormentes) – eventualmente, entram em endodormência pouco antes da chegada da estação de repouso vegetativo. Na estação de repouso vegetativo, as plantas estão em **repouso vegetativo**[5] sobrepondo-se, à escala da planta, os efeitos da endodormência ou da ecodormência dos gomos (e do câmbio) à paradormência.

As plantas anuais dependem da semente para enfrentar períodos ambientalmente desfavoráveis que podem coincidir com uma estação seca e quente (nas regiões de clima mediterrânico) ou com uma estação fria (como acontece com muitas infestantes de primavera-verão) («Sistema de Raunkjær»). O ciclo anual por semente não impede que as plântulas tenham uma segunda interrupção do crescimento por mecanismos de eco ou endodormência num segundo período desfavorável (*e.g.*, inverno mediterrânico).

Repouso e crescimento vegetativos nos trópicos

Regiões equatoriais e tropicais húmidas

Nas regiões equatoriais e tropicais húmidas[6] próximas do equador, a água no solo não é geralmente limitante e o comprimento do dia é constante todo o ano. As plantas lenhosas são perenifólias porque raramente sofrem défices significativos de água no solo («Perenifolia *vs.* caducifolia: vantagens e desvantagens»).

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

Outras plantas equatoriais, porém, estão ativas e florescem periodicamente. Pese embora as condições ótimas para um crescimento contínuo em muitas plantas, ocorrem uma, duas, e com menos frequência mais de duas interrupções do crescimento. A sincronização do crescimento vegetativo e da floração é induzida pela insolação, observando-se dois períodos de intenso abrolhamento das plantas, um em fevereiro e outro em julho e agosto, meses em que se observa um aumento rápido da insolação para atingir um pico no equinócio (Quadro 39; Calle *et al.* 2009, Borchert *et al.* 2014).

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

Entende-se por **insolação** o produto entre a intensidade da radiação e o número de horas de luz.
Sobre o Equador, o número de horas de luz é constante ao longo do ano, mas a intensidade da radiação tem dois picos equinociais, um em março e outro em setembro. Em latitudes mais elevadas, nas regiões tropicais não equatoriais do hemisfério Norte, a insolação tem um mínimo em dezembro e janeiro, e atinge um patamar elevado nos meses de verão (de maio a setembro) precisamente quando mais chove. No hemisfério Sul, a dinâmica da insolação tem um desfasamento de seis meses em relação ao hemisfério Norte.
Nas latitudes extratropicais, a insolação é máxima no solstício de verão e mínima no de inverno. Tanto nas regiões tropicais não equatoriais como nas regiões extratropicais, a insolação está estritamente correlacionada com o comprimento do dia (fotoperíodo).
Nas regiões equatoriais, muitas plantas lenhosas são sensíveis à insolação e concentram o crescimento vegetativo num ou nos dois períodos de insolação máxima. Nas regiões extratropicais, o crescimento vegetativo é regulado pelo fotoperíodo, pelo frio ou pela secura edáfica, ou pela interação destes fatores.

Regiões tropicais com estação seca

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

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

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

No entanto, à semelhança do trópico húmido, os estudos de fenologia mostraram que um grande número de espécies lenhosas das regiões tropicais com estação seca, perenifólias a caducifólias, renova as folhas da canópia, emitindo ramos antes da chegada das chuvas, induzidas pelo aumento do comprimento do dia (e implicitamente da insolação) – no hemisfério Norte, em fevereiro-março, e, seis meses depois, no hemisfério Sul (Borchert *et al.* 2014).

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

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



FIGURA 219
Floração antes da chegada da época das chuvas induzida pela insolação/fotoperíodo em árvores tropicais. Um formidável *Bombax costata* (Malvaceae, Bombacoideae) a florir no mês de maio, antes da chegada da chuva. [Guiné-Bissau; fotografia do autor.]

Repouso e crescimento vegetativos nas regiões extratropicais

Como referi anteriormente, nas regiões tropicais com estação seca desenha-se rapidamente uma estação de crescimento que se propaga para as latitudes mais elevadas das regiões extratropicais. Sob clima mediterrânico, ocorrem duas estações de crescimento – uma na primavera e outra no outono, esta geralmente mais curta ou mesmo inexistente –, onde coincidem temperaturas favoráveis com água no solo. Com exceções, na interrupção invernal do crescimento, as plantas estão endodormentes, na interrupção estival estão ecodormentes. Algumas áreas tropicais com estação seca têm, igualmente, duas estações de crescimento que intercalam outras tantas épocas de chuva; *e.g.*, Leste de África.

Nas regiões extratropicais, o comprimento do dia, por vezes complementado pelo frio, sincroniza a redução e a interrupção do crescimento (de toda a atividade meristemática), a diferenciação de gomos (geralmente), a resistência ao frio, a senescência e a abcisão das folhas (nas espécies caducifólias) e a entrada em dormência da maior parte das espécies lenhosas (Rohde & Bhalerao 2007, Vitasse *et al.* 2014). Nas espécies com preformação de caules (crescimento determinado), a interrupção do crescimento e a diferenciação de catafilos estão pré-programadas, sendo, por isso, largamente independentes de variáveis ambientais ao longo da estação de crescimento ou à entrada da estação de repouso vegetativo. A macieira e a pereira e outras rosáceas de fruto são exceções: a sequência de eventos que conduz as plantas ao repouso vegetativo é induzida por temperaturas baixas (< 12 °C) qualquer que seja o comprimento do dia (Heide & Prestrud 2005). E algumas plantas não entram em endodormência, simplesmente param de crescer porque a temperatura é demasiado baixa para a divisão celular (*e.g.*, *Spiraea*, Rosaceae) – estão quiescentes (Howard 1911).

Nas regiões extratropicais, as plantas sem endodormência abrolham assim que a temperatura ultrapassa um determinado limiar. Nas plantas com gomos endodormentes, na **quebra da dormência**[7], e no início da estação de crescimento vegetativo, além de um relógio interno das próprias plantas – a dormência esbate-se com o tempo –, participam diversos sinais ambientais, sendo o frio o mais importante, complementado ou não pelo comprimento do dia. *Grosso modo*, a temperatura deixa de ser o principal determinante no abrolhamento dos gomos da flora indígena quando a média das mínimas de janeiro ultrapassa os 7-8 °C – a existir a quebra da endodormência, passa a ser controlada pelo fotoperíodo/insolação (Borchert *et al.* 2005).

A modelação matemática da fenologia mostra que a quebra da dormência, o abrolhamento e as datas de floração fora dos trópicos são essencialmente determinados pela temperatura. Numa primeira etapa, as plantas precisam de acumular um número mínimo de horas de frio, variável entre espécies e cultivares, para evitar a abcisão dos gomos e sincronizar o abrolhamento e a floração entre indivíduos e partes de plantas. Por exemplo, as **necessidades em frio** (*chilling requirement*) da macieira atingem as 2000 horas. A falta de frio tem outros impactos; *e.g.*, incremento da dominância apical, inviabilidade do pólen, e perdas acentuadas na qualidade e produção de frutos e sementes. Os sintomas da falta de frio são particularmente exuberantes nas lenhosas temperadas cultivadas a baixas latitudes (com dias pequenos). O frio é mais eficiente no intervalo 2,5-9,1 °C; temperaturas inferiores a 0 °C não têm qualquer efeito, e, se muito altas, intensificam a endodormência (Shaltout & Unrath 1983). A integração do aumento do comprimento do dia incrementa a precisão dos modelos de previsão das datas de abrolhamento das fruteiras lenhosas temperadas (Blümel & Chmielewski 2012).

Com os dias a crescer e satisfeitas as necessidades em frio, os gomos das lenhosas extratropicais entram em ecodormência, *i.e.*, ficam **quiescentes**. O abrolhamento dos gomos ecodormentes passa a depender, em grande medida, da acumulação de calor. A quebra da dormência das árvores e arbustos temperados tem então duas etapas: (i) primeiro precisam de acumular um número mínimo de horas de frio, variável entre espécies e cultivares, para quebrar a endodormência; (ii) em seguida, acumulam calor até ao abrolhamento. As **necessidades em frio** (*chilling requirement*) e as **necessidades em calor** (*heat requirement*) variam de espécie para espécie e entre cultivares. A modelação das datas de abrolhamento e floração tem de envolver, obrigatoriamente, estas duas componentes.

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

Os gomos das lenhosas temperadas cultivadas (*e.g.*, macieira, pereira, pessegueiro e vinha) em condições tropicais entram em paradormência. Os gomos são forçados a abrolhar se as plantas forem desfoliadas (mais poda) logo após a colheita. Com técnica, conseguem-se duas colheitas por ano (comprometendo a longevidade

das plantas). As plantas não desfolhadas podem entrar em endodormência e, dada a falta de frio, eventualmente morrer.

As raízes arrancam mais cedo e adormecem mais tarde do que a parte aérea – têm um repouso vegetativo mais curto. A marcar o final da estação de repouso, as videiras pingam seiva abundante pelas feridas da poda do ano anterior; diz-se que a videira «**chora**» (Figura 220). Embora os gomos estejam imobilizados em ecodormência, o sistema radicular está ativo a bombear a água e nutrientes do solo em direção à canópia que se escapa pelas feridas.

Em média, as angiospérmicas abrolham mais cedo do que as gimnospérmicas, as espécies caducifólias do que as perenifólias, os arbustos do que as árvores, as angiospérmicas de porosidade difusa do que as de porosidade em anel, e as plantas com vasos lenhosos de diâmetro mais pequeno do que as espécies com vasos de maior diâmetro (Panchen *et al.* 2014). Nas espécies extratropicais com gomos florais e foliares, o abrolhamento dos primeiros precede muitas vezes o dos segundos, embora, geralmente, a floração ocorra em simultâneo com o início da emissão de folhas. A amendoeira, o damasqueiro e o pessegueiro começam a florir ainda antes de se observar a expansão de folhas; na macieira, o abrolhamento dos gomos foliares e florais é mais ou menos simultâneo. Na oliveira e nos citrinos, esta abertura é simultânea.

Com a abertura dos gomos, *i.e.*, o **abrolhamento dos gomos**, dá-se o início da atividade dos meristemas axilares e apicais, geralmente não sincrónica com os restantes meristemas da planta (*e.g.*, o câmbio arranca mais cedo). Os gomos incham, o alongamento do esboço de caule afasta as folhas de proteção e o meristema, sempre encapsulado por folhas imaturas, emerge do interior do gomo. Os catafilos destacam-se do caule e tombam no solo, deixando cada um deles uma cicatriz. As cicatrizes dos catafilos agrupam-se num anel (**anel cicatricial**), mais ou menos marcado, por vezes ligeiramente deprimido, muito útil para monitorizar o crescimento dos ramos do ano (Figura 222-C). Estes anéis permitem, em muitas espécies (*e.g.*, Rosaceae lenhosas temperadas), identificar a idade dos ramos não podados – o número de anéis cicatriciais coincide com o número de anos – e determinar a idade das plantas jovens.

A entrada e a quebra da dormência dos gomos são processos envolvidos no ciclo anual de aclimatação das plantas perenes ao correr das estações. A dormência dos gomos evita o abrolhamento dos meristemas em primaveras antecipadas. Ainda assim, são comuns acidentes porque o clima é naturalmente instável neste período do ano.

À medida que os caules se alongam, vão deixando para trás gomos axilares paradormentes. Tanto nas plantas lenhosas como nas herbáceas, a eliminação dos gomos apicais durante a estação de crescimento força o abrolhamento dos gomos paradormentes. Despontam-se, por exemplo, os crisântemos e as perpétuas para obter plantas mais atrativas. O efeito da desponta vai perdendo efeito no final da estação de crescimento porque os gomos transitam gradualmente para um estado de endodormência. Pela mesma razão, os gomos enxertados em junho abrolham (enxertia de gomo pronto), e a partir de agosto já não.



FIGURA 220
Chora da videira. *N.b.*: acumulação de seiva nas feridas da poda. As feridas da poda estão ainda frescas porque, nas regiões atreitas a geada, poda-se muito tarde para atrasar o abrolhamento e salvaguardar as plantas da geada. [Fotografia do autor.]

Crescimento contínuo e crescimento rítmico

Referi, anteriormente, que as regiões equatoriais reúnem as condições necessárias para as plantas lenhosas crescerem continuamente (**crescimento contínuo**) (*e.g.*, coqueiro) ou alternarem períodos de crescimento rápido com períodos de crescimento lento (*e.g.*, noz-moscada [*Myristica fragrans*, Myristicaceae]). O mais das vezes, porém, o **crescimento é rítmico**: (i) com interrupções cíclicas do crescimento à escala do ramo ou de toda a planta sem uma sincronização ambiental, ou (ii) com uma, duas, eventualmente mais, interrupções controladas pela insolação (Quadro 39; Calle *et al.* 2009, Borchert *et al.* 2014, Hallé *et al.* 1978).

Sem querer alongar-me num problema de fisiologia vegetal, a intermitência do crescimento e da floração sem sincronização ambiental em territórios equatoriais, e não só, poderá, em muitos casos, estar relacionada com desequilíbrios cíclicos da relação raiz/canópia, resultantes de uma expansão muito rápida da canópia após a retoma do crescimento, não acompanhada por um crescimento proporcional do sistema radicular, o qual, por sua vez, impõe paragens cíclicas do alongamento dos caules (*vd.* Verheij 2006). O efeito de *sink* (consumo massivo de fotoassimilados) da flor na ântese ou do fruto em fases avançadas da frutificação pode igualmente gerar crescimento rítmico. Esta duas situações caem no conceito de paradormência («Quiescência e dormência dos gomos»). Um caso diferente – e de endodormência – acontece com o cacaueiro que emite lançamentos de *ca.* de 10 folhas de 40 em 40 dias, alternando períodos de crescimento e de dormência endogenamente regulados (Niemenak *et al.* 2010).

Sobretudo nas regiões extratropicais, muitas espécies têm um único período anual de crescimento (*growth flush*, *leaf flush*), como sucede nas lenhosas com caules preformados («Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação»). No entanto, são igualmente frequentes interrupções do alongamento caulinar, *i.e.*, plantas com mais de um surto de crescimento (e os caules mais do que uma unidade de extensão) numa única estação de crescimento.

Por exemplo, o abacateiro tem geralmente dois períodos de crescimento anuais sincronizados pela temperatura e pela secura do solo, produzindo flores no primeiro (Whiley *et al.* 1998). Nas zonas extratropicais, os citrinos evidenciam três surtos de crescimento por ano, produzindo flores apenas no primeiro; em condições tropicais, os períodos de crescimento são variáveis e ocorrem vários ciclos de floração (Ribeiro *et al.* 2006). Muitas árvores, em sequeiro ou irregularmente regadas, interrompem o crescimento quando a água escasseia no solo e retomam-no após chuvadas intensas ou rega, entrando os gomos em ecodormência. Na amendoeira, o alongamento dos caules reativa-se cerca de 2 semanas após a reposição da água no solo, sendo comuns 2-4 períodos de atividade dos meristemas apicais caulinares numa única estação de crescimento, sobretudo quando enxertadas em porta-enxertos vigorosos (*e.g.*, GF-677). Temperaturas muito elevadas (>35 °C) forçam uma interrupção do crescimento, e a formação de catafilos em volta dos meristemas apicais caulinares, em muitas plantas lenhosas extratropicais (Gil-Albert 1995). A taxa de crescimento dos pâmpanos da videira-europeia tem dois picos, um na primavera e outro no final do verão, com uma paradormência (por causas fisiológicas exteriores às gemas) durante o pintor (início da mudança de cor dos bagos), em pleno verão (Palliotti *et al.* 2010). A interrupção do crescimento tem outra causa comum: o início da neoformação de um ramo após o término da expansão da porção preformada; *e.g.*, *Quercus* e *Castanea* (Figura 221).



FIGURA 221
Crescimento rítmico. Castanheiro propagado por semente com um ano de idade. Identificam-se 3 períodos de crescimento e respetivas unidades de extensão: (i) a seta inferior marca uma interrupção do crescimento, provavelmente resultante do alongamento dos entrenós contidos na semente (preformados); (ii) a seta superior assinala os efeitos depressivos da deslocação da planta da estufa para o exterior. [Fotografia do autor.]

A ritmicidade do crescimento durante as estações de crescimento tem um controlo endógeno determinado pela genética e/ou é modulado por fatores ambientais como a temperatura, a secura edáfica e o fotoperíodo. A interrupção do crescimento faz-se geralmente através do abortamento ou de vários tipos de dormência dos meristemas, envolvendo mecanismos fisiológicos mal compreendidos.

Embora os conceitos de crescimento contínuo ou rítmico se refiram, originalmente, ao controlo endógeno do crescimento (Hallé & Martin 1968), a sua separação do efeito do ambiente em climas sazonais é difícil porque envolve medições periódicas, morosas e caras, do crescimento dos caules (e expansão das folhas) em condições controladas, constantes e favoráveis, difíceis de realizar (Barthelemy & Caraglio, 2007). Por outro lado, os resultados são difíceis de generalizar porque variam de espécie para espécie, e a nível intraespecífico.

ALONGAMENTO RAMEAL

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

Noções de unidade de extensão e de vigor

Entende-se por **unidade de extensão** (= **unidade de crescimento**; *unit of extension*) uma porção de caule alongada de forma ininterrupta (Barthélémy & Caraglio 2007). Nos extremos distal e proximal das unidades de extensão observam-se cicatrizes (superficiais) de catafilos, um ou mais entrenós curtos com folhas um pouco mais pequenas e espessas, e variações na textura da casca (nas plantas lenhosas) (Figura 221).

Nas plantas lenhosas debilitadas abrolham poucos gomos e os lançamentos são débeis; nas plantas vigorosas sucede o contrário. O número de meristemas ativados na estação de crescimento e o comprimento dos lançamentos são indicadores do **vigor** de uma planta. Vejamos uma tradução prática com a videira. Nas regiões

favoráveis ao crescimento da videira, as cepas são vigorosas e deixam-se mais gomos na poda – predominam os sistemas de poda longa (poda à vara, ou vara e talão). Nas regiões secas com solos inférteis, as cepas são mais pequenas, os crescimentos anuais reduzidos e deixam-se menos gomos na poda – predomina a poda a talão.

O conceito de vigor é eminentemente agronómico. Aplica-se ao crescimento vegetativo à escala do povoamento, ou da árvore até ao raminho do ano. Menos em flores e frutos. Tem por referência plantas cultivadas em condições sanitárias e edafoclimáticas ideais, ótimas para a produção comercial (otimização que nem sempre coincide com a produtividade medida em biomassa total), de uma dada espécie ou cultivar, num determinado contexto geográfico. O estabelecimento de padrões de acumulação de biomassa de estruturas vegetativas (*e.g.*, diâmetro do tronco e crescimentos do ano nas árvores) e de frutos é uma forma de o objetivar. Na prática, o conceito de vigor é aplicado de forma muito imprecisa.

O início do alongamento rameal

O caule e as folhas recém-expandidos são muito frágeis – quebram ou esmagam-se com facilidade, e necrosam em condições ambientais extremas. A sensibilidade a pragas e doenças é potencialmente elevada porque a cutícula é delgada e a acumulação de metabolitos secundários ainda incipiente. A fase de plântula nas plantas recém-germinadas, e o abrolhamento e os primeiros crescimentos nas perenes são estádios fenológicos de elevado risco. Frequentemente, a rebentação é durante algum tempo protegida com pelos, resinas ou mucilagens que, entre outras funções, detêm os insetos herbívoros e dificultam a aderência de esporos de fungos fitopatogénicos (Figura 42-A). O limbo das folhas jovens tem um elevado albedo e, por torção do pecíolo, não é diretamente exposto à radiação solar para reduzir as perdas de água por transpiração.

A construção das conexões vasculares, dos tecidos mecânicos de resistência e do aparelho fotossintético não está ainda concluída nos caules e folhas recém-expandidos. Por vezes, o crescimento dos rebentos é tão rápido que a sua extremidade fica pendente. Este fenómeno é comum nas florestas equatoriais; tem a vantagem de facilitar a secagem das folhas após a chuva e de reduzir a exposição de tecidos muito sensíveis à luz.

Alongamento monopodial e simpodial

Consoante o comportamento do meristema apical de um eixo caulinar, assim se reconhecem dois **sistemas de alongamento rameal**[8]: monopodial e simpodial (Figura 222). Nos ramos de **alongamento monopodial** (*monopodial growth*), *i.e.*, nos **monopódios**, o meristema apical permanece funcional e o alongamento faz-se pela

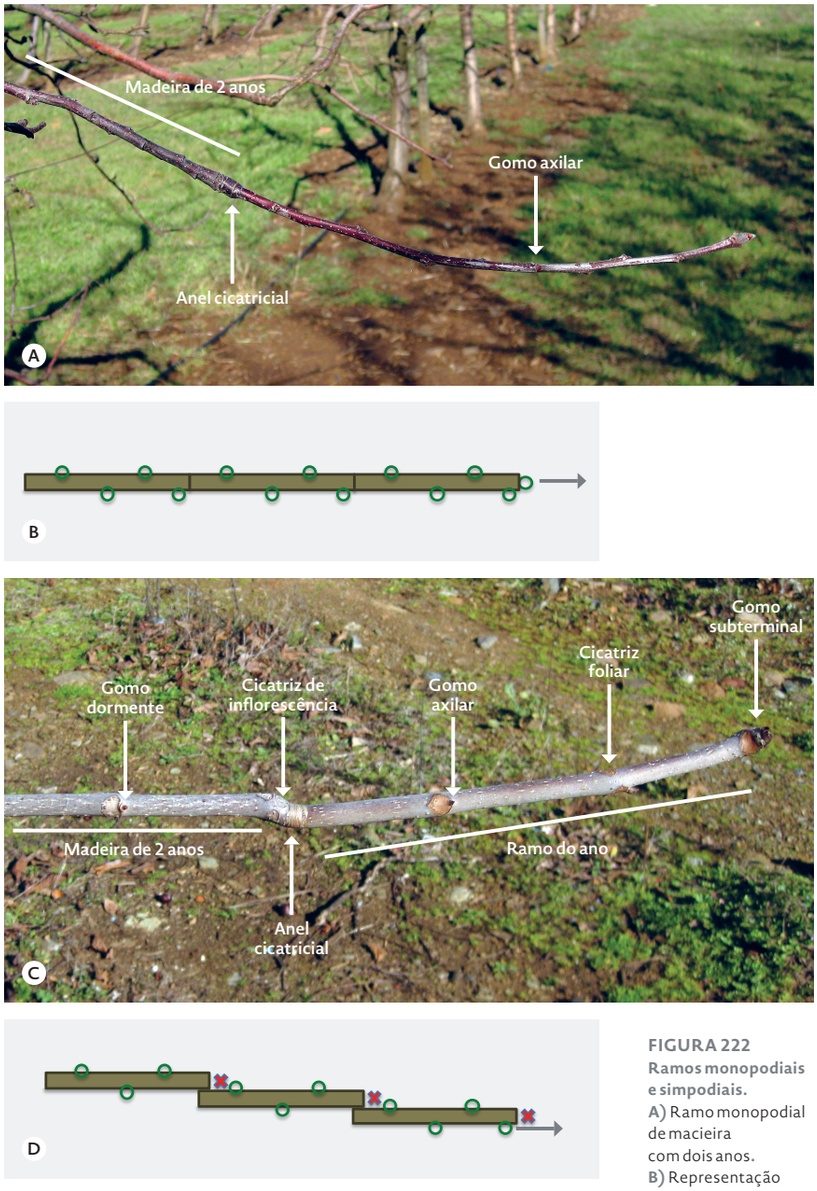


FIGURA 222
Ramos monopodiais e simpodiais.
A) Ramo monopodial de macieira com dois anos.
B) Representação diagramática com 3 unidades de extensão.
C) Ramo simpodial de castanheiro-da-índia com dois caulómeros, neste caso, coincidentes com outras tantas unidades de extensão; *n.b.*: o alongamento fez-se por um gomo axilar e, por esse motivo, identifica-se uma ondulação no contacto entre a madeira do 2.º ano e o ramo do ano.
D) Representação diagramática de um caule simpodial com 3 caulómeros.
[Fotografias e figuras do autor.]

justaposição de unidades de extensão monopodiais. No alongamento **simpodial** (*sympodial growth*), no final do período de crescimento, ou repetidamente durante todo este período, o meristema apical do eixo caulinar aborta ou diferencia-se numa flor, numa gavinha ou num espinho. O alongamento dos ramos é continuado, de forma contínua ou rítmica, por um meristema axilar. Um **simpódio** é constituído pela justaposição de **caulómeros** (= unidade simpodial)[9]. Frequentemente, apresenta um ziguezaguear característico. A nível anatómico, verifica-se uma interrupção na medula no encontro de duas unidades de extensão (Figura 74).

Nas gimnospérmicas prevalece o alongamento monopodial. O alongamento simpodial domina nas angiospérmicas, sobretudo nas monocotiledóneas, e é evolutivamente anterior ao alongamento monopodial (Carlquist 2009). O azevinho (*Ilex aquifolium*, Aquifoliaceae) e a cerejeira são duas angiospérmicas de alongamento monopodial. O alongamento simpodial é fácil de reconhecer na videira-europeia, na aveleira, no damasqueiro,

no castanheiro-da-índia e em numerosas plantas anuais como sejam os ranúnculos (*Ranunculus*, Ranunculaceae) e o tomateiro. As macieiras jovens são monopodiais e as adultas simpodiais (Costes *et al.* 2014). Quando o gomo apical está condensado na extremidade distal do ramo com um grande número de gomos axilares, como acontece nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae), é difícil distinguir monopódios de simpódios.

Na videira-europeia, quase todos os nós têm uma folha e uma gavinha ou uma folha e um cacho, por conseguinte, o fitómero «nó + entrenó» é, geralmente, um caulómero. Na videira-europeia e em muitas outras plantas, o alongamento simpodial coloca as inflorescências numa posição oposta a uma folha (Figura 223). Nas cultivares de tomateiro «tipo selvagem», as mais comuns, o meristema apical de origem embrionária produz 8-12 folhas antes de se extinguir numa inflorescência; na axila da folha oposta à inflorescência parte uma ramificação que produz 1-3 folhas (geralmente 3) e extingue-se numa inflorescência; a planta continua a alongar-se, repetindo caulómeros com 1-3 nós vegetativos e uma inflorescência; o modelo repete-se nas ramificações que emergem a partir dos meristemas axilares das folhas inseridas em nós vegetativos (Lifschitz *et al.* 2014). As leguminosas simpodiais e monopodiais têm, respetivamente, inflorescências terminais ou axilares («Posição das inflorescências nos caules»).

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

Nas plantas lenhosas extratropicais, os macroblastos monopodiais são, geralmente, indeterminados; os caulómeros dos macroblastos simpodiais podem ser determinados (preformados) ou não («Preformação e neoformação. Prefolheação e vernação»). A complicar ainda mais o panorama, os caules simpodiais, as unidades de extensão podem ou não coincidir com os caulómeros. Por exemplo, uma unidade de extensão na videira-europeia e no tomateiro tem muitos caulómeros; nos simpódios de macieiras (com exceções) e de castanheiros-da-índia adultos, todo o crescimento realizado por um ramo numa estação de crescimento é um caulómero (Figura 222-C).

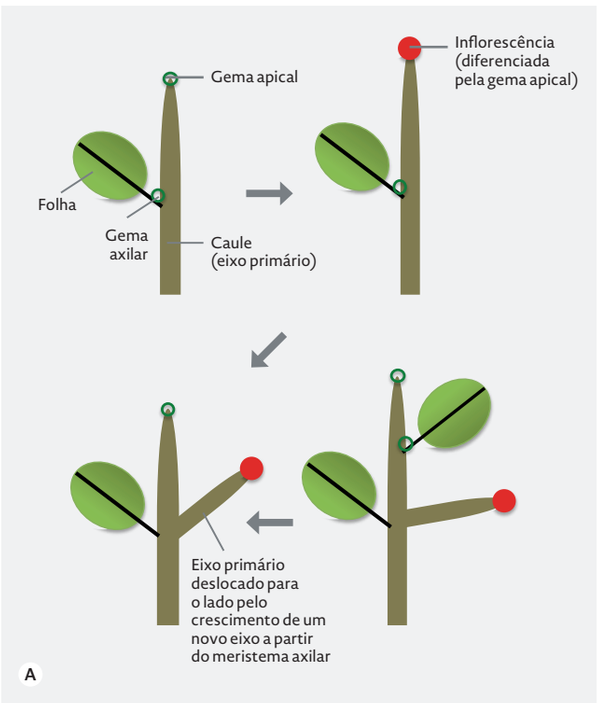




FIGURA 223
Posição das flores num simpódio.
A) Representação esquemática: o meristema apical diferencia-se numa flor, ou numa inflorescência, que acaba por tomar uma posição lateral; *n.b.*: ausência de folha axilante na flor ou inflorescência. **B)** Macroblasto com inflorescências opostas às folhas em videira-europeia; *n.b.*: posição do cacho e da folha. [A) Original inspirado em van Wyk & van Wyk (2006); B) fotografia do autor.]

Intensidade do alongamento

O comprimento atingido por um caule durante uma estação de crescimento depende do comprimento dos entrenós e do número de entrenós produzidos pelo meristema apical. O comprimento dos entrenós – *i.e.*, a **intensidade do alongamento** – varia de espécie para espécie, entre genótipos da mesma espécie, e entre os caules de um mesmo indivíduo. Distinguem-se dois tipos fundamentais de caules: macroblastos e braquiblastos. Os **macroblastos** são caules mais ou menos compridos, frequentemente indeterminados, de entrenós longos; *e.g.*, sarmento, turião e ramos vegetativos da maioria das árvores e arbustos. O alongamento dos caules das palmeiras-rattan (palmeiras trepadeiras tropicais da subfamília Calamoideae) atinge os 6 m/ano com apenas 3-4 entrenós cada um com mais de 2 m (Henderson 2002). Os **braquiblastos**, pelo contrário, são determinados (preformados), têm entrenós curtos, por vezes, indistintos ou quase a olho nu e, se presentes, com folhas dispostas em roseta, *i.e.*, em fascículos, que parecem sair todas do mesmo ponto (Figuras 224 e 225-A).

Muitas das metamorfoses das plantas envolvem o alongamento ou o encurtamento dos entrenós. Estas metamorfoses são recorrentes em diversas linhagens de

plantas com semente, e evolutivamente reversíveis. Os escapos e os estolhos têm entrenós desmesuradamente longos (Figuras 95-A e 97-A). As rosetas de folhas, os bolbos e a flor, a maior de todas as inovações evolutivas das angiospérmicas, implicaram um encurtamento dos entrenós. As gimnospérmicas pináceas dos géneros *Cedrus* (cedros), *Larix* (larícios) e *Pinus* (pinheiros) (Figura 327-D), e algumas angiospérmicas (*e.g.*, *Terminalia catappa*, Combretaceae; Figura 260-G), produzem todas ou a maioria das folhas em braquiblastos. Nos choupos (*Populus*, Salicaceae), nos freixos (*Fraxinus*, Oleaceae), nos bordos (*Acer*, Sapindaceae) e em muitas árvores com frutos de interesse económico – *e.g.*, nogueira-europeia, cerejeira, macieira, pereiras e sorveiras (*Sorbus*, Rosaceae) – coexistem macroblastos e braquiblastos especializados, respetivamente, na produção de gomos folheares e florais.

Os braquiblastos muito curtos e rugosos com gomos florais são designados por **esporões** (Figura 224), um termo de uso corrente em arboricultura («Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). A rugosidade resulta das cicatrizes da inserção dos pecíolos das folhas e dos pedicelos das flores. Nas árvores de fruto, a maioria dos gomos dos esporões é de tipo floral, sendo o alongamento operado por um ou mais gomos folheares. O alongamento dos esporões termina mais cedo do que nos macroblastos; têm, por isso, mais tempo e recursos para diferenciarem flores.

Os esporões podem ser **retos** (*e.g.*, prunoídeas) ou **tortuosos** (*e.g.*, maloídeas) consoante se alonguem por gomos folheares apicais (alongamento monopodial) ou axilares (alongamento simpodial). Nos esporões das pereiras e macieiras, e na *Magnolia x soulangeana* (Magnoliaceae), após a floração, um ou mais entrenós do pequeno caule (braquiblasto florífero), que suporta a inflorescência mais o eixo da inflorescência, engrossam formando uma **bolsa** (Figura 225-B).

Acabei de referir que os esporões das prunoídeas têm um gomo terminal hibernante que lidera o alongamento do esporão durante o período de crescimento. Na axila das folhas dos esporões diferenciam-se os gomos que darão flor no ano seguinte. O processo repete-se um número variável de anos. Na cerejeira chegam a formar-se esporões com mais de 1 m de comprimento.

O alongamento e ramificação dos esporões das pomoídeas é mais complexo (Figura 225-A,B). Na macieira e na pereira, gomos mistos originam um lançamento curto (braquiblasto florífero) com um número apreciável de folhas encimado pela inflorescência. Estas folhas constituem até 60% da superfície foliar total nas cultivares de macieira que frutificam em esporões (Rom & Barritt 1987). Na ântese, ou um pouco depois, surge na axila de uma, eventualmente, duas ou três folhas, um ramo siléptico que garante

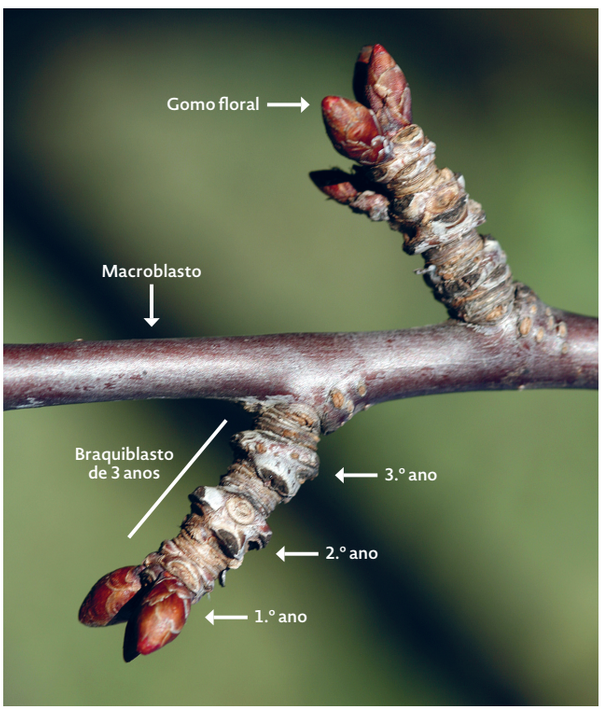


FIGURA 224

FIGURA 224
Intensidade do alongamento. Esporão de 3 anos inserido num macroblasto em cerejeira; *n.b.*: 3 anéis cicatriciais e rugosidade dos braquiblastos. [Fotografia do autor.]

FIGURA 225
Braquiblasto florífero e lançamento da bolsa de pereira na primavera **(A)** e de macieira no inverno **(B)**. Os lançamentos da bolsa são ramos silépticos. *N.b.*: em **A)** que o gomo floral abrolhou antes dos gomos foliares. [Fotografias do autor.]

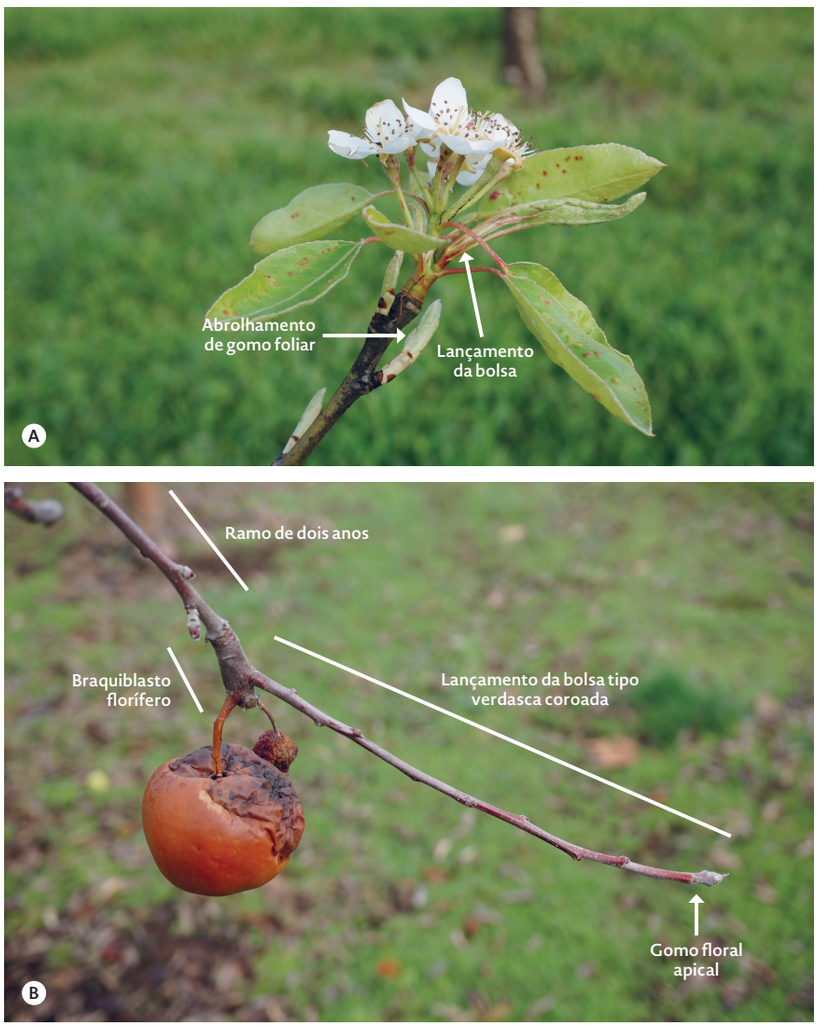


FIGURA 225

a continuidade do esporão. O comprimento dos **lançamentos da bolsa** (*bourse shoots*) é variável, pode resumir-se a um braquiblasto culminado por um gomo misto que continua a ramificação do esporão ou, sobretudo nas macieiras vigorosas ou submetidas a podas violentas, um macroblasto, muitas vezes com um gomo misto na extremidade, diferenciando-se, então, uma verdasca coroada («Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). Na parte distal do braquiblasto florífero gera-se, no final da estação de crescimento, como referi, uma bolsa (Figura 225-B).

RAMIFICAÇÃO DO CAULE

Tipos de ramificação

Todos os nomofilos das angiospérmicas axilam um ou mais meristemas; nas gimnospérmicas, a presença de meristemas axilares não é constante. A **ramificação lateral** (= **ramificação axilar**, *axilar branching*), o **tipo de ramificação** mais frequente entre as plantas com semente, depende destes meristemas. Na maioria dos 'pteridófitos', os meristemas inserem-se obliquamente por debaixo da inserção das folhas. Neste grupo de plantas é pouco apropriado utilizar os conceitos de «meristema axilar» e de «ramificação axilar». Os licófitos (Lycopodiidae) e os ophioglossófitos (Ophioglossidae), dois grupos muito antigos de plantas vasculares, ramificam-se de forma **dicotómica** (= ramificação apical): o meristema apical fende-se e dá origem a dois ramos inicialmente semelhantes entre si. O mesmo processo ocorre nos gametófitos dos 'briófitos'. Pontualmente, dividem-se dicotomicamente as cicas (Cycadaceae), uma família de gimnospérmicas, as palmeiras (Arecaceae) e os pandanos (*Pandanus*, Pandanaceae), dois grupos de angiospérmicas monocotiledóneas.

Nas árvores angiospérmicas ocorre um outro tipo de ramificação quando dois ramos, provenientes de duas gemas apicais ou de uma gema apical e outra subapical, são codominantes. A **ramificação em ramos codominantes** (= bifurcações; *codominant branching*) com ângulos apertados é pouco resistente e tende a formar inclusões de casca (*v.i.*); com ângulos abertos, favorece a formação de copas amplas, em vaso. As árvores jovens, em povoamentos densos, investem na ocupação de espaço, formando um eixo ereto de alongamento rápido do qual irradiam ramificações laterais. Atingida a maturidade, a ramificação em ramos codominantes ganha importância. As árvores domesticadas tendem a fazer esta transição mais cedo.

A ramificação a nível anatómico

Nos caules primários, ou com escasso crescimento secundário, as ramificações são abastecidas por feixes vasculares que divergem diretamente do eixo principal, desenhando traços na região do nó («Estrutura primária do caule») –, a transferência da seiva xilémica dos vasos lenhosos dos eixos para os vasos lenhosos das ramificações faz-se por perfurações. Nos caules com crescimento secundário, os vasos lenhosos de origem cambial dos eixos e das ramificações contactam lateralmente; a seiva movimenta-se entre eles através das pontuações das paredes laterais. Comparativamente, o movimento da seiva xilémica enfrenta mais resistências nas ramificações dos caules com crescimento secundário do que nas ramificações dos caules primários.

O crescimento e a consequente acumulação de massa na canópia suscitam, nas plantas lenhosas, fortes tensões na proximidade do ponto de inserção dos ramos mais próximos da horizontal (ramos patentes e ereto-patentes). Os tecidos lenhosos ficam sujeitos a forças de tração ou de compressão consoante se situem na parte superior, ou inferior, da base dos ramos. O stresse imposto pela gravidade acelera a divisão celular do câmbio vascular e uma sobreprodução de xilema na zona do colo. Este excesso de xilema é designado por **lenho de reação** (*reaction wood*; Figura 226). Nas angiospérmicas, o lenho de reação acumula-se, tendencialmente, na parte





FIGURA 226
Lenho de reação. **A)** Localização do lenho de compressão em *Cedrus atlantica* (Pinaceae, Pinidae). **B)** Lenho de compressão em *Cupressus lusitanica* (Cupressaceae, Cupressidae); *n.b.*: posição descentrada dos anéis. [A) fotografia do autor; B) cortesia de Maria do Sameiro Patrício.]

superior dos ramos – **lenho de tração** – e nas gimnospérmicas na parte inferior – **lenho de compressão**. O lenho de reação também se acumula, obedecendo às mesmas regras, nos troncos inclinados (Figura 84). O lenho de reação diminui a qualidade tecnológica das madeiras, sendo percetível através da observação macroscópica dos ramos, particularmente nas árvores de casca lisa.

O câmbio é constituído por uma delgada e contínua película de células meristemáticas – reveste os eixos e as respetivas ramificações, imediatamente por baixo da casca. O arranque do funcionamento do câmbio no início da estação de crescimento não é simultâneo: a divisão celular principia nas ramificações e só depois se estende aos eixos, onde estas se inserem, em direção ao colo. Por outro lado, o câmbio dos eixos avança sempre um tanto sobre as ramificações porque o engrossamento é mais intenso nos eixos. Inevitavelmente, diferenciam-se pequenas **dobras de câmbio** na **axila das ramificações** (Shigo 1991). Por razões mecânicas, estas dobras engelham nas ramificações mais velhas com o enrugamento da casca (*v.i.*).

O crescimento secundário e a flexão dos ramos pela ação do vento forçam a colisão das cascas dos eixos e das ramificações e a diferenciação de uma **zona de enrugamento** (= **ruga da casca**, *branch bark ridge*) na axila da ramificação (Figura 227). Sobretudo a meia copa, a casca pode-se romper e expor o câmbio, uma porta de entrada perfeita para microrganismos patogénicos. O cancro-do-castanheiro (*Cryphonectria parasitica*) é um dos fungos fitoparasitas que se aproveita desta imperfeição evolutiva para invadir os tecidos vivos dos seus hospedeiros.

A casca enruga-se e com ela o câmbio vascular. A diferenciação «desordenadada» de lenho pelas dobras do câmbio, a formação de lenho de reação e o enrugamento da casca traduzem-se, exteriormente, num inchaço visível a olho nu designado por **colo do ramo** ou **colar** (*branch collar*; Figura 227-A). A identificação do colo do ramo é da maior importância para desramar corretamente grandes ramos (*v.i.*). As desramações feitas imediatamente acima do colo do ramo saram mais rapidamente do que as desramações rentes; se muito afastadas do colo do ramo, há o risco da formação de um cone de dessecação e de um nó solto (Figuras 227-B e 229).

As plantas lenhosas tendem a acumular gomos dormentes e adventícios no colo dos ramos – se uma ramificação é podada ou, por acidente, eliminada acima desta zona, diferenciam-se, frequentemente, ramos a partir destes gomos ou de gomos adventícios produzidos *ad novo* em consequência do trauma (Figura 228). O mesmo acontece no **colo do tronco** nas árvores truncadas. Estes gomos desempenham um importante papel na reparação e na renovação da copa das plantas lenhosas. São aproveitados, em arboricultura, para renovar as **unidades de frutificação** (sistemas de ramos geridos como um todo na poda de frutificação) em alguns sistemas de poda de fruteiras lenhosas (Grisvard 1994). Pelo contrário, se o colo é eliminado numa desrama, a formação de ramos adventícios é dificultada ou mesmo impedida, e as feridas são mais difíceis de conter (*v.i.*).

A estabilidade da conexão eixo-ramificação das plantas lenhosas depende de três componentes expressas a nível anatómico. Retirando a casca na axila das ramificações,



FIGURA 227
Ruga da casca e colo do ramo.
A) Colo do ramo (limites assinalados com setas brancas).
B) Ramo de podado demasiado longe do colo do ramo com a formação de um cone de dessecação que se prolonga para o interior do tronco na forma de nó solto (não visível).
C) Ferida selada; o pequeno coto correspondente ao colar foi incorporado no interior do tronco sob a forma de um nó firme. [Fotografias do autor.]



FIGURA 228
Reparação de feridas e gomos adventícios em *Platanus orientalis* var. *acerifolia* (Platanaceae). Ao centro: lenho de ferida em forma de lábio; formação de ramos epicórmicos a partir de gomos adventícios diferenciados no calo; ferida muito extensa feita com um corte demasiado rente que irá sarar com dificuldade. À esquerda: ramos epicórmicos diferenciados numa ferida mais antiga. [Fotografia do autor.]

constata-se que os lenhos do eixo e das ramificações são tortuosos, interpenetram-se, cravando-se um no outro. Por duas causas maiores: (i) as suprarreferidas dobras do câmbio; (ii) a orientação (no sentido do eixo ou da ramificação) das iniciais do câmbio é muito irregular no encontro dos câmbios do eixo e da ramificação (Slater *et al.* 2014). A segunda componente foi descrita pelo biólogo norte-americano Alex L. Shigo (1985): com o tempo, a base da ramificação fica embebida no interior do eixo, dando origem aos nós da madeira. A inclusão das ramificações forma uma espécie de cunha cónica no interior do eixo, em redor da qual se fixam os anéis de crescimento do eixo (Figura 231). Nas ramificações em ramos codominantes não se diferenciam nem a cunha, nem o colar, com efeitos nefastos na estabilidade dos ramos (Gilman 2003). Finalmente (3.ª componente), na axila das ramificações abundam fibras xilémicas e os elementos de vaso são mais estreitos e curtos, duas características anatómicas que aumentam a densidade e a resistência da madeira à tração.

A resistência das ramificações tem um efeito negativo na eficiência do xilema. A evolução das conexões eixo-ramificação foi condicionada por um *trade-off* evolutivo entre a resistência mecânica e a condutividade hidráulica – as soluções trabalhadas pela evolução são subótimas para ambas.

À medida que os caules engrossam, incorporam no seu lenho a base dos caules de ordem imediatamente superior, estejam eles vivos ou mortos. Estas inclusões surgem na madeira serrada sob a forma de **nós**. Quanto mais nós, menos resistente e mais difícil de trabalhar uma peça de madeira. A inclusão de ramos vivos dá origem a **nós firmes**, com o xilema da ramificação entrelaçado com o xilema do eixo, que não se destacam na madeira serrada (Figura 229-A). Os ramos mortos formam um **cone de dessecação** de tecido necrosado que penetra pelo eixo adentro, dando origem a um **nó solto** (Figura 229-B) (Fabião 2007).

Algumas árvores desramam naturalmente (*e.g.*, pinheiros a densidades suficientemente elevadas), outras não (*e.g.*, ciprestes [*Cupressus*]; Figura 230). A eliminação ativa, por corte, de ramificações, a chamada **desrama**, é uma importante prática silvícola para obter madeiras de qualidade, com nós firmes de pequena dimensão, tanto mais importante quanto menor a intensidade da desrama natural.



FIGURA 230



FIGURA 229

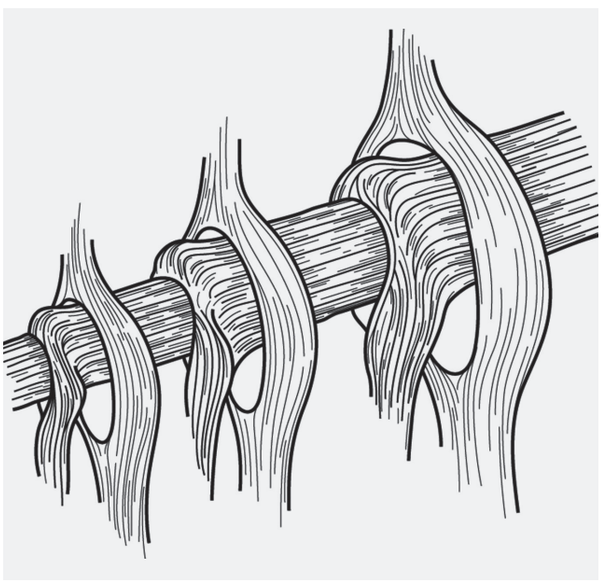


FIGURA 231

FIGURA 229
Nó firme (A) e nó solto (B), respetivamente, em madeira de *Pseudotsuga menziesii* (Pinaceae, Pinidae) e *Cupressus lusitanica* (Cupressaceae, Cupressidae). [Cortesia de Maria do Sameiro Patrício.]

FIGURA 230
Desramação artificial em *Cupressus lusitanica* (Cupressaceae). [Fotografia do autor.]

FIGURA 231
Modelo de conexão eixo-ramificação a nível anatómico de A. Shigo. Representação esquemática. N.*b.*: o diâmetro da parte inclusa da ramificação (cunha) aumenta do centro para a periferia do eixo com a acumulação de anéis de crescimento; o câmbio da ramificação é ativado mais cedo do que o câmbio do eixo, consequentemente, o crescimento secundário do eixo envolve a cunha diferenciando um anel firme em seu redor. [Wikimedia Commons.]

Grau de ramificação

A partir de um eixo principal (*e.g.*, um tronco) formam-se ramos de primeira ordem ou primários; os ramos de segunda ordem ou secundários partem dos ramos de primeira ordem, e assim sucessivamente. O grande polímata renascentista Leonardo da Vinci (1452-1519) descobriu que a soma dos diâmetros, e implicitamente a soma da área em corte transversal, de todos os ramos de uma determinada ordem iguala o diâmetro do tronco (Figura 232). Ou, noutra formulação, o diâmetro de um ramo que se ramifica aproxima-se da soma dos diâmetros das ramificações. A relação encontrada por Leonardo é mais ou menos constante, sobretudo nas 'dicotiledóneas' (Chen *et al.* 2012).

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

A ramificação dos ramos não se multiplica indefinidamente porque a condutividade hidráulica do xilema reduz-se acentuadamente na região onde se inserem os ramos. Os ramos do ano de *Fraxinus excelsior* (Oleaceae), uma árvore comum na Europa temperada, não ultrapassam a 3.ª-5.ª ordem, um valor padrão em muitas árvores temperadas e mediterrânicas em povoamento florestal (Thomas 2016). As árvores isoladas retêm ramos de maior ordem. Esta constatação atesta a importância da «Cladoptose» na conformação da canópia, em particular nas árvores (a condutividade também decresce com a altura).

Nas plantas lenhosas reservam-se as designações **raminho** (*twig*) ou **ramo do ano** para os ramos de última ordem, terminais ou axilares, formados no próprio ano ou no ano anterior (com o abrolhamento por acontecer). O termo **lançamento** é indiferentemente usado para raminhos com algum vigor emitidos em qualquer local da copa, ou mesmo das raízes (Vasconcellos 1968). Os raminhos não atempados ou escassamente **atempados**, i.*e.*, herbáceos, de cor ainda verde (de felogene não ou escassamente funcional ou

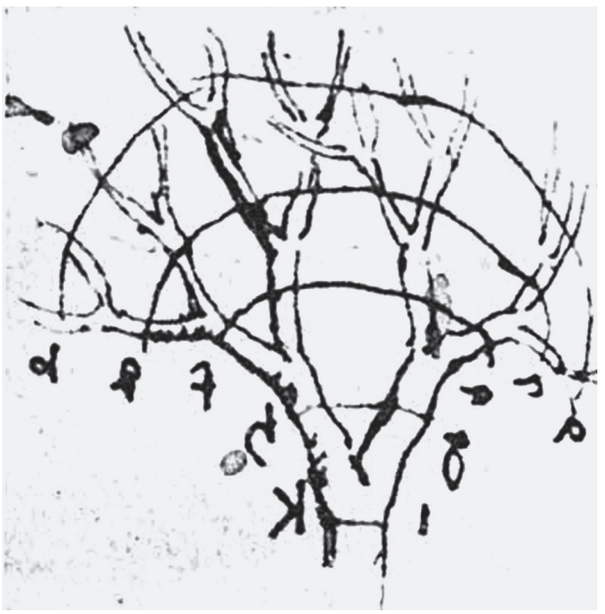


FIGURA 232
Proporção entre os diâmetros dos ramos de diferente ordem. Desenho original de Leonardo da Vinci (*vd.* texto). N.*b.*: o conhecido hábito de da Vinci escrever as letras ao contrário. [Extraído de Chen *et al.* (2012).]

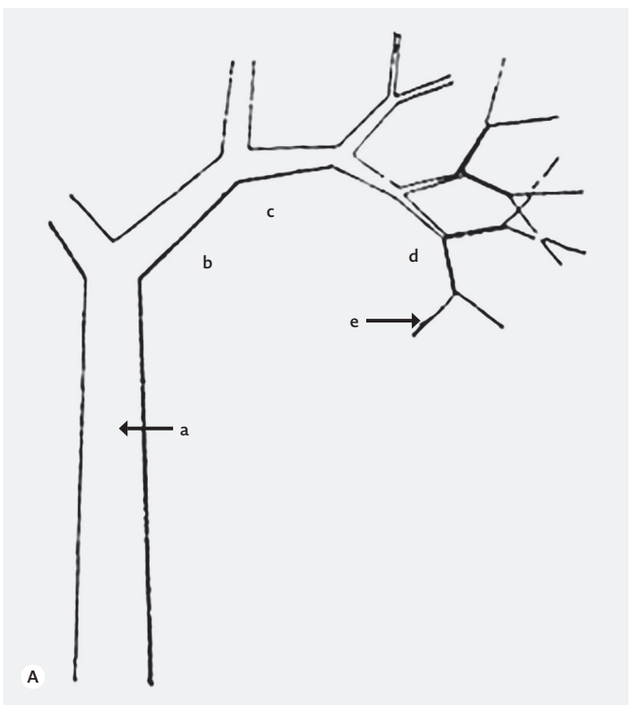




FIGURA 233
Designações correntes das ramificações das árvores.
A) Legenda:
a – tronco
b – pernada
c – braça
d – ramo
e – raminho ou ramo do ano.
B) As mesmas ramificações são legíveis numa *Genista florida* (Fabaceae) de porte arbóreo.
[A) adaptado com modificações de Vasconcellos (1968); B) fotografia do autor.]

recentemente iniciada), são genericamente conhecidos por **rebentos** ou **renovos** (*shoot*). O seu conjunto constitui a **rebentação**[10]. Os renovos da videira-europeia chamam-se **pâmpanos**.

Na Figura 233 está exposta a terminologia corrente em língua portuguesa das ramificações das árvores. O tronco (= **fuste**, na terminologia silvícola) suporta a **copa** ou **canópia** (*canopy*), *i.e.*, a parte aérea ramificada e com folhas. Na prática, o termo **ramo** tem um uso mais impreciso do que o proposto pelo prof. Carvalho e Vasconcellos, embora, tendencialmente, se refira aos caules que não cabem em nenhum dos outros tipos referidos na Figura 233.

Direção, orientação e ângulo de inserção

Os caules, ao contrário das raízes, têm geralmente um geotropismo negativo, *i.e.*, o seu alongamento contraria a gravidade, afastando-os da superfície do solo. Consoante a direção ou direções tomadas em relação ao plano representado pelo solo, os caules são classificados em oito tipos (Quadro 40), indistintamente aplicados a caules herbáceos, lenhosos, pouco ou muito ramificados, e ramos de vária ordem.

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

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

A orientação do crescimento dos ramos em relação à vertical tem dois extremos:

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

Se for necessário esmiuçar a terminologia: ortotrópico (= **ereto**) – ângulo com a vertical nulo; **fastigiado** – ângulo muito agudo; **ereto-patente** – ângulo com cerca de 45 °; plagiotrópico (= **patente**) – ângulo próximo de 90 °; **divaricado** – ângulo muito aberto, > 90°.

A morfologia e a função dos eixos plagiotrópicos e ortotrópicos é geralmente distinta. Os eixos plagiotrópicos são menos juvenis («Juvenilidade. Indução e diferenciação florais») do que os ortotrópicos, por isso tendem a crescer menos (menos vigor), a ramificar-se mais com ramificações inseridas num mesmo plano, a possuir folhas mais pequenas e disticadas, e a produzir mais flores (e frutos). Os eixos ortotrópicos estão envolvidos na ocupação do espaço; os plagiotrópicos estão especializados na fotossíntese e na reprodução.

A orientação dos ramos é da maior relevância na condução das árvores. Por exemplo, na oliveira, os ramos ortotrópicos não produzem fruto, sendo sistematicamente eliminados nos sistemas de poda tradicional. Em arboricultura, existe a preocupação de colher garfos em ramos plagiotrópicos porque induzem entradas mais precoces em frutificação. A torção e dobra de ramos para posições próximas da horizontalidade – conhecida por **empa** – reduz o vigor e a dominância apical, e estimula a frutificação. A ereção dos ramos tem um efeito contrário. O peso dos frutos verga os ramos e favorece, por essa via, a perda de vigor dos ramos e a diferenciação de novas flores. Nos ramos plagiotrópicos, os gomos virados para baixo tendem a lançar ramos próximos da horizontal e os gomos virados para cima ramos mais próximos da vertical, um facto a tomar em consideração na construção do esqueleto das árvores. Os ramos ortotrópicos enraízam mais facilmente por estaca do que os ramos plagiotrópicos, dando origem a plantas mais eretas e vigorosas, com uma arquitetura similar aos indivíduos propagados por semente.





FIGURA 234
Ângulo de inserção. Casca inclusa.
A) Ângulo de inserção agudo de uma pernada em cerejeira. O comprimento desmesurado da ruga da casca evidencia que a sutura do lenho da pernada é imperfeita e frágil, com casca inclusa. **B)** Casca inclusa numa ramificação de inserção aguda em castanheiro; *n.b.*: ramificação na forma de nó firme. [A) fotografia do autor; B) cortesia de Maria do Sameiro Patrício.]

O **ângulo de inserção** das ramificações laterais de um eixo ereto é tendencialmente mais agudo nas ramificações distais do que nas proximais. Na construção da copa das plantas lenhosas, inserções muito agudas de pernadas e braças dão mais tarde origem a zonas de grande fragilidade com **casca inclusa** (Figura 234-B). A estabilidade das inserções agudas é agravada nas ramificações em ramos codominantes. Para evitar acidentes com árvores cultivadas, as pernadas e as braças devem inserir-se nos eixos de ordem imediatamente inferior com ângulos abertos. Para tal, eliminam-se os ramos mais mal inseridos pela poda ou forçam-se as ramificações jovens, de preferência com 1 ano de idade, com talas ou pesos.

Prolepsia e silepsia

O alongamento e a ramificação nas plantas perenes pode ser imediata (**silepsia**) ou protelada no tempo (**prolepsia**) (Figura 236). Os **ramos prolépticos** (*proleptic branches*) das espécies com gomos hibernantes apresentam um anel cicatricial na base; os **ramos silépticos** (*sylleptic branches*), não. As primeiras duas folhas (profilos) dos ramos prolépticos podem ser distintas das seguintes (nomofilos). Geralmente, o primeiro entrenó dos ramos silépticos destaca-se pelo seu comprimento; nos ramos prolépticos, os primeiros entrenós tendem a ser mais curtos do que os restantes (Figuras 235, 236 e 237; Keller 2004). Estes três pormenores têm grande importância prática na interpretação do crescimento e do vigor das árvores.

Nas regiões extratropicais, a ramificação rameal, regra geral, faz-se através de gomos hibernantes. Dominam, portanto, os ramos prolépticos. A ramificação imediata, implicitamente baseada em gomos prontos, é muito frequente nos trópicos e nas plantas não tropicais de famílias de ótimo tropical (*e.g.*, Lauraceae). As netas da videira-europeia são também um caso de silepsia, assim como os lançamentos de bolsa das pomoídeas e os **ramos antecipados** (**antecipadas**) das espécies frutícolas temperadas (Figura 216-A). Como seria de esperar, o primeiro entrenó das netas é francamente maior do que os restantes.

A silepsia é promovida quando o sistema radicular satisfaz em excesso as necessidades da canópia em água e nutrientes. Este desequilíbrio ocorre em árvores sujeitas a podas violentas, perturbação pelo fogo ou pela herbivoria, doença ou acidentes, decrépitas ou beneficiadas por uma súbita oferta de recursos (*e.g.*, luz, água ou nutrientes).

Ramos epicórmicos

Os **ramos epicórmicos** (*epicormic shoots*) são ramos eretos, suberetos ou ascendentes, juvenis, estéreis (sem flores), de entrenós longos e comprimento variável, provenientes de gomos adventícios ou não[11], protegidos



FIGURA 235
Ramos prolépticos *O. europaea* var. *europaea* 'Cobrançosa' de dois anos propagada por estaca. *N.b.*: nas ramificações prolépticas, entrenós de comprimento similar. [Fotografia do autor.]

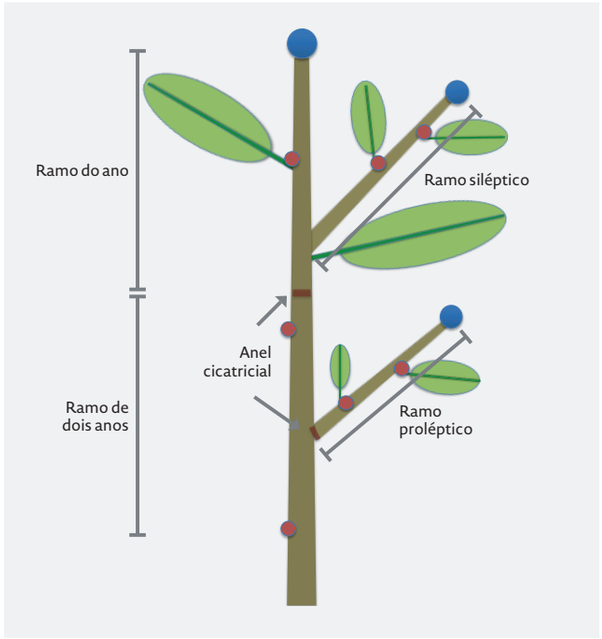


FIGURA 236
Prolepsia *vs.* silepsia. Representação esquemática de uma espécie caducifólia. [Original.]



FIGURA 237
Ramos silépticos Oliveira 'Cobrançosa' de um ano propagada por estaca em estufa. a) Evidências de crescimento rítmico. *N.b.*: identificam-se duas unidades de extensão, uma primaveril (com entrenós curtos e folhas mais escuras) e outra no final do verão-início do outono (entrenós longos e folhas mais claras); a paragem do crescimento deveu-se aos calores de julho-agosto, sendo comprovada por dois entrenós curtos sucedidos por entrenós longos. b) Ramo siléptico. *N.b.*: primeiro nó invulgarmente longo sucedido por entrenós mais curtos. [Fotografia do autor.]

sob a casca. Quanto maior a ordem de um ramo, *i.e.*, quanto mais novo ele for, mais deficientemente é abastecido pelo xilema. Consequentemente, maior a probabilidade de produzir braquiblastos ou macroblastos de pequena dimensão. Por esta razão, os ramos epicórmicos raramente se desenvolvem em ramos superiores à terceira ou quarta ordem. Frequentemente, inserem-se na vizinhança do colo do tronco, na axila das ramificações dos eixos de ordem inferior, em ramos submetidos a stresse (*e.g.*, vergados pelos frutos) ou no rebordo de feridas extensas. Os sistemas de ramos construídos a partir de ramos epicórmicos desenvolvem, frequentemente, o mesmo modelo arquitetural da canópia original – são reiterações (Figura 238) (*v.i.*).

A emissão de ramos epicórmicos é estimulada pelos mesmos fatores que promovem a silepsia. Como refiro em «Tipos de caule (metamorfoses)», a **rebentação epicórmica** (*epicormic sprouting*) abundante após fogo é uma adaptação comum das plantas perenes de ecossistemas terrestres sujeitos a fogos recorrentes (Figura 101). A rebentação epicórmica ocorre também sem uma causa exógena ou endógena evidente (Bell 2008), em particular nas plantas de tendência basítona (*e.g.*, aveleira e oliveira).

O choupo-branco (*Populus alba*, Salicaceae) e o carvalho-negral, e outras espécies, emitem naturalmente um grande número de ramos epicórmicos a partir das raízes de ordem inferior, não sendo, por isso, adequadas como árvore de arruamento. Nos troncos dos choupos-negros (*P. nigra*) e das aveleiras, no colo das oliveiras, nas talhadias, nos xilopódios e nos lenhotubérculos formam-se extensos **complexos epicórmicos** (*epicormic complex*) com uma profusão de **gomos epicórmicos** (*epicormic buds*) e de pontos meristemáticos dormentes (Figura 240; Meier *et al.* 2012). Estes complexos resultam da acumulação de gemas e de pontos meristemáticos axilares através de curtos crescimentos caulinares ou têm origem não meristemática (adventícia) (Meier *et al.* 2012).

Os ramos epicórmicos são uma poderosa *sink* de produtos fotossintéticos gerados noutras partes da

FIGURA 238
Reiterações em castanheiro. A emissão de reiterações deveu-se à decrepitude da árvore. [Fotografia do autor.]



FIGURA 238

FIGURA 239
Talhadia alta ou cabeça de salgueiro em freixo-de-folhas-estreitas (*Fraxinus angustifolia*, Oleaceae). Na frente, árvores podadas no corrente ano. Atrás, árvores sujeitas a talhadia alta e que, entretanto, refizeram a canópia. No NE de Portugal era tradicional um intervalo de sete anos entre podas. [Planalto de Miranda, Portugal; fotografia do autor.]



FIGURA 239

FIGURA 240
Complexo epicórmico em aveleira. [Fotografia do autor.]



FIGURA 240

planta. Se muito possantes retiram vigor às partes mais velhas da copa, sendo, neste caso, designados por **ramos ladrões**, **chupões** ou **mamões**. A aplicação de herbicidas sistémicos a ramos epicórmicos tende a ser pouco eficaz porque são translocados em direção ao ápice do ramo em detrimento dos órgãos subterrâneos. Constatou-se que os fungos que consomem toiças e raízes em decomposição raramente se propagam às pôlas (Bell 2008). A produção de ramos epicórmicos é uma adaptação vantajosa.

Na terminologia florestal, os ramos epicórmicos são designados como pôlas ou rebentões e, consoante a sua proveniência, por **pôlas do colo** ou **pôlas radiculares**[12]. Nas árvores exploradas em talhadia baixa extrai-se, ciclicamente, a biomassa aérea junto ao colo; em resposta, as árvores emitem **pôlas de toiça** (Quadro 54, Figura 312). A **toiça** é a estrutura que sobra da ablação da canópia; inclui o sistema radicular, o colo e uma pequena porção basal de tronco. As árvores conduzidas em **talhadia alta** (= **cabeça de salgueiro**) são decepadas mais acima, ao nível das pernadas ou braças (Figura 239).

Reiteração

A ramificação sequencial de um ramo e a reiteração são fenómenos distintos. Ocorre uma **reiteração** quando um ramo lateral tem um comprimento equivalente ou superior, e repete o modelo de ramificação do ramo que lhe deu origem (Bell 2008). As reiterações são constitutivas na construção da copa do salgueiro-chorão (*Salix x sepulcralis*, Salicaceae) e de muitas árvores tropicais. As plantas arbustivas renovam ou complexificam a canópia com reiterações. As pôlas radiculares de um choupo (*Populus*, Salicaceae), os estolhos do morangueiro ou os filhos das gramíneas são, igualmente, reiterações. Também podem resultar de trauma (**reiterações traumáticas**) ou de uma súbita disponibilidade de nutrientes (**reiterações adaptativas**) (Hallé *et al.* 1978).

À medida que as plantas lenhosas perenes crescem, deixam dormentes ocultos no ritidoma do tronco e ramificações de ordem inferior um grande número de gomos axilares. Ao mesmo tempo, a diferenciação de gemas e de pontos meristemáticos adventícios cresce. Entretanto, por razões de ordem fisiológica, a probabilidade de emissão de ramos epicórmicos a partir destes meristemas aumenta. Consequentemente, as plantas lenhosas, e em particular as árvores, tendem a emitir mais reiterações com a idade (Figura 238).

As reiterações devem ser eliminadas durante a formação do esqueleto das árvores cultivadas. Nas vinhas, pomares e olivais abandonados, as reiterações com origem em ladrões emitidos pelos porta-enxertos dominam e suplantam, frequentemente, a canópia original. A eliminação dos ladrões em viticultura e em olivicultura é uma operação com custos relevantes.

As reiterações são um mecanismo eficiente de renovação da canópia (aproveitando um sistema radicular preexistente), de aumentar a longevidade e de incrementar o sucesso reprodutivo dos indivíduos.

DOMINÂNCIA E CONTROLO APICAIS

Dominância apical

As plantas lenhosas produzem mais meristemas axilares do que os necessários para construir, ou renovar, a canópia e a superfície foliar fotossintética. Se todos os meristemas axilares originassem novos lançamentos, os ramos ensombrar-se-iam uns aos outros, num emaranhado caótico e energeticamente ineficiente de caules e folhas. Consequentemente, a maior parte dos meristemas axilares acaba por nunca ser ativado, aborta ou permanece dormente no interior da copa durante todo o ciclo de vida da planta.

A ativação dos meristemas axilares de um caule é condicionada, em muitas plantas, pela sua proximidade ao meristema apical ou a um meristema axilar subterminal que o substitua. Este fenómeno, conhecido por **dominância apical**, pode ser forte, e suprimir o desenvolvimento de um grande número de gemas, ou fraco, e apenas uma pequena proporção das gemas se manter dormente (Figura 241). A dominância apical é um sinónimo de paradormência («Quiescência e dormência dos gomos»).

Nas plantas perenes, a dominância apical pode exercer-se apenas no ramo do ano ou propagar-se, com variável intensidade, à madeira velha. O prolongamento da dominância apical aos ramos de 2 e 3 anos tem um grande efeito na construção da canópia das plantas lenhosas jovens. A supressão dos meristemas laterais nas partes velhas e profundas da copa já não cabe no conceito de dominância apical.

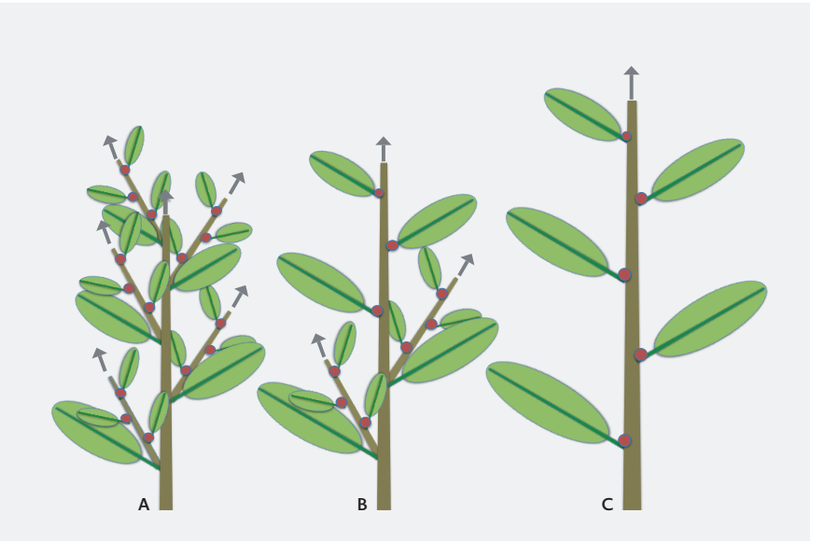


FIGURA 241
Dominância apical (representação esquemática). Dominância crescente de A para C. Seta a cinzento – – crescimento indeterminado. [Original.]

A intensidade da dominância apical depende do genótipo, da idade das plantas, da posição do ramo na copa e da direção desse ramo. Nos ramos ortotrópicos, o meristema apical reprime os vizinhos e concentra em si os recursos da planta. Os lançamentos de um ramo plagiotrópico, além de mais débeis, são mais numerosos. Por conseguinte, o atarraque tem efeitos mais exuberantes nos ramos ortotrópicos do que nos ramos plagiotrópicos. A técnica da empa, anteriormente referida, tem outra consequência: mitiga a dominância apical e, por essa via, estimula o abrolhamento de um maior número de gomos.

A eliminação do gomo apical por poda, parasitismo ou por deficiências nutricionais (*e.g.*, deficiência de boro) estimula o abrolhamento dos gomos laterais imediatamente a ele inferiores (geralmente 3 ou 4). Se a eliminação pela poda é feita na estação de repouso vegetativo, os seus efeitos só são observáveis na estação de crescimento subsequente. Esta prática, designada em arboricultura por **atarraque**, é essencial na poda de frutificação de inverno nas plantas que produzem flores em ramos mistos (*e.g.*, pessegueiro) porque estimula a formação de novos ramos que produzirão frutos no segundo ano («Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). Sobretudo nas espécies basítonas, uma redução acentuada do número de gomos apicais, muito comum em certas deficiências nutricionais (*e.g.*, boro), pode originar uma intensa emissão de ramos ladrões na base da planta.

As árvores transplantadas durante a estação de repouso vegetativo são frequentemente atarracadas para estimular a formação de ramificações sobre as quais construir o esqueleto das árvores. Para acelerar este processo, sobretudo nas prunoídeas conduzidas em vaso, elimina-se o meristema apical do ramo guia (ramo dominante) em maio ou no início de junho (novembro e dezembro no hemisfério Sul), em plena estação de crescimento, para forçar a ramificação com ramos silépticos. Estas antecipadas podem, então, ser usadas para construir as pernadas do vaso, ganhando-se, neste processo, um ano. O corte dos meristemas apicais em verde (com os ramos não atempados) apelida-se de **desponta**.

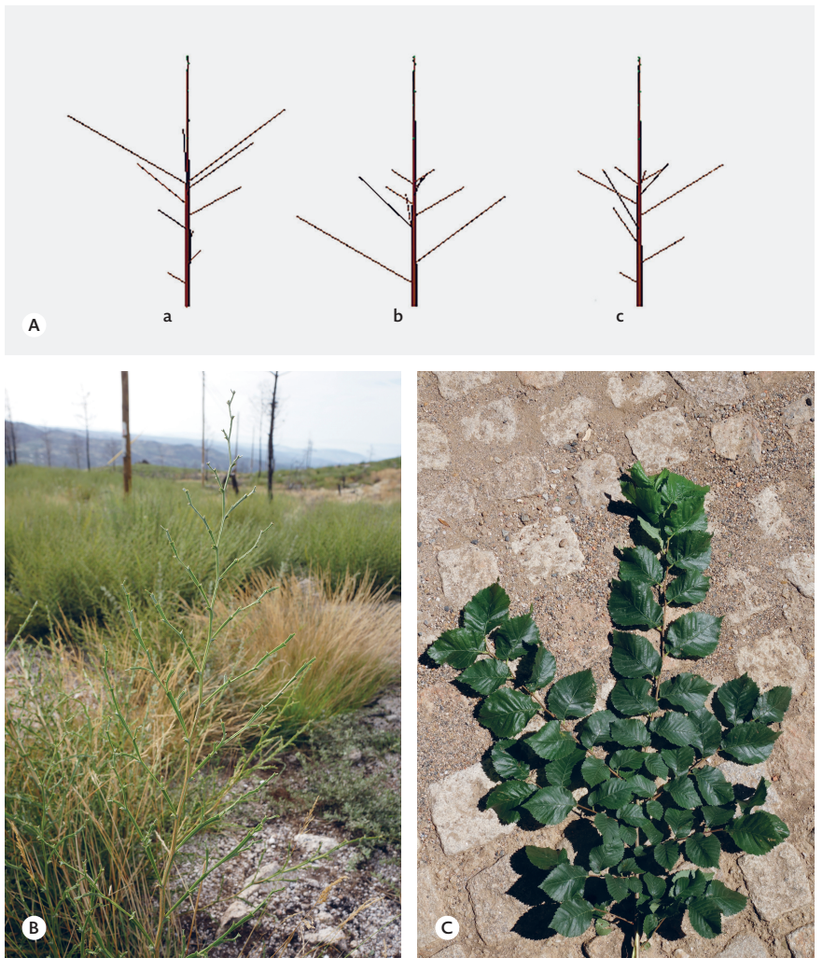


FIGURA 242
Controlo apical à escala do ramo. A) Três tipos de controlo apical (à escala do ramo): a – acrotonia; b – basitonia; c – mesotonia. **B)** Basitonia em *Pterospartum tridentatum* subsp. *lasianthum* (Fabaceae) «carqueja»; *n.b.*: ramificações silépticas. **C)** Acrotonia em ramos prolépticos de *Ulmus minor* (Ulmaceae). [A) figura obtida pelo modelo long Symmetry, longSymmetry.gsz; B-C) fotografias do autor.]

Controlo apical

Os lançamentos dos meristemas axilares podem ser, ou não, mais curtos e débeis do que o lançamento do meristema apical – fala-se neste caso de **controlo apical**. A dominância apical exprime a supressão do abrolhamento; o controlo apical refere-se à regulação do crescimento após o abrolhamento. Ambos os fenómenos têm um forte controlo hormonal, de fisiologia mal conhecida, sendo a auxina o mais importante dos reguladores de crescimento envolvidos (Cline & Harrington 2007).

Os tipos de controlo apical – acrotonia, mesotonia e basitonia – são definidos em função do vigor dos ramos diferenciados a partir de gomos hibernantes ou dormentes, da parte proximal à parte distal numa determinada unidade ou conjunto de unidades de extensão de uma planta lenhosa (Figura 242). Nos caules **acrótonos**, as ramificações distais tendem a ser eretas e alongam-se mais do que as próximas da base. Nos caules **basítonos**, os crescimentos proximais são os mais longos. A **mesotonia** corresponde a uma condição intermédia. Os efeitos de qualquer uma destas condições propagam-se no tempo, sendo legível na arquitetura das plantas adultas. O conceito de controlo apical pode ser generalizado à escala de toda a planta (*vd.* Costes *et al.* 2014).

Interações entre a dominância e o controlo apicais

A interação da dominância apical com o controlo apical condiciona a configuração espacial (**arquitetura**) das plantas lenhosas, e, implicitamente, o seu **hábito**[13]. Na fase de plântula, a dominância e o controlo apical são exercidos por um único meristema. À medida que as estações de

crescimento se sucedem, os meristemas apicais ramos laterais assumem, mais ou menos rapidamente, um papel semelhante ao meristema apical original.

Arbustos

Muitos arbustos, como sejam, na flora europeia, as giestas (*Cytiseae*, Fabaceae), as estevas (*Cistus*, Cistaceae) e as urzes (*Erica*, Ericaceae), combinam uma forte dominância apical com basitonia. Estas plantas têm tendência a ramificar-se com pouca intensidade na extremidade distal (efeitos da dominância apical); a ramificação faz-se, sobretudo, na proximidade do colo (basitonia à escala da planta). As ramificações proximais são ortotrópicas e vigorosas. As ramificações distais são plagiotrópicas, mais débeis, e abortam com frequência ou diferenciam flores. A reiteração através de ramificações basais ortotrópicas retira vigor aos ápices dos ramos e as plantas permanecem com um hábito arbustivo. A reforçar este efeito, em condições naturais, os ramos mais longos são ciclicamente renovados a partir da base em consequência do fogo, herbivoria ou corte.

Outros arbustos seguem uma estratégia distinta: juntam uma dominância apical menos intensa com uma forte basitonia. O resultado são arbustos densos de canópia emaranhada, como se vê em algumas rosáceas e em muitos arbustos tropicais.

Árvores

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

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





FIGURA 243
Controlo apical à escala da árvore.
A) Oliveira jovem com 2 anos, *i.e.*, duas primaveras de crescimento. A oliveira é uma espécie basítona. Para garantir a formação de um eixo na árvore retratada na imagem seria conveniente deprimir o ramo mais longo à esquerda com uma desrama sobre um raminho lateral que aponte para baixo. **B)** Macieira 'Repinaldo' com 3 anos, uma cultivar tradicional portuguesa de elevada acrotonia. Nestas cultivares, o eixo diferencia-se naturalmente. [A) Cortesia de Manuel Ângelo Rodrigues; B) cortesia de Raúl Rodrigues.]

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

A intensidade da acrotonia nas angiospérmicas arbóreas varia com a idade, de espécie para espécie, ou mesmo entre diferentes genótipos da mesma espécie. Comparando os indivíduos jovens de macieira e pereira, duas importantes fruteiras temperadas, constata-se que a macieira tem tendência a formar ramos na parte inferior do eixo, enquanto a pereira se ramifica intensamente na parte mais alta do eixo e define-o mais rapidamente. A macieira é mais basítona (e menos acrótona) à escala da árvore do que a pereira. A poda da pereira é mais exigente do que a da macieira porque é difícil manter copas guarnecidas de ramos na base, região onde é mais fácil e barato colher os frutos.

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

Nas primeiras idades, a copa é esguia com um eixo bem definido, sobretudo nas árvores em povoamento, sujeitas a forte competição pela luz, com os ramos basais deprimidos pela sombra. Em algumas espécies arbóreas, a arquitetura da árvore tem um controlo genético tão apertado que desenvolvem a mesma forma, isoladas ou em povoamento.

À medida que as árvores angiospérmicas envelhecem, a dominância e o controlo apical esbatem-se. As espécies monopodiais em jovens tendem a volver simpodiais (frequentemente, por abortamento dos gomos apicais). As ramificações principais de inserção mais aberta cedem com o peso e expandem-se lateralmente. Os raminhos do ano ramificam-se abundantemente e o padrão de crescimento dos ramos situados na orla da copa aproxima-se do modelo basítono. O número de gomos que abrolham a cada primavera aumenta (até atingir um teto), os raminhos são cada vez mais curtos (e com menos gomos) e a proporção de raminhos plagiotrópicos aumenta.

A produção de flores e frutos intensifica-se retirando vigor às árvores. A proporção de tecidos vivos não fotossintéticos (*e.g.*, câmbio, floema e parênquima lenhoso) por unidade de superfície foliar aumenta, outro fator a contribuir para a perda de vigor das árvores. Nas árvores maduras, a copa toma uma forma arredondada e a altura estabiliza. O eixo primário desvanece-se no interior da canópia, ao mesmo tempo que se desenvolvem pernadas codominantes e se intensifica a desrama natural (cladoptose; Shigo 1991).

Ao contrário do que acontece nas gimnospérmicas, a densidade de ramos do interior da copa das angiospérmicas diminui enquanto a orla permanece densamente revestida de raminhos e de folhas. Ainda assim, a luz penetra, tendencialmente, em maior quantidade no interior da copa das angiospérmicas do que nas gimnospérmicas, com efeitos benéficos na produção de flores e frutos (a produtividade de frutificações e sementes nas gimnospérmicas é muito sensível ao efeito depressivo da densidade). A árvore como que se transforma num sistema tubular de transporte e suporte (constituído pelo tronco, pernadas e braças) que eleva acima do solo uma população de pequenos «arbustos» (sistemas de ramos e raminhos) densamente revestidos de folhas. A cladoptose ganha importância de modo a manter a canópia eficiente.

O abortamento dos gomos apicais não é exclusivo das árvores angiospérmicas adultas. Por exemplo, é fácil de observar na aveleira ou em castanheiros-europeus jovens (Figura 215-A,B). A adoção precoce de um sistema de alongamento simpodial através do abortamento do gomo apical é uma forma evolutivamente simples e rápida de muitas espécies de árvores diluírem os efeitos da dominância apical e desenvolverem copas alargadas. Esta condição é, certamente, vantajosa na maior parte dos ecossistemas florestais, frente às ancestrais copas em flecha que ainda hoje caracterizam muitas gimnospérmicas. A morte determinada de células ou de partes do corpo é muito comum nos processos de desenvolvimento, tanto em plantas como em animais (*e.g.*, apoptose de células animais embrionárias). Frequentemente, a evolução, em vez de trabalhar as características dos órgãos vegetais, limita-se a «aniquilá-las».

Os gomos distais têm, muitas vezes, tendência a não abrolhar ou a abortar nas árvores velhas com raminhos de ordem elevada e distantes do tronco, deficientemente abastecidos pelo xilema, e nas árvores com alterações profundas e recentes na conformação da copa (*e.g.*, por poda, parasitismo ou acidente) ou submetidas a um forte stresse ambiental. Consequentemente, surgem reiterações através de ramos epicórmicos, possantes

e eficientes na competição pelos nutrientes radiculares com os demais ramos da copa. Casos há em que um ou mais ramos epicórmicos constroem novos troncos e novas copas, ganham dominância, e acabam por substituir as partes aéreas mais antigas (e ineficientes) da planta («Reiteração»). Estamos perante um caso extremo de cladoptose (*v.i.*).

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

CLADOPTOSE

Nas primeiras páginas deste volume, defendi que as plantas estão «condenadas» a crescer («Estrutura modular das plantas. Totipotência celular») – a produção de ramos e folhas é uma inevitabilidade. Nas plantas lenhosas, a acumulação de ramos em grande número, ainda que moderado pela dominância apical, aumenta os gastos energéticos (todas as células vivas consomem energia), a resistência à deslocação dos fluidos floémicos e xilémicos, o risco de ensombramento e de lesões mecânicas nas folhas, e o risco de rutura de ramos e pernadas por efeito do próprio peso, do peso da neve ou da ação mecânica do vento. Por conseguinte, a rejeição dos ramos em excesso na copa, eventualmente doentes, e a aquisição evolutiva de mecanismos para esse efeito são potencialmente vantajosas.

A abcisão ativa de ramos chama-se **cladoptose**. À semelhança da abcisão de folhas, de flores abortadas ou de frutos maduros ou sementes, a cladoptose envolve a formação de camadas de tecidos suberosos especializados que cortam as conexões vasculares e provocam a morte dos ramos. A cladoptose é mais intensa em condições de stresse ambiental (*e.g.*, secura extrema). É particularmente vantajosa em ecossistemas com grandes riscos de fogo porque diminui a probabilidade de ocorrência de fogos de copa, através de dois mecanismos: (i) a abcisão de ramos basais afasta a canópia do solo e (ii) a eliminação de ramos secos diminui a sua inflamabilidade (Bond & Keeley 2005).

Num processo distinto da cladoptose, o peso e o vento forçam a queda passiva dos ramos em excesso, selecionando, preferencialmente, ramos ensombrados, doentes ou mal inseridos (os ramos cruzados e sobrepostos são mais resistentes à força do vento e, por isso, passíveis de serem quebrados pelos filetes de ar). As árvores servem-se do vento para limpar as suas copas. A neve tem o mesmo efeito. As ventanias e os temporais podem afinal ter um papel importante na saúde das árvores.

Buck-Sorlin & Bell (1998 cit. Bell 2008) recolheram do solo, durante um ano, sob a copa de uma árvore de *Quercus robur* (Fagaceae), cerca de 37 000 fragmentos (excluindo folhas). As árvores não são eficientes por igual a libertarem-se dos ramos em excesso. O pinheiro-bravo desrama naturalmente, sobretudo em povoamentos densos. A maior parte das angiospérmicas também. Os ciprestes (*Cupressus*, Cupressaceae), não (Figura 230). Para se obterem boas madeiras de *Cupressus*, sem nós soltos, é necessário desramar ciclicamente as árvores.

POSIÇÃO DAS INFLORESCÊNCIAS NOS CAULES

A localização das inflorescências nas plantas tem algum valor taxonómico, e a sua antecipação é um exercício muito útil em agronomia e em ecologia. Por exemplo, é impensável podar sem conhecer, *a priori*, os hábitos de frutificação e a posição das inflorescências. Exploro esta temática separadamente nas plantas lenhosas e nas plantas herbáceas. A classificação proposta é original, não exaustiva, sujeita a revisão.

Posição das inflorescências nas plantas lenhosas

Plantas com pelo menos uma estação de repouso vegetativo anual

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

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

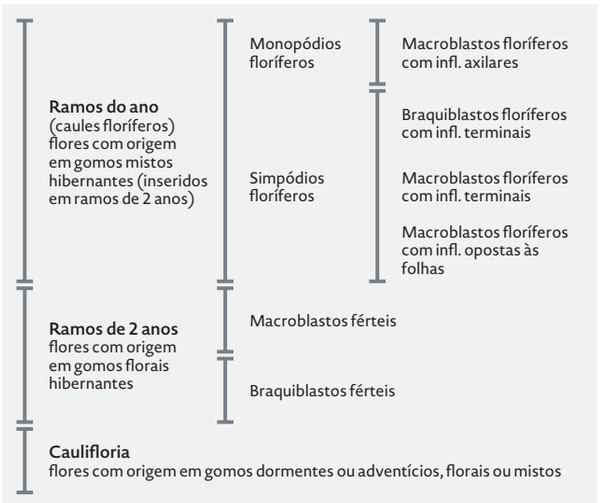


FIGURA 244
Posições mais frequentes das inflorescências nas plantas lenhosas. [Original.]



FIGURA 245

Posição das inflorescências nas plantas lenhosas. Floração em ramos do ano – macroblastos com inflorescências terminais: A) Castanheiro-da-índia (*Aesculus hippocastanum*, Sapindaceae); **D)** representação diagramática. **Floração em ramos do ano – macroblastos com inflorescências axilares: B)** castanheiro (seta indica flores femininas); **C)** diospireiro; **E)** representação. **Floração em ramos de dois anos: F)** oliveira; *n.b.*: macroblasto formado no ano passado com inflorescências axilares e, mais acima, lançamento com gomos florais hibernantes que produzirá flores no próximo ano; **G)** *Cytisus multiflorus* (Fabaceae); **I)** representação. **Caulifloria: H)** cacaueiro; *n.b.*: ramo epicórmico no canto superior esquerdo; **J)** representação. N.*b.*: as fotografias e imagens A-G e I referem-se a caules primaveris; depois do abrolhamento, considera-se que os ramos do ano passam a ter dois anos, os rebentos passam a ser ramos do ano. Seta a cinzento – crescimento indeterminado. [Fotografias e figuras do autor.]

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

Um caule tem 1 ano desde o momento em que é produzido por um meristema apical caulinar até ao abrolhamento no ano seguinte, finda a estação de repouso vegetativo – sendo constituído por uma ou mais unidades de extensão. Um ramo passa a ter 2 anos no momento do abrolhamento dos gomos hibernantes. Esta classificação pode ser generalizada às plantas com dois ou mais repousos vegetativos, associando ao ano um outro critério: o período de crescimento (*e.g.*, primeiro ou segundo).

Na **floração em ramos do ano**, durante o ciclo de crescimento é produzido um **caule florífero**[14] (*flower shoot*) com um número variável de nomofilos e de inflorescências. Há várias formas possíveis de qualificar a floração em ramos do ano; proponho que sejam considerados dois critérios:

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

Os caules floríferos monopodiais são geralmente do tipo macroblasto com **inflorescências laterais** (= axilares)[15]. Os caules floríferos de alongamento simpodial podem ser do tipo macro ou braquiblasto. Os macroblastos e os braquiblastos floríferos simpodiais contêm inflorescências terminais. Nos simpódios com dois ou mais caulómeros emitidos sem interrupções do crescimento, as inflorescências ganham uma posição lateral, frequentemente oposta às folhas. Em resumo, a floração em ramos do ano tem quatro subtipos frequentes:

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

O castanheiro-europeu, os *Quercus*, o diospireiro e o quivi diferenciam macroblastos com inflorescências laterais (Figura 245-B,C,E). Têm macroblastos com inflorescências terminais o castanheiro-da-índia, o bordo-comum (*Acer pseudoplatanus*, Sapindaceae), a hortênsia (*Hydrangea macrophylla*, Hydrangeaceae), a *Catalpa bignonioides* (Bignoniaceae), as roseiras, as framboesas e as amoras (Figuras 245-A,D e 253). As plantas que seguem este modelo de localização das inflorescências florescem e frutificam, tendencialmente, para a tarde. Na pereira e na macieira, as inflorescências têm uma posição terminal em braquiblastos (Figura 225-A). As inflorescências surgem opostas às folhas na videira-europeia – macroblastos com inflorescências opostas às folhas (Figura 223).

A interpretação dos caules floríferos pode ser enganadora nas plantas em que os frutos demoram mais do que um ano a amadurecer (Figura 247).

A **floração em ramos de dois anos**, *i.e.*, em caules diferenciados na estação de crescimento anterior, é muito frequente. Este modelo envolve gomos florais hibernantes apicais ou axilares, sediados em diversos tipos de ramos férteis («Órgãos de frutificação das plantas lenhosas»). Dois subtipos:

- Em **macroblastos** (macroblastos férteis) – estes caules cabem no conceito de ramo misto, verdasca coroada ou chifona (*v.i.*); caso mais frequente; *e.g.*, giestas (*Cytisus*, Fabaceae), oliveira (Figura 245-F,G,I) e pessegueiro;
- Em **braquiblastos** (braquiblastos férteis) – estes braquiblastos são parte integrante de dardos coroados ou de esporões (*v.i.*); tipo comum entre as Rosaceae arbóreas (Figura 224), na nogueira-europeia e no freixo (*Fraxinus*, Oleaceae).



FIGURA 246

FIGURA 246
Posição das inflorescências nas plantas caulirrosuladas. Coqueiro (*Cocus nucifera*, Arecaceae) (Sumbe, Ang). [Fotografia do autor.]



FIGURA 247

FIGURA 247
Frutos de maturação bienal no *Quercus rubra* (Fagaceae). Os *Quercus* florescem em caules floríferos; os frutos de *Quercus* dos subgéneros *Cerris* (*e.g.*, sobreiro) e *Lobatae* (carvalhos-americanos; *red oaks*) demoram cerca de dezoito meses a amadurecer; a sua maturação estende-se por dois ciclos de crescimento. *N.b.*: as bolotas situam-se num ramo de dois anos desprovido de folhas (o *Q. rubra* é caducifólio). [Fotografia do autor.]

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

A diferenciação de flores em caules de três ou mais anos é conhecida por **caulifloria**. As flores têm origem em gomos florais ou mistos dormentes localizados no tronco ou em partes velhas da copa (Figura 245-H, J). É muito frequente nos trópicos, sobretudo em espécies polinizadas ou dispersas por morcegos (Breckle 2002). Presente no cacaueiro, na fruta-pão (*Artocarpus altilis*, Moraceae), na jabuticabeira e na mediterrânica olaia (*Cercis siliquastrum*, Fabaceae).

Muitas espécies que florescem em ramos de dois anos combinam a floração em macroblastos com a floração em braquiblastos; *e.g.*, floração em ramos mistos e esporões na ameixeira-japonesa ou na cerejeira. Menos comum é a produção, numa única estação de crescimento, de inflorescências em ramos de um e dois anos. Assim acontece, porém, nas cultivares de figueira bíferas, *i.e.*, com **figos lampos** (figos de primavera – maio-junho – inseridos em ramos de dois anos) e **figos vindimos** (figos diferenciados solitários ou aos pares em caules floríferos) («Coevolução polinizador animal-planta polinizada»). Nos citrinos ocorre algo semelhante. Os citrinos frutificam em (Figura 248): (i) caules floríferos com várias folhas e uma única flor em posição terminal; (ii) caules floríferos de comprimento variável com várias flores axilares, geralmente encimados por uma flor terminal; (iii) em ramos de dois anos, produzindo cada gomo floral uma ou mais flores (Krajewski & Rabe 1995). Os modelos (i) e (ii) resultam da evolução de gomos mistos, e o modelo (iii) de gomos florais.



FIGURA 248
Posição das inflorescências nos citrinos. A laranjeira-doce retratada na figura produziu flores (ântese em abril-maio) num caule florífero com flores axilares (com origem num gomo misto) e na axila da folha de um ramo de dois anos (a partir de gomos florais). N.b.: estames monadelfos na flor em cima e nectários em forma de disco na base do pistilo [Fotografia do autor.]

Os citrinos e o cajueiro ilustram a complexidade que a posição das inflorescências pode atingir. No cajueiro, forma-se anualmente, com uma curta interrupção, uma sequência de dois macroblastos floríferos com inflorescências terminais. Na Guiné-Bissau, diz-se que o cajueiro tem «dos barriga», *i.e.*, duas épocas de produção de fruto, uma em março-abril e outra em maio-junho. O crescimento vegetativo e a reprodução sexuada desta espécie desenrolam-se na época seca, na Guiné-Bissau, *grosso modo*, de dezembro a maio. O abrolhamento dá-se em dezembro; no final de fevereiro, abrem as flores e a primeira vaga de frutos é colhida dois meses depois. As plantas mais vigorosas emitem, entretanto, um a três caules floríferos silépticos a partir da axila de outras tantas folhas da base da primeira vaga de macroblastos floríferos, que vão florir em março e frutificar em maio-junho (Figura 104-C). Plantações muito densas reduzem a emissão de antecipadas (ramos silépticos), a intensidade do segundo período de frutificação e a produtividade anual. Todavia, com mais luz, as infestantes são mais agressivas.

Plantas sem uma sincronização ambiental do crescimento e da floração

A posição das inflorescências das plantas lenhosas tropicais sem sincronização ambiental precisa do crescimento e da floração; é um tema complexo que apenas posso abordar de forma muito simplificada. Plantas com esta biologia observam-se em três situações distintas: (i) clima equatorial, (ii) habitats sem grandes variações ambientais sazonais (*e.g.*, linhas de água), e (iii) quando plantas exigentes em sinais ambientais (*e.g.*, plantas extratropicais ou de clima tropical monsónico) são transportadas para climas tropicais mais benignos. Repartem-se por dois grandes grupos com base na fisionomia: (i) plantas ramificadas; (ii) plantas caulirrosuladas[16].

As plantas ramificadas de crescimento rítmico (a grande maioria) produzem flores na unidade de extensão em curso (localizada numa posição apical ou axilar), e/ou nas unidades de extensão anteriores (a partir de gomos florais). Recordo que se chama unidade de extensão a uma porção de caule alongada de forma ininterrupta. A caulifloria será uma terceira variante. Esta classificação é análoga à exposta no ponto anterior. A intensidade e a época da floração nestas plantas varia de ano para ano, sendo geralmente difícil de prever em que ramos ocorrerá.

As plantas caulirrosuladas não se ramificam ou fazem-no a partir de ramos epicórmicos de inserção subterrânea ou superficial. Diferenciam um caule mais ou menos longo com uma roseta de folhas na extremidade. A floração pode ser terminal ou axilar. Tomemos como exemplo uma arecácea, o coqueiro (*vd.* Ohler 1999, Leite & Encarnação 2002, Verheij 2006). As palmeiras têm um único caule (com exceções), não ramificado e sem

crescimento secundário; as inflorescências são axilares (Figura 246). Cada coqueiro tem até 30 folhas vivas, com uma duração até 3-3,5 anos, números que variam com a genética e o ambiente. Todas as folhas de coqueiro axilam uma inflorescência, não visível nas folhas mais novas. Os coqueiros vivem em habitats muito estáveis. Emitem, com pequenas variações de ritmo, cerca de uma folha e um cacho/mês. As folhas na base da canópia senescem em igual número, sendo, por isso, o número de folhas/planta mais ou menos constante. As cultivares mais produtivas chegam às 22 folhas e cachos/ano, ou mais. O coqueiro cresce continuamente porque a proporção entre a biomassa da raiz e da canópia é muito estável («Crescimento contínuo e crescimento rítmico»). A inflorescência vai amadurecendo à medida que a folha axilante vai descendo na canópia. A inflorescência irrompe de uma espata (uma grande bráctea que envolve a inflorescência), quando a folha axilante se situa a meio da canópia. 2-3 semanas depois, dá-se a ântese, e desde a ântese até à queda do fruto decorre um ano. À semelhança do coqueiro e de outras palmeiras, a papaieira também é caulirrosulada, todas as folhas axilam flores e, na mesma planta, coexistem frutos de diferentes idades. O crescimento e a floração estão intimamente ligados nestas plantas, consequentemente, pequenos níveis de stresse refletem-se de imediato na produção de flores e frutos.

O ananaseiro é um exemplo de uma planta caulirrosulada com floração terminal. Produzem uma inflorescência terminal quando as folhas são em número suficiente para suster o crescimento das infrutescências. O alongamento prossegue a partir de um meristema axilar, formando-se um simpódio. A bananeira, embora seja uma planta herbácea, segue o mesmo modelo. A sensibilidade ao stresse ambiental destas plantas é menor do que as espécies caulirrosuladas de floração axilar.

Posição das inflorescências nas plantas herbáceas

Quanto à posição das inflorescências, as plantas herbáceas, anuais ou perenes, dividem-se em três tipos: (i) **inflorescências laterais** em caules monopodiais, (ii) **inflorescências terminais** em caules simpodiais e (iii) inflorescências dispersas em caules simpodiais opostas às folhas. No género *Trifolium* (Fabaceae, trevos) coexistem os dois primeiros tipos. O trevo-branco e o trevo-subterrâneo são espécies prostradas de crescimento indeterminado, muito resistentes à herbivoria, com inflorescências laterais. Os trevos de inflorescências terminais são geralmente eretos e sensíveis à pressão de pastoreio (*e.g.*, *T. pratense* e *T. vesiculosum*).

No decurso do ciclo vegetativo das espécies com inflorescências terminais, os meristemas apicais diferenciam-se repetidamente em inflorescências, sendo o crescimento continuado por meristemas axilares, como é próprio do alongamento simpodial. Os tremoceiros (*Lupinus*, Fabaceae; Figura 250) e as gramíneas seguem o mesmo modelo (*v.i.*). O tomateiro, entre outras espécies, têm inflorescências dispersas em caules simpodiais conforme descrevi no ponto «Alongamento rameal». Nas herbáceas simpodiais perenes é característico formarem-se caules curtos e estéreis nos nós basais (inovações, *v.i.*), que retomam o crescimento na estação favorável seguinte, produzindo uma ou mais inflorescências (Figura 249).

Órgãos de frutificação das plantas lenhosas

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

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

Os ramos vegetativos só têm gomos folheares; os ramos férteis, além dos gomos folheares que garantem a sua extensão, têm gomos florais e/ou mistos. Em arboricultura, os caules férteis são genericamente designados por **órgãos de frutificação**. O conceito de **hábito de frutificação** refere-se à forma como as plantas repartem a produção de flores (e de frutos) por diferentes tipos de órgãos de frutificação.

Em arboricultura, há toda uma terminologia de classificação dos ramos baseada na sua origem, morfologia e capacidade de servirem de suporte a flores/frutos, que pode ser generalizada a outras plantas lenhosas, cultivadas ou não. A diversidade de tipos de ramos é máxima nas rosáceas frutícolas que servirão, por isso, de referência nas linhas que se seguem. As descrições referem-se aos ramos durante o repouso vegetativo.



FIGURA 249
Ramos estéreis em *Sedum farinosum* (Crassulaceae), um pequeno caméfito crassifólio endémico da Ilha da Madeira. Consoante as condições ecológicas prevalecentes no próximo ano, poderão ou não diferenciar uma inflorescência na extremidade distal, semelhante à inflorescência visível no canto inferior esquerdo da imagem. [Fotografia do autor.]

Nas rosáceas lenhosas com gomos folheares e florais ou mistos distinguem-se os seguintes tipos de ramos (Figuras 251 e 252):

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

A maioria das rosáceas lenhosas cultivadas pelos seus frutos ou sementes repartem-se tradicionalmente em duas subfamílias: Amygdaloideae (= Prunoideae) e Maloideae (Potter *et al.* 2007), respetivamente conhecidas em agronomia por prunoídeas e pomoídeas (= maloídeas). A floração das prunoídeas faz-se a partir de gomos florais em ramos de dois anos. As pomoídeas são mais complexas. A macieira e a pereira – incido a discussão nestas duas espécies – produzem flores em braquiblastos floríferos (provenientes de gomos mistos). Na prática, a diferenciação de gomos florais *vs.* mistos é irrelevante para a classificação dos órgãos de frutificação. As framboesas e as amoras frutificam em macroblastos floríferos e enquadram-se numa terceira subfamíla – Rosoideae.

Os **dardos** são braquiblastos muito curtos (até 2 cm), mais ou menos perpendiculares ao eixo onde se inserem, com um único gomo hibernante terminal, folhear e aguçado (Figura 251-A). No **dardo coroado,** o gomo terminal

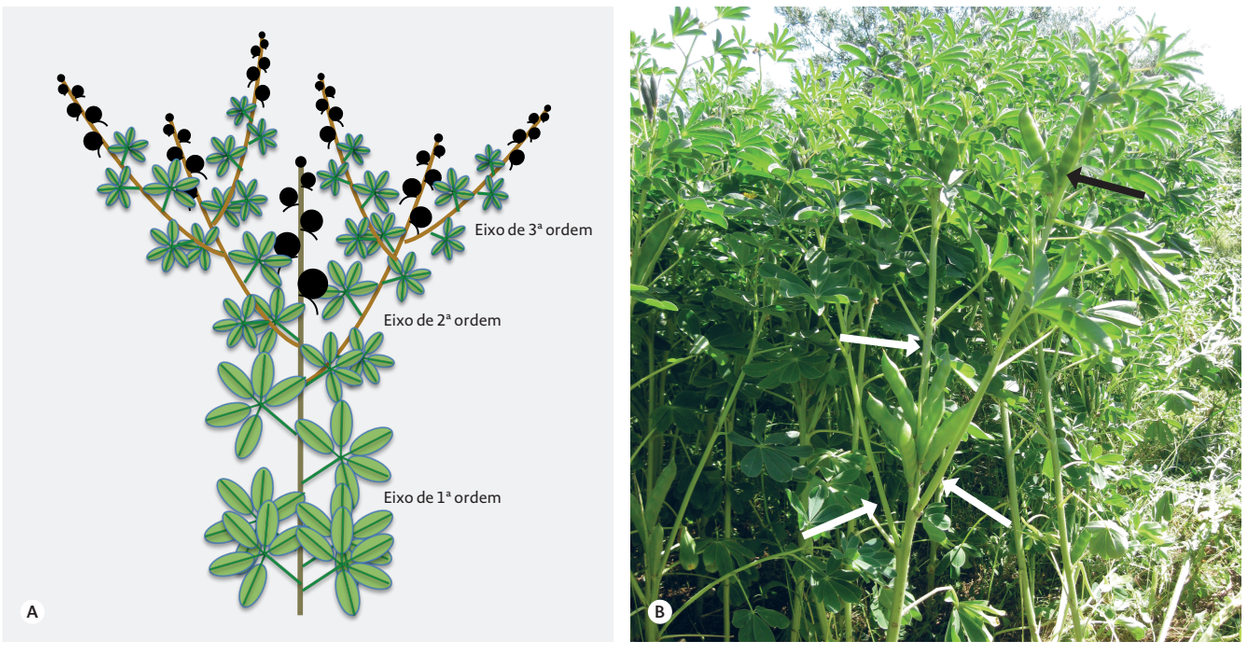


FIGURA 250
Posição das inflorescências nas plantas herbáceas. Os tremoceiros (*Lupinus*, Fabaceae) cultivados são semeados no outono. O inverno é passado sob a forma de roseta. A transição da fase juvenil para a fase adulta depende da exposição a uma combinação de frio (vernalização) e de dias longos, variável com a espécie e a cultivar. As inflorescências são terminais (na extremidade de caulómeros). Em função das condições ambientais, as plantas produzem 2 a 5 séries de reiterações: as setas brancas indicam eixos de 2.ª ordem e a seta vermelha um eixo de terceira ordem. [Esquema e fotografias do autor.]

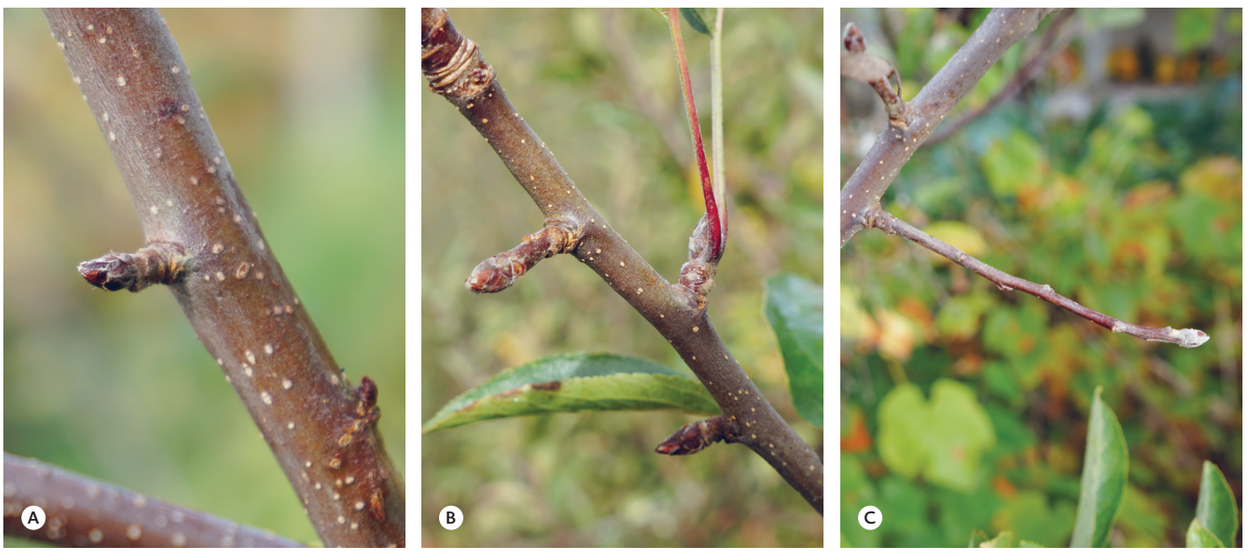


FIGURA 251
Tipologia dos órgãos de frutificação das lenhosas frutícolas: pomoídeas. Em macieira: dardo (A), esporão jovem, não ramificado (B), verdasca coroada (C). [Fotografias do autor.]

é floral/misto. As rosáceas frutícolas diferenciam dardos a partir de gomos axilares em ramos de madeira. Embora possam acumular crescimentos anuais (podem ter mais de um ano) sem diferenciar gomos de flor, geralmente, evoluem num esporão ou numa verdasca no segundo ano. Os dardos são menos frequentes nas prunoídeas: aparecem esporadicamente na cerejeira, nas ameixeiras e no damasqueiro.

Os esporões são braquiblastos com um ou mais gomos, especializados na produção de flores (Figuras 224 e 251-B). Distinguem-se dos dardos coroados por terem mais de 2 cm. Diferenciam-se a partir de dardos, diretamente de gomos folheares situados em ramos de madeira ou, eventualmente, de verdascas. Nas prunoídeas, os **esporões** (*spur*) alongam-se linearmente (**esporões retos**) por gomos folheares apicais, enquanto nas pomoídeas se ramificam continuamente (**esporões tortuosos**; *rosarios de bolsas* em espanhol) através de gomos folheares laterais. Os esporões das prunoídeas são também conhecidos por **ramalhetes de maio**[17]. Frequentemente, convertem-se em dardos ou verdascas nas pomoídeas, e em ramos de madeira ou chifonas nas prunoídeas.

Os **ramos mistos** são macroblastos, relativamente grandes, com diferentes combinações de gomos folheares e florais/mistos. Têm grande expressão nas prunoídeas; menor nas pomoídeas. Nas prunoídeas, terminam num gomo folhear ou abortam na extremidade (Figura 252-A); nas pomoídeas, culminam num gomo misto. Os chamados **ramos coroados** são ramos mistos com apenas um gomo floral de posição terminal. As **verdascas** (brindilas no Brasil) são macroblastos laterais de um ano, relativamente curtos (não mais de 30 cm) e frágeis, com gomos hibernantes folheares axilares, e um gomo hibernante folhear (**verdascas simples**) ou floral (**verdascas coroadas**) no ápice (Figura 251-C). As verdascas são constantes nas pomoídeas; nas prunoídeas aparecem em damasqueiros e nas ameixeiras. Alguns agrónomos de língua portuguesa importaram do francês *chiffonne* o termo **chifona** para designar, nas prunoídeas, ramos semelhantes a verdascas, com gomos axilares florais encimados por um gomo apical foliar, eventualmente acompanhado por gomos foliares laterais na proximidade do ápice (Figura 252-B).

Os hábitos de frutificação são determinantes na escolha dos sistemas de condução e poda. A macieira e a pereira frutificam em dardos coroados, verdascas coroadas, esporões e menos em ramos mistos. A incidência de cada um destes tipos de órgãos de frutificação varia com a cultivar. A dominância de dardos e verdascas coroados coloca a frutificação em madeira nova. As macieiras tipo *spur* frutificam em esporões inseridos em madeira velha, no interior da canópia. O pessegueiro frutifica em ramos mistos; as chifonas são irrelevantes para a produção. A amendoeira frutifica sobretudo em chifonas e esporões, por vezes com a preponderância das primeiras.

As ameixeiras, europeia e japonesa, produzem em abundância esporões e chifonas; os ramos mistos têm menos significado do que no pessegueiro. As cerejeiras e as ginjeiras frutificam em esporões, e menos em chifonas.

As framboesas e as amoras – plantas do género *Rubus* (Rosaceae) – emitem anualmente ramos mistos com gomos folheares e mistos axilares hibernantes, flexíveis



FIGURA 252
Tipologia dos órgãos de frutificação das lenhosas frutícolas: prunoídeas.
A) Ramo misto em amendoeira; no final da estação, depois de colhidos os frutos, sobra um **nó cego** (sem qualquer meristema). **B)** Chifona (muito curta) de cerejeira precedida por vários esporões; *n.b.*: gomo folhear mais estreito na extremidade. [Fotografias do autor.]

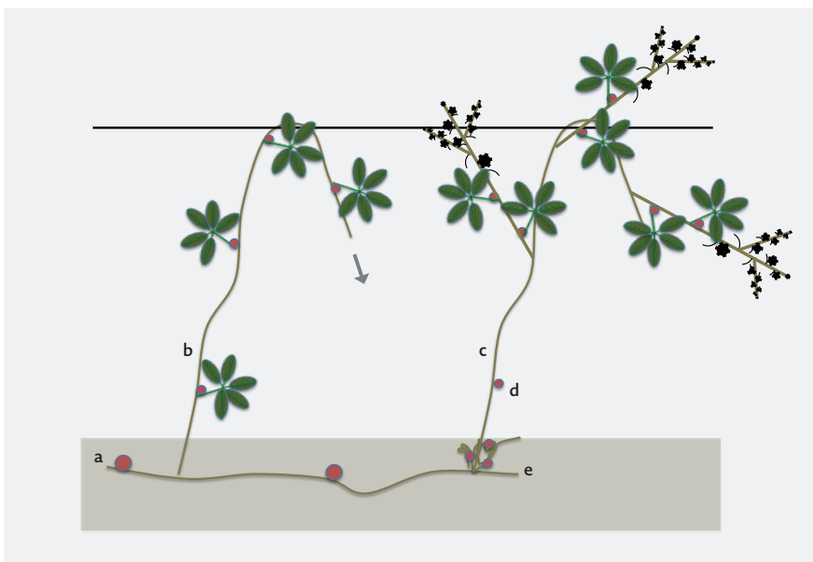


FIGURA 254
Hábito de frutificação da framboesa e das amoras: a – gomo adventício diferenciado numa raiz; b – turião na primavera do 1.º ano oriundo de um gomo adventício; *n.b.*: gomos mistos axilares; c – turião na primavera do 2.º ano, durante o repouso vegetativo será eliminado pela base, *n.b.*: caules floríferos com inflorescências terminais; d – gomo dormente aéreo; e – toiça com gomos dormentes subterrâneos. Seta a cinzento indica crescimento indeterminado. [Original.]

conhecidos por **turiões** (Figura 253). Estes caules têm origem em gemas adventícias diferenciadas nas raízes ou, sobretudo nas plantas mais velhas, em gomos dormentes acumulados numa pequena toiça (Hudson 1959). No ano seguinte, os gomos mistos dão origem a macroblastos floríferos com uma grande inflorescência terminal. A frutificação é renovada anualmente através da eliminação por poda, rente ao solo, dos turiões com dois anos durante o inverno. A videira-europeia, o quivi, o castanheiro-europeu ou o diospireiro têm um hábito de frutificação similar: em ramos mistos com gomos mistos, mas, como vimos anteriormente, a posição das inflorescências varia.

DESENVOLVIMENTO E ARQUITETURA DAS GRAMÍNEAS

As gramíneas atravessam anualmente duas fases de desenvolvimento: (i) fase vegetativa, e (ii) fase reprodutiva. Nas gramíneas anuais, a fase vegetativa principia com a germinação da semente. Nas gramíneas perenes, o início da fase vegetativa dá-se com a germinação da semente ou a ativação de meristemas que permaneceram dormentes durante a estação de repouso vegetativo (demasiado seco ou demasiado frio). Recordo que as gramíneas dispõem de quatro tipos de meristemas na parte aérea: (i) apicais da raiz e do caule, (ii) axilares, (iii) intercalares da folha e (iv) intercalares do caule (Quadro 6).

Durante o período de atividade vegetativa, os meristemas apicais produzem fitómeros (metâmeros vegetativos), encaixados de forma linear (Figura 254). Nas pooídeas, a subfamília que inclui as gramíneas perenes e anuais de outono-inverno dos climas temperados e mediterrânicos, estes entrenós são muito curtos até à diferenciação das inflorescências. Nas restantes subfamílias, nem sempre. A velocidade a que se formam novos fitómeros depende, sobretudo, das características genéticas das plantas e da temperatura. À medida que os meristemas caulinares apicais progridem, deixam para trás agregados de células com capacidade meristemática com a função de alongar as folhas (meristemas intercalares folheares), de alongar os entrenós do caule na fase reprodutiva (meristemas intercalares caulinares) ou de ramificar o caule (meristemas axilares).

Diferenciação e crescimento da folha e do pseudocaule

Numa fase precoce da diferenciação da folha, ainda no âmbito do meristema apical, a capacidade de divisão celular das células folheares fica restringida a um meristema intercalar na base do limbo. Em seguida, no momento em que se diferencia a lígula, este meristema cinde-se em dois **meristemas intercalares da folha**, um localizado na base da bainha e outro na região de contacto da bainha com o limbo, *i.e.*, no colar («Causas da forma da folha»), respetivamente designados por **meristemas intercalares da bainha** e do **limbo** (Esau 1977).

Enquanto os meristemas intercalares do caule estiverem inativos, a maioria do crescimento da folha faz-se em grande medida na base do limbo e as folhas emergem verticais, como pode constar na Figura 254-A. A atividade do meristema intercalar da bainha aumenta com o envelhecimento da folha, empurrando para o exterior o limbo da folha. O crescimento intercalar do limbo cessa, e a dimensão do limbo fixada, com a exposição do colar e da lígula à luz (Langer 1979) (Figura 131). Simultaneamente, as células do colar expandem-se e endurecem, forçam o limbo a dobrar-se na base e estabelece-se o ângulo característico entre a bainha e o limbo (Figura 254). Escondidos no pseudocaule, os meristemas intercalares da bainha mantêm-se funcionais durante

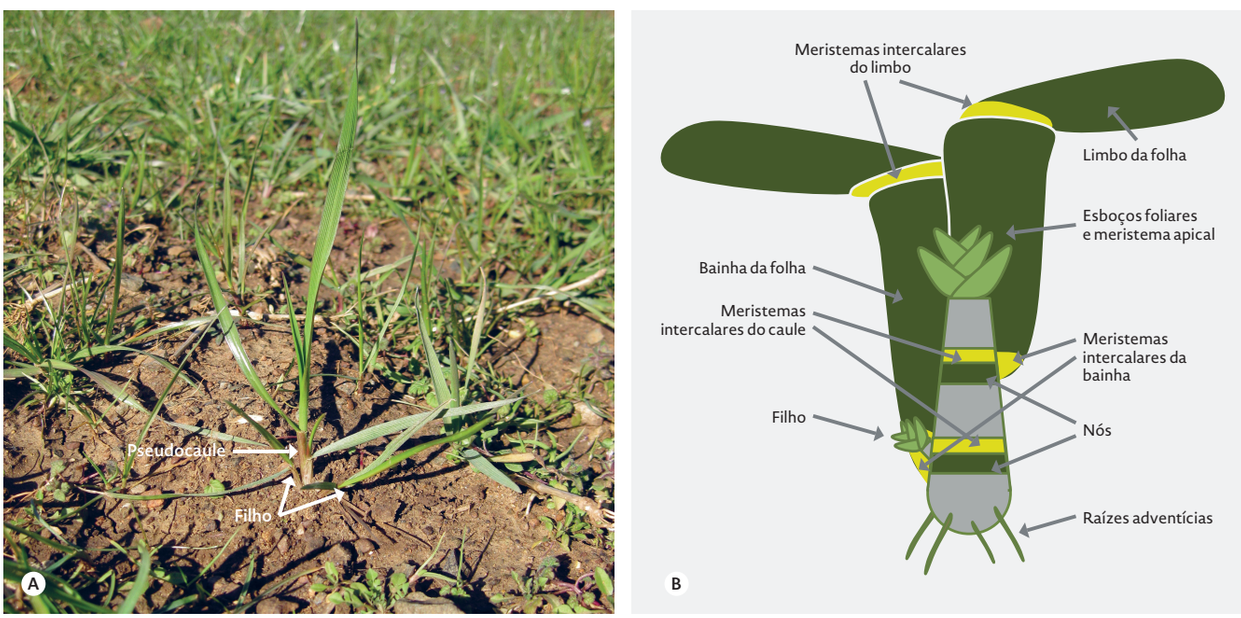


FIGURA 253
Estrutura do corpo das gramíneas na fase vegetativa. Afilhamento. **A)** *Lolium multiflorum* em pleno afilhamento; *n.b.*: o pseudocaule é uma estrutura foliar, e folhas da base com o limbo totalmente expandido, dobradas na região do colo e com a lígula exposta ao exterior. **B)** Representação esquemática das gramíneas durante a fase vegetativa imaginando o afastamento das bainhas. [Fotografia e original do autor.]

mais algum tempo. Muitas gramíneas são capazes de repor, parcialmente, pela ação dos meristemas intercalares folheares, a perda da extremidade do limbo por herbivoria ou corte, quando esta emerge da bainha da folha imediatamente anterior e ainda não expôs ao exterior a lígula. As gramíneas semeadas em relvados e pastagens mantêm esta característica.

Nas gramíneas temperadas e mediterrânicas, durante a fase de crescimento vegetativo, no outono e no inverno, os fitómeros são muito curtos, colapsados uns em cima dos outros. Nesta altura do ano, as folhas apresentam um limbo curto e as bainhas sobrepostas comprimidas num **pseudocaule** (Figura 254-A). Cada pseudocaule esconde, na base, um meristema caulinar que permanece rente ao solo, protegido do frio e/ou da herbivoria, até à primavera.

Afilhamento

Pouco depois da emergência nas espécies anuais e perenes, ou da reativação do crescimento nas gramíneas perenes, são ativados meristemas axilares e produzidos novos caules («Germinação da semente») – apenas um por nó. As ramificações diferenciam-se, numa primeira fase, na axila das folhas mais velhas e, logo em seguida, na axila das folhas das novas ramificações. São **filhos** e **netos**[18] (*tillers*), respetivamente. Nas Poaceae vivazes, nas Cyperaceae e em outras famílias de monocotiledóneas, os filhos designam-se por **inovações** (Figuras 256 e 238). As inovações são reiterações. A ramificação das gramíneas temperadas faz-se, geralmente, em nós rentes ao solo; nos trópicos, é frequente a ramificação estender-se aos nós distais (Figura 255).

Muitas gramíneas, tanto anuais como perenes, e diversas outras monocotiledóneas (*e.g.*, espécies de Cyperaceae e Juncaceae), **afilham** abundantemente, diferenciando novos colmos em grande número, a partir dos meristemas axilares das folhas basais (Figura 254). As inovações crescem protegidas pelas bainhas do caule que lhes deu origem – diz-se que tem um **crescimento intravaginal** (*intravaginal growth*). Nas plantas **cespitosas**, os novos colmos brotam compactados numa pequena **toiça**, próximo da superfície do solo (Figura 256).

O **afilhamento** dos cereais extratropicais de outono-inverno (*e.g.*, trigo-mole, centeio, cevada e aveia) ocorre no final do outono e durante o inverno, a partir do estádio fenológico de 3 folhas. Nas regiões muito frias, o afilhamento tem dois picos, um no outono e outro no final do inverno/início da primavera. A intensidade do afilhamento depende de fatores internos (características genéticas das plantas) ou externos (*e.g.*, temperatura, teor de água do solo, nutrientes e radiação solar). O trigo-mole afilha mais do que o centeio, por isso, em solos de igual fertilidade, a **densidade de sementeira** (número de sementes/ha) do centeio é superior à do trigo-mole. Nos sistemas tradicionais de agricultura, as densidades de sementeira do trigo-mole e do centeio eram semelhantes: o trigo-mole ocupava os melhores solos, as terras menos férteis eram reservadas para o centeio: obtinha-se, assim, como convém, um número de colmos/ha superior nas terras melhores (de trigo) do que nas de pior qualidade (de centeio). A radiação solar tem um efeito muito marcado no afilhamento: quanto maior a quantidade de luz recebida pelas plantas, por exemplo, em resultado de baixas densidades de sementeiras, mais intenso é o afilhamento. Este fenómeno é otimizado, por exemplo, nos modernos sistemas tropicais de produção de arroz (*vd.* Uphoff *et al.* 2011). Nas terras pobres do Norte e Centro de Portugal, quando, por razões climáticas, a sementeira era adiada para a primavera, semeava-se o centeio mais denso porque, sem frio, as cultivares regionais de centeio não afilham.

Rizomas e estolhos

Além do afilhamento, a ramificação das gramíneas pode envolver a formação de estolhos e/ou rizomas. Algumas espécies só produzem estolhos (*e.g.*, *Agrostis* spp.), outras



FIGURA 255
Ramificação reiterada nos nós distais: *Setaria welwitschii*, uma gramínea muito procurada pelos bovinos nos pastos doces sublitorais do CO de Angola. [Fotografia do autor.]

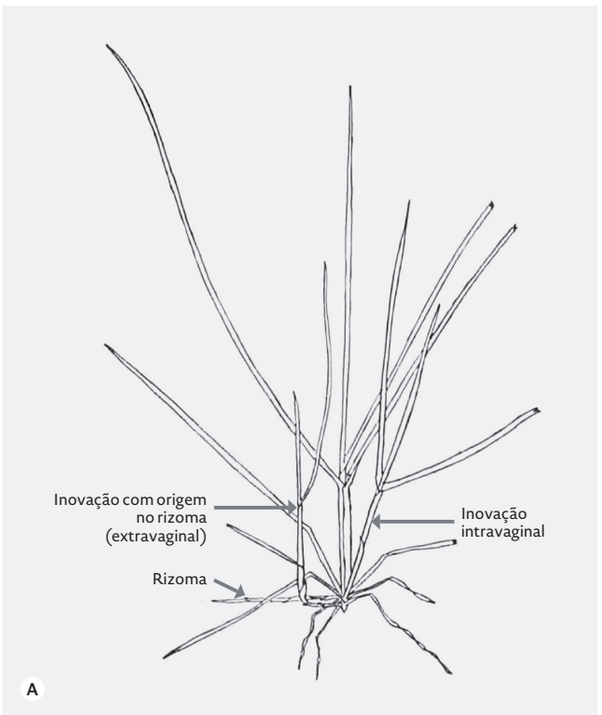


FIGURA 256
Gramíneas perenes cespitosas: *Festuca brigantina*, um endemismo raro e ameaçado do NE de Portugal. [Fotografia do autor.]

apenas rizomas (*e.g.*, *Holcus mollis*) e outras rizomas e estolhos (*e.g.*, *Cynodon dactylon*). A diferenciação destas estruturas nas gramíneas extratropicais é, genericamente, promovida por dias longos.

Em vez de crescerem na vertical como os filhos, os rizomas/estolhos perfuram as bainhas da planta-mãe que envolvem o nó onde se inserem (**crescimento extravaginal**), e estendem-se na horizontal rente ao solo (estolhos) ou enterram-se no solo, enquanto diferenciam abundantes raízes adventícias nos nós. Nos rizomas e estolhos, as folhas estão metamorfoseadas em catafilos com três funções: (i) proteção dos meristemas axilares, (ii) facilitação do avanço dos rizomas/estolhos, primeiro através das bainhas da planta-mãe, e depois no solo (rizomas) ou dos resíduos orgânicos que cobrem o solo (estolhos), (iii) proteção do meristema apical durante o avanço dos rizomas/estolhos (Figura 257). Os catafilos dos estolhos, ao invés dos catafilos dos rizomas, são fotossintéticos.

O avanço dos rizomas/estolhos faz-se através do alongamento intercalar dos nós formados pelo meristema apical. O número e o comprimento dos entrenós varia de espécie para espécie. Caso sejam muito curtos, a gramínea ganha uma fisionomia cespitosa. Os rizomas/estolhos das gramíneas podem ser simpodiais ou monopodiais. Nos rizomas/estolhos simpodiais, os mais frequentes, a extremidade do rizoma/estolho inflete e afasta-se do solo, passa a diferenciar folhas normais e extingue-se num filho – o alongamento é continuado por rizomas/estolhos axilares. Nos rizomas/estolhos monopodiais, os filhos brotam das axilas dos catafilos.



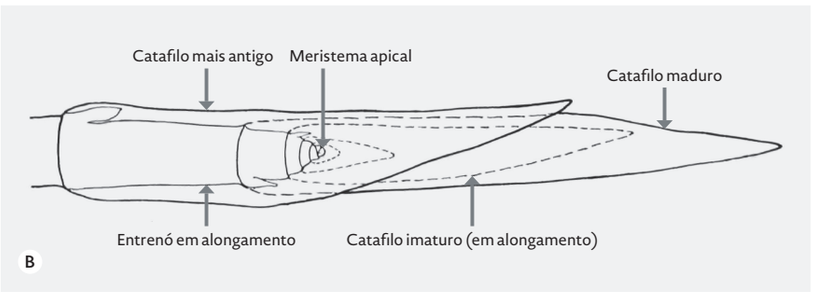


FIGURA 257
Inovações e rizomas em *Poa pratensis*. **A)** Inovações intravaginais e extravaginais. **B)** Crescimento de um rizoma. *N.b.*: os catafilos protegem o meristema apical e perfuram o solo de modo a facilitar o avanço dos rizomas; o rizoma avança ao ser empurrado para diante pelos entrenós em alongamento [Adaptado de Eter (1951).]

Fase reprodutiva

Com a aproximação da fase reprodutiva, o meristema apical das gramíneas toma uma forma alongada e a diferenciação de novas folhas é acelerada. Em dado momento, dá-se a diferenciação floral: o meristema vegetativo converte-se num meristema da inflorescência, deixa de produzir fitómeros, e principia a diferenciação da inflorescência. Simultaneamente, ou pouco depois da diferenciação floral, verifica-se um aumento da eficiência fotossintética e termina o afilhamento. O valor nutritivo das plantas para a alimentação animal começa a descer, descida esta subitamente acentuada com a floração.

A ativação dos meristemas intercalares caulinares situados na base dos entrenós distais e o consequente alongamento do colmo, *i.e.*, o **encanamento**, são posteriores à diferenciação floral. O alongamento dos entrenós caulinares distais «empurra» a inflorescência para cima, através da bainha das folhas. A velocidade do encanamento depende muito da temperatura do ar – as primaveras precoces provocam uma antecipação da floração das gramíneas, o frio tem um efeito contrário. Muitas gramíneas mantêm os entrenós em alongamento envolvidos pela bainha das folhas, graças a uma ação consertada com os meristemas intercalares da bainha. O período final da «subida» do meristema pelo interior da bainha da última folha – a chamada **bandeira** – é exteriormente visível por um inchaço na bainha da última folha. Nos cereais, esta fase no ciclo fenológico é conhecida por **emborrachamento** (Figura 259).

O colmo das gramíneas, geralmente, é maciço no nó e fistuloso no entrenó. A construção de caules ocos consome pouca massa e energia que podem ser investidas num rápido crescimento em altura e na reprodução. Os entrenós fistulosos têm um custo: a fragilidade do colmo. A **acama dos cereais** e das gramíneas pratenses, por exemplo, é um acidente com significado económico em agricultura.

As gramíneas desenvolveram várias soluções para os *trade-offs* relacionados com o caule fistuloso. As bainhas das folhas superiores abraçam com firmeza o caule e aumentam a sua resistência ao stresse axial (dobragem) e ao cisalhamento. Muitas gramíneas frutificam de modo gregário: apoiam-se mutuamente umas nas outras, protegendo os colmos da ação do vento e da chuva, e da força exercida pelo seu próprio peso – a união

faz a força (Figura 298). Os caules fistulosos são sensíveis à flambagem: os nós maciços fazem um reforço transversal do caule e reduzem este risco (Shah *et al.* 2017).

As flores das Poaceae estão organizadas em inflorescências parciais especializadas designadas por espiguetas. As espiguetas formam-se a partir de meristemas, cujas folhas axilantes desapareceram numa fase recuada da evolução das gramíneas. O conhecimento da estrutura das espiguetas é crucial na identificação das gramíneas cultivadas e silvestres.

As gramíneas respondem à herbivoria de forma distinta consoante esta ocorra antes ou depois do encanamento (Figura 258). Antes do encanamento, os meristemas axilares e intercalares situam-se na proximidade do solo, livres da ação do dente do animal. Nestas condições, a planta responde à herbivoria intensificando o afilhamento, e repondo parcialmente a superfície foliar perdida através da produção de mais folhas pelos meristemas apicais e do alongamento intercalar das folhas. Durante o encanamento e a floração, a planta só pode repor partes perdidas pela ativação de meristemas axilares, algo que nem todas as gramíneas são capazes de fazer.

MODELOS ARQUITETURAIS

Os modelos arquiteturais são um tema avançado de morfologia vegetal pelo que são aqui abordados de forma muito breve (mais informação em Hallé *et al.* 1978, Bell 2008, e referências adiante citadas).

A canópia (parte aérea) das plantas é constituída por um sistema hierarquizado de eixos com diferentes características funcionais, anatómicas e morfológicas. Certos eixos têm uma função de reserva e suporte, outros expõem folhas à luz, e outros ainda suportam flores. Cada tipo, por sua vez, tem uma morfologia própria definida, por exemplo, pelo tipo e intensidade de alongamento, pela filotaxia ou, no caso de existirem, pela posição das inflorescências. Por sua vez, estes eixos justapõem-se espacialmente de acordo com regras ontogénicas geneticamente definidas mais ou menos permeáveis ao efeito do ambiente.

A construção da canópia tem, então, um forte controlo genético. Com mais ou menos recursos, em canópias de maior ou menor dimensão, os grandes traços arquiteturais das plantas são constantes, ao nível da espécie, eventualmente ao nível de outras categorias taxonómicas ou mesmo da cultivar nas plantas domesticadas. Como acontece com o sistema radicular, o ambiente atua neste substrato genético e condiciona a forma final da canópia.

Os chamados **modelos arquiteturais** (Figura 260) definem o modo como uma planta constrói a sua forma e a arquitetura daí resultante, são abstrações que representam a estratégia de crescimento da canópia seguida pelas plantas (Barthélémy & Caraglio 2007). A **análise arquitetural das plantas** passa pela identificação e caracterização dos eixos (*e.g.*, tronco, braçadas e braquiblastos) e culmina na identificação de modelos arquiteturais. Consideram-se caracteres tão diversos como a presença (maioria das plantas) ou ausência de ramificações (*e.g.*, palmeiras), o tipo de ramificação (dicotómica *vs.* lateral), se a ramificação está (*e.g.*, *Cytisus*) ou não (*e.g.*, maioria das árvores) restringida à base do tronco, o tipo de alongamento (simpodial *vs.* monopodial), a orientação dos ramos (ortotropia *vs.* plagiotropia), a periodicidade do crescimento (crescimento contínuo *vs.* crescimento rítmico), e a presença ou ausência e a posição das inflorescências (*e.g.*, terminal *vs.* lateral) (Figura 260) (Barthélémy & Caraglio 2007). Os hábitos de frutificação têm-se revelado particularmente difíceis de caracterizar pela falta de modelos apropriados para a sua descrição (Laurens *et al.* 2000).

FIGURA 258
Resposta (crescimento) das gramíneas após perturbação pela herbivoria.
A) Antes do encanamento.
B) Depois do encanamento.
[Original.]

FIGURA 259
Emborrachamento nas gramíneas.
A) Trigo; *n.b.*: bainha da bandeira parcialmente aberta deixando antever a espiga.
B) Representação diagramática; *n.b.*: os cereais produzem mais folhas e entrenós do que os representados na figura. [Fotografia e original do autor.]

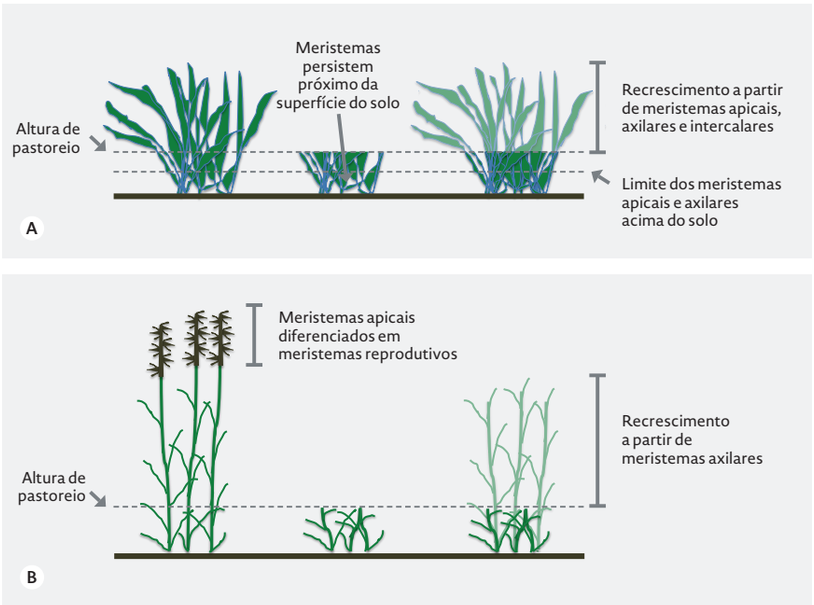


FIGURA 258

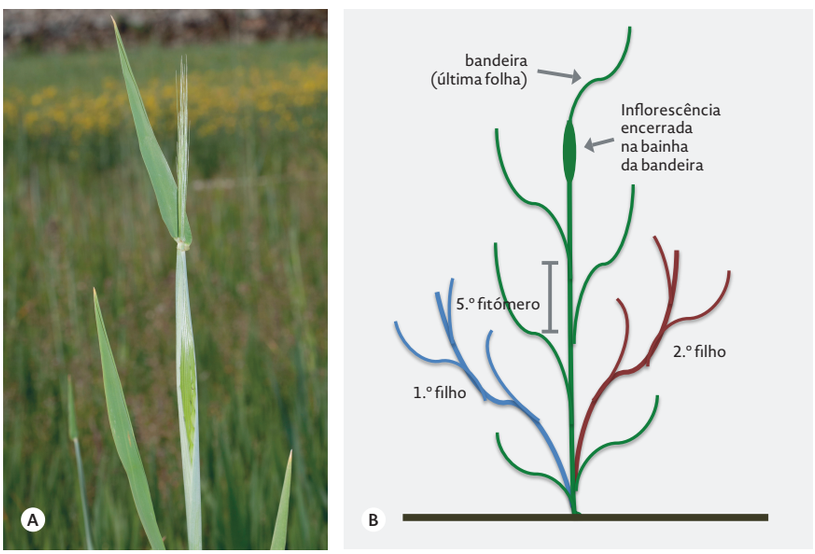


FIGURA 259

Reconhecem-se apenas 23 modelos arquiteturais nas plantas com semente, sejam elas herbáceas ou lenhosas, designados pelo nome de um botânico que tenha contribuído para a sua descrição (Hallé *et al.* 1978). Chomicki *et al.* (2017) acrescentaram mais 12 tipos de modo a acomodar a flora fóssil. A diversidade dos modelos arquiteturais é máxima nos trópicos. Estão descritos casos de plantas que seguem 2-3 modelos até à idade adulta, ou que mudam de modelo em função da exposição à luz.

O modelo arquitetural mais simples – modelo de Holttum – consiste num eixo determinado, encimado por uma inflorescência; *e.g.*, *Agave* (Asparagaceae, Agavoideae) não ramificadas. A grande maioria das palmeiras (Arecaceae) e a papaieira seguem um modelo próximo, com monocaules de crescimento indeterminado (inflorescências laterais), contínuo ou descontínuo – modelo de Corner. A maioria das gramíneas caem no modelo de Tomlinson: plantas monocaules de crescimento determinado, com ramificações basais posteriores interpretáveis como reiterações. A macieira segue o modelo de Rauh e converge com a idade no modelo de Scarrone, mantendo, todavia, características intermédias (Lauri & Laurens 2005) (Figura 260).

Os modelos arquiteturais têm uma utilidade descritiva na perceção das formas das plantas, mas não só. Os modelos arquiteturais estão desigualmente distribuídos pelo globo terrestre, um facto que sugere que algumas arquiteturas são mais vantajosas do que outras em determinados habitats. Por exemplo, os modelos com crescimento rítmico estão associados a climas com estações pronunciadas, e a dominância de ramos ortotrópicos ou ramos plagiotrópicos a ambientes de elevada intensidade luminosa ou sombrios, respetivamente (Chomicki *et al.* 2017).

GENES ANANICANTES E REVOLUÇÃO VERDE. IDEOTIPO

A **Revolução Verde** das décadas de 1960 e 1970 baseou-se na introdução de **genes ananicantes** (*dwarfing genes*) e na alteração da arquitetura de duas das mais importantes plantas cultivadas do planeta: o arroz e o trigo-mole (Ross *et al.* 2005). As raças locais de plantas cultivadas anuais são geralmente folhosas e altas para resistirem à competição pelas infestantes. Os genes ananicantes alocam uma maior proporção dos produtos da fotossíntese na parte reprodutiva (*e.g.*, sementes e frutos) ou em órgãos vegetativos com valor comercial (*e.g.*, tubérculos e raízes tuberosas), em detrimento do corpo vegetativo. Por outras palavras, incrementam o **índice de colheita** (*harvest index*). Consequentemente, as novas cultivares de arroz e trigo-mole eram substancialmente mais pequenas e produtivas do que as cultivares tradicionais. Eram também mais resistentes à acama e, implicitamente, a chuvas torrenciais e a ventos fortes no final do ciclo biológico. Contudo, revelaram-se mais sensíveis à competição por infestantes e consumiam mais nutrientes (as sementes têm relações C/N e C/P muito mais baixas do que a palha). Ao mesmo tempo que eram libertadas cultivares ananicantes para o mercado, os agrónomos e a indústria química desenvolveram novas técnicas agrícolas, em particular nos domínios da fertilização mineral e do uso de herbicidas. Entretanto, o uso de genes que alteram a arquitetura das plantas foi generalizado a outras plantas cultivadas.

Graças à revolução verde, há mais de 50 anos, que a oferta de alimentos pelo sistema alimentar mundial ultrapassa o crescimento da população, um momento único da história da humanidade. O grande mentor da Revolução Verde, o biólogo/agrónomo estadunidense Norman Borlaug (1914-2009) recebeu, em 1970, o Prémio Nobel da Paz em reconhecimento do seu papel na melhoria da segurança alimentar global. A Revolução Verde não está isenta de críticas, sendo a maior de todas elas a dependência absoluta da produção de alimentos atual do consumo de combustíveis fósseis.

A modificação da arquitetura é uma componente essencial nos programas atuais de melhoramento de plantas cultivadas. O investigador australiano Colin M. Donald propôs, na década de 1960, o conceito de **ideotipo** (*ideotype*), um modelo ideal de planta, a perseguir pelos melhoradores de plantas, que combina as características morfológicas e fisiológicas necessárias para uma maior produtividade e qualidade, num determinado contexto edafoclimático e socioeconómico (Donald 1968). De acordo com aquele autor, a componente morfológica do ideotipo do trigo-mole inclui: caule robusto, resistente à acama; escasso afilhamento, para aumentar a alocação de fotossintetizados na parte reprodutiva; folhas mais eretas e, por essa via, mais eficientes na captura e conversão da luz em energia química; menos folhas pequenas porque reduzem a eficiência do uso da água; espiga maior, com maior número de flores (e frutos); presença de arista, para aproveitar o efeito favorável desta estrutura na fotossíntese. Na macieira, entre outras características, procuram-se árvores que frutifiquem em esporões não demasiado longevos, e que produzam apenas um fruto por inflorescência (Lauri & Laurens 2005).

O aumento do teor de CO_2 atmosférico vai alterar os ideotipos perseguidos pelos melhoradores. Com mais CO_2, as plantas não precisam de tantas folhas para fixar a mesma quantidade de carbono. Genótipos com menos folhas (menor superfície foliar por unidade de área de solo) transpiram menos água, investem menos em raízes e podem divergir o carbono fixado nas folhas para a produção de frutos e sementes, com ganhos de produtividade (Srinivasan *et al.* 2016).

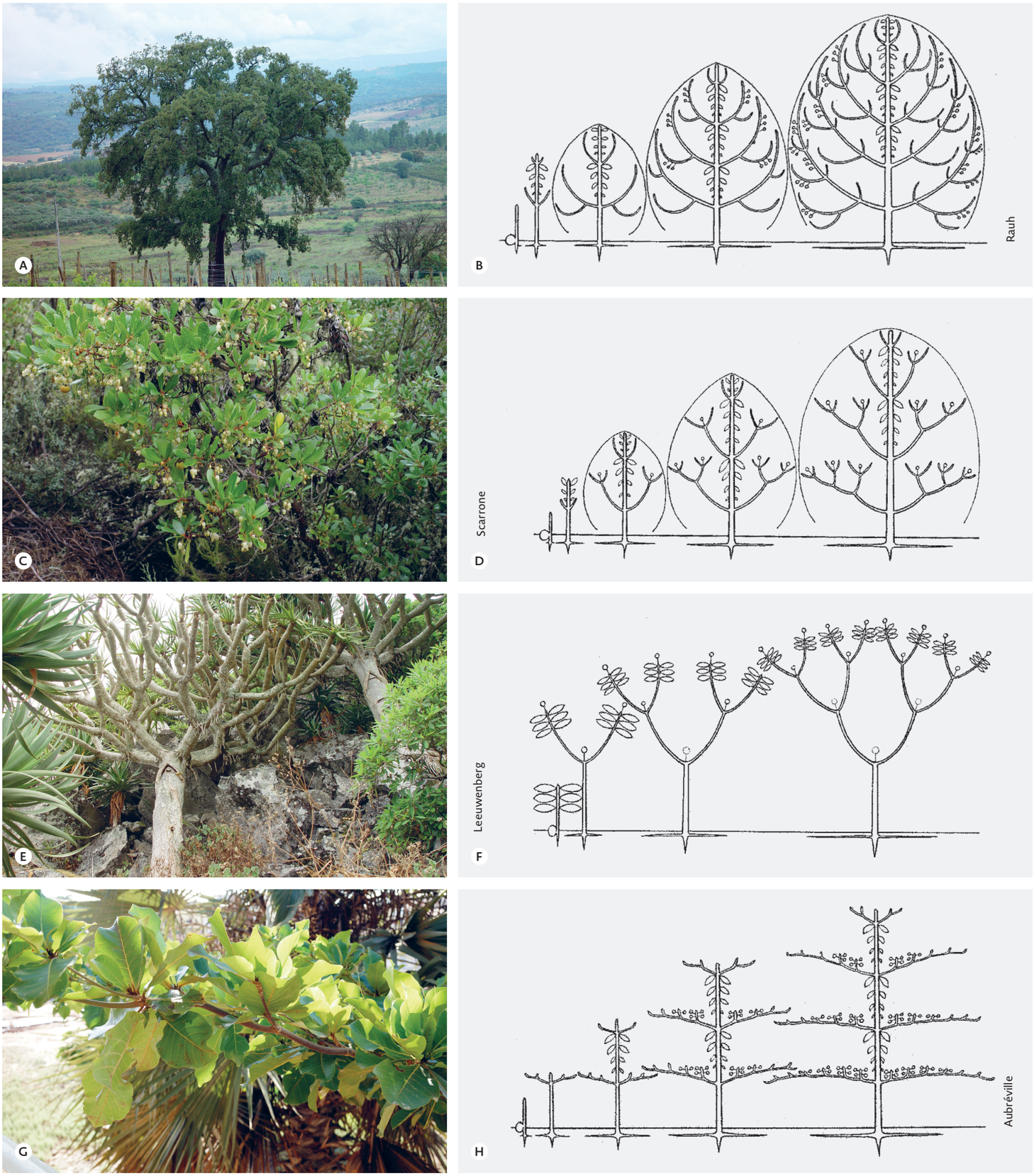


FIGURA 260

Modelos arquiteturais. A, B) Modelo de Rauh em *Quercus suber* (Fagaceae) – todos os eixos são monopodiais, ortotrópicos e de crescimento rítmico; as inflorescências inseridas lateralmente; muitas árvores e arbustos holárticos seguem este modelo, embora com a idade possam vir a convergir no modelo de Scarrone; *e.g.*, *Erica arborea* (Ericaceae), cerejeira, mangueira, *Tilia* (Malvaceae, Tilioideae), *Fraxinus* (Oleaceae), *Quercus* e *Pinus* (Pinaceae). **C, D)** Modelo de Scarrone em *Arbutus unedo* (Ericaceae) – eixo principal monopodial e eixos laterais simpodiais, todos eles ortotrópicos e de crescimento rítmico, e sexualidade na extremidade dos ramos; *e.g.*, *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae), macieira e muitas plantas anuais da flora europeia. **E, F)** Modelo de Leeuwenberg em *Dracaena draco* (Asparagaceae, Nolinoideae) – eixos simpodiais e ortotrópicos; *e.g.*, mandioca. **G, H)** Modelo de Aubréville, pormenor de um ramo lateral plagiotrópico de *Terminalia catappa* (Combretaceae) (Sumbe, Angola) – modelo exclusivamente (?) tropical, de tronco monopodial e crescimento rítmico; perto do final de cada ciclo de crescimento são produzidos na extremidade do eixo primário ramos laterais plagiotrópicos de alongamento simpodial; no final do crescimento, as unidades de extensão plagiotrópicas volvem eretas (ortotrópicas), produzem entrenós curtos (braquiblastos) e diferenciam inflorescências axilares; nas estações de crescimento seguintes, os ramos horizontais continuam a alongar-se simpodialmente; os braquiblastos persistem produzindo entrenós curtos e inflorescências. [Fotografias do autor; representações esquemáticas de Hallé *et al.* (1978).]

3. FENOLOGIA

CICLO FENOLÓGICO. UTILIDADE DA FENOLOGIA

A **fenologia** tem por objeto a variação espacial e temporal da ocorrência de fenómenos biológicos recorrentes (*e.g.*, abrolhamento dos gomos, floração, frutificação, quedas das folhas, migração das aves ou eclosão de ovos de insetos) em função do clima e das condições ambientais. O chamado **ciclo fenológico** é entendido como uma sequência de **estádios fenológicos** (= estádios de desenvolvimento fenológico, *development stages*)[19/20]. Nas plantas anuais, estende-se da germinação da semente até à colheita ou senescência da planta. O estudo do ciclo fenológico nas plantas perenes pode incluir todo o ciclo de vida (da germinação da semente à morte da planta), um ou mais **ciclos de crescimentos**[21] (= **ciclo vegetativo**), ou parte destes, por exemplo do início da atividade vegetativa até à colheita. Nas regiões extratropicais e nas regiões tropicais com uma estação seca clara e prolongada, ocorre, por ano, uma única estação de crescimento com um ou mais períodos de crescimento («Repouso e crescimento vegetativos das plantas perenes»).

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

Nas árvores e arbustos extratropicais, os estádios fenológicos são tradicionalmente seguidos, consoante os hábitos de frutificação, nos gomos florais (*e.g.*, rosáceas de fruto) ou nos gomos mistos (*e.g.*, videira-europeia e castanheiro-europeu) e, depois do abrolhamento, nas estruturas por estes originadas. Tomemos como exemplo a clássica escala fenológica da macieira de Fleckinger (1948) (Figura 261), usada, com modificações, até à década de 1990 na maioria das lenhosas frutícolas. O intumescimento dos gomos florais marca o início do período de atividade vegetativa (os gomos foliares são um pouco mais tardios): os gomos incham, os catafilos separam-se e acabam por se destacar com a emergência das flores. Na extremidade dos gomos começam por se identificar os pelos que protegem os componentes da gema (estádio de ponta cinza), e logo a seguir evidências dos botões e dos nomofilos que rodeiam a inflorescência (ponta verde). Quando as pétalas irrompem o botão, atinge-se o estádio de ponta rosa. Na ântese (= floração), a flor abre-se ao exterior: dá-se uma deflexão das sépalas e das pétalas e os órgãos sexuais são expostos aos agentes polinizadores. Durante a ântese, ocorrem a deiscência das anteras, a polinização, a fecundação e o início da formação do fruto e da semente. A deiscência das anteras pode anteceder, ser simultânea, ou suceder a polinização; a ordem das restantes etapas da ântese é constante. A floração pode-se estender por mais de 15 dias. A plena floração é atingida quando 50% das flores atingiram a ântese. Finda a floração, as pétalas destacam-se da flor e caem ao solo.

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

Numerosos estudos regionais mostram que a fenologia das plantas responde às alterações climáticas. As alterações climáticas estão a modificar severamente a fenologia das plantas à escala global – Buitenwerf (2015) mostrou uma antecipação da data da emergência das primeiras folhas em 54% da superfície terrestre, entre 1981 e 2012. As alterações fenológicas, por sua vez, afetam as trocas de energia entre a superfície terrestre e a atmosfera, condicionam a produtividade

primária, e ameaçam espécies com ciclos de vida sincronizados com as plantas (*e.g.*, insetos polinizadores e aves nidificantes).

ESCALAS FENOLÓGICAS

No estudo da fenologia das plantas são usados protocolos padronizados com códigos dos estádios (ou estados) fenológicos (escalas fenológicas) acompanhados por desenhos demonstrativos. Estes protocolos, e os estádios fenológicos neles reconhecidos, variam consoante a espécie e os objectivos dos estudos (*e.g.*, flutuações climáticas ou avisos de tratamentos fitossanitários).

As escalas de Fleckinger (1948) para a macieira, de Baggiolini (1952) para a videira-europeia e a de Zadoks *et al.* (1974) para os cereais são as escalas fenológicas mais conhecidas no setor agronómico. Têm o inconveniente de se aplicarem a uma única espécie, ou espécies de fenologia similar, e de não serem, por isso, comparáveis. Por outro lado, as escalas de Fleckinger e Baggiolini apenas consideram o desenvolvimento dos gomos florais ou mistos, das inflorescências e das flores – excluem a fenologia vegetativa. A escala fenológica da BBCH (acrónimo de *Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt and CHemical Industry*) (Meier 2001) é a tentativa mais bem-sucedida de normalização dos estádios fenológicos das plantas com flor. Foi desenvolvida para um alargado leque de espécies cultivadas a partir da escala de Zadoks (Meier *et al.* 2009). Pode ser generalizada a espécies sem escalas publicadas, cultivadas ou não. Nos últimos anos, a escala do BBCH foi amplamente adotada quer nos meios agronómicos, quer em estudos fenológicos de espécies não cultivadas.

A escala da BBCH serve-se de um sistema decimal de codificação dos **estádios fenológicos principais** – numerados de 0 a 9 – por sua vez, subdividido em **estádios fenológicos secundários**, novamente numerados de 0 a 9 (Quadro 41, Figuras 262 e 263). A cada estádio fenológico correspondem características morfológicas de fácil observação. Os estádios principais designam etapas



FIGURA 261
Alguns estádios fenológicos da macieira de acordo com escala de Fleckinger (correspondências com a BBCH entre parentesis):
A) B(07) - ponta cinza;
B) D2(55) - emergência;
C) E - folhas verdes;
D) E2(57) - ponta rosa;
E) G(67) - Início da queda das pétalas;
F) J (72) - desenvolvimento dos frutos. [Fotos do autor.]

FIGURA 262
Escala fenológica da BBCH. Comparar figuras com a escala do (Quadro 41).
A) Estádios fenológicos mais relevantes da soja: 00 – semente seca; 08 – emergência do hipocótilo (atinge a superfície do solo); 09 – emergência (hipocótilo e cotilédones visíveis); 10 – cotilédones separados; 11 – primeiro par de folhas (visível no 1.º nó); 12 – primeira folha trifoliolada (visível no 2.º nó); 51 – primeiras gemas florais visíveis; 61 – início da floração (ântese em menos 10% das flores); 79 – maioria das vagens com o tamanho final (sementes ocupam a cavidade ovarial na maior parte das vagens); 89 – vagens maduras.
B) Estádios fenológicos mais relevantes da macieira: 00 – dormência; 01/51 – início do abrolhamento (gomos foliares/florais); 07/53 – abrolhamento dos gomos foliares/florais (ponta verde); 10/54 – primeiras folhas (pontas das folhas 1 cm acima dos catáfilos); 31 – início do alongamento dos caules (prolépticos); 55 – flores visíveis; 57 – pétalas visíveis (ponta rosa); 59 – maioria das flores com pétalas visíveis; 61 – início da floração (ântese de menos 10% das flores); 71 – queda das pétalas (final da floração); 75 – frutos com metade do tamanho final. [Figuras extraídas da publicação original de Meier (2001).]

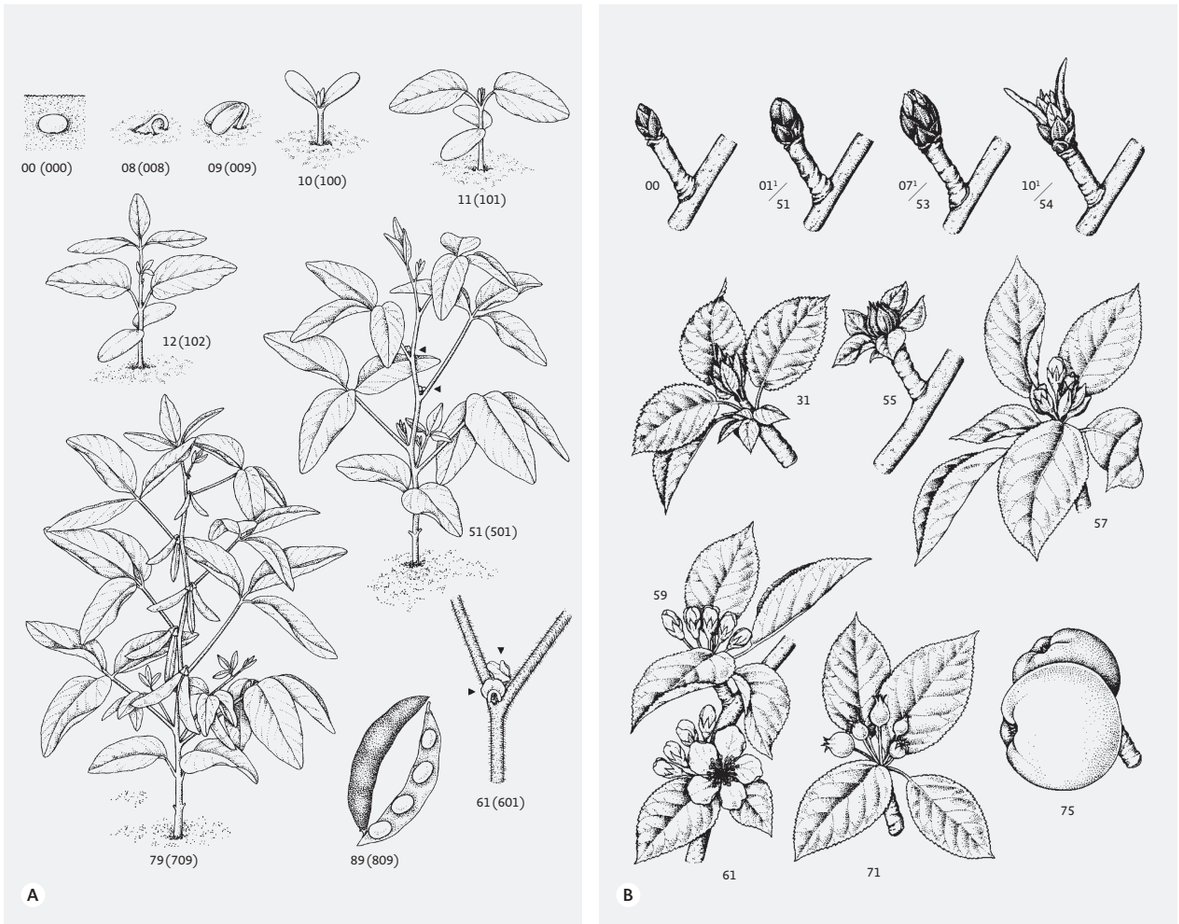


FIGURA 263
Escala fenológica da BBCH (Meier 2001). Milho-graúdo. (Comparar com a escala do Quadro 41). [Figuras extraídas da publicação original.] Estádios fenológicos: 00 – semente quiescente; 05 – emergência da radícula; 07 – emergência do coleóptilo; 09 – emergência (coleóptilos visíveis na superfície do solo); 10 – primeira folha visível; 11 – primeira folha expandida; 13 – 3 folhas expandidas; 15 – 5 folhas expandidas; 17/32 – dois nós visíveis; 34 – quatro nós visíveis; 53 – bandeira (inflorescência masculina) visível; 63 – início da deiscência do pólen; 69 – final da floração (estigmas secos); 79 – espigas com tamanho definitivo; 89 – espigas maduras.



precisas do desenvolvimento da planta – *e.g.*, o algarismo 0 codifica a germinação ou o abrolhamento de gomos folheares, dois fenómenos biológicos distintos; o estádio 1 refere-se à diferenciação de folhas verdadeiras no caule principal (de semente), ou nos caules emitidos por gomos folheares quiescentes/dormentes nas plantas lenhosas; o estádio 3 refere-se aos ramos prolépticos e o 2 a ramos silépticos; a fenologia das gemas florais e mistas, e das inflorescências é descrita no estádio 5. Os estádios secundários codificam categorias ou percentagens de desenvolvimento de um dado estádio fenológico principal – *e.g.*, os estádios 7 e 9 correspondem, respetivamente, à emergência do coleóptilo a partir da semente e à superfície do solo; o algarismo 3 pode representar a 3.ª folha expandida, o 3.º filho, o 3.º nó, 30% do comprimento final de uma estrutura ou 30% das flores na ântese. Em algumas plantas é conveniente introduzir entre os estados fenológicos principal e secundário um terceiro algarismo (mesoscala) – *e.g.*, cucurbitáceas, tomateiro e batateira; no cacaueiro, no abacateiro e noutras espécies de crescimento rítmico bem marcado numeram-se os períodos de crescimento.

Na aplicação da escala da BBCH é importante ter em consideração o seguinte (Meier 2001, Meier *et al.* 2009):

- Têm o mesmo número de estádios fenológicos similares de diferentes espécies de plantas;
- O estádio fenológico pode ser avaliado à escala da flor, da árvore, da população, numa parcela agrícola, ou até de uma região; ao agricultor interessa, sobretudo, avaliar os estádios fenológicos por cultivar, ao nível da parcela;
- À escala da parcela cultivada (ou da população no caso das plantas não cultivadas), o estádio fenológico é avaliado nos indivíduos mais representativos;
- O estádio fenológico é avaliado no caule principal nas espécies com mais de um caule (*e.g.*, gramíneas);
- Um estádio fenológico é codificado quando é atingido por mais de 50% das plantas presentes na parcela cultivada;
- Se necessário, usa-se um hífen quando um grupo de plantas exibe vários estádios fenológicos simultâneos no mesmo estádio fenológico principal (*e.g.*, 61-67);
- Os estádios fenológicos principais não são igualmente relevantes para todas as plantas – *e.g.*, o estádio 2 (emissão de antecipadas) é importante no abacateiro e irrelevante nas pomoídeas; o estádio 4 ocorre na batateira e está ausente nas árvores de fruto;
- Embora um estádio fenológico principal mais avançado seja, geralmente, mais tardio no tempo, os estádios fenológicos principais podem decorrer em paralelo (*e.g.*, 0 e 5) ou trocar de ordem (*e.g.*, o desenvolvimento de inflorescências e flores [estádios 5 e 6] podem preceder a emissão de caules [estádio 3] em muitas lenhosas);
- Quando dois estádios fenológicos principais decorrerem em paralelo são assinalados com «/» (*e.g.*, 16/22);
- Os estádios fenológicos secundários são atingidos em dias precisos do calendário;
- A duração de um estádio fenológico secundário pode ser calculada a partir das datas de dois estádios fenológicos consecutivos;
- A semente não semeada leva o código 00;
- Às plantas cultivadas pela sua semente, após colheita ou disseminação das sementes, aplica-se o código 99; nas plantas lenhosas, este código corresponde à entrada em dormência.

QUADRO 41
Escala fenológica da BBCH (Meier 2001)

Código	Descrição
0	Germinação da semente/enraizamento de estacas/abrolhamento (*inc.* enxertias e estacas) (*germination / sprouting / bud development*).
1	Desenvolvimento da folha (no caule principal) (*leaf development* [*main shoot*]).
2	Formação de caules laterais, *i.e.*, de caules silépticos/afilhamento (*formation of side shoots / tillering*).
3	Alongamento dos caules ou crescimento das rosetas/ desenvolvimento do caule (caule principal) (*stem elongation or rosette growth / shoot development* [*main shoot*]).
4	Desenvolvimento de órgãos vegetativos passíveis de colheita (*e.g.*, tubérculos e estolhos) ou de órgãos usados em propagação vegetativa (*e.g.*, estacas e tubérculos) /emborrachamento (do caule principal; *e.g.*, nas gramíneas) (*development of harvestable vegetative plant parts or vegetatively propagated organs / booting* [*main shoot*]).
5	Emergência das inflorescências (no caule principal) (*inflorescence emergence* [*main shoot*] / *heading*).
6	Floração (no caule principal) (flowering [*main shoot*]).
7	Desenvolvimento do fruto (*development of fruit*).
8	Maturação do fruto e da semente (*ripening or maturity of fruit and seed*).
9	Senescência/início da dormência (nas plantas lenhosas) (*senescence, beginning of dormancy*).

4. TIPOS FISIONÓMICOS

TIPOS FISIONÓMICOS

A **classificação biológica** é um modo, entre muitos outros, de arrumar as plantas em grupos internamente consistentes. Embora reflita relações de parentesco e possua um elevado valor preditivo, a classificação biológica das plantas tem uma utilidade prática limitada em alguns contextos. O agrupamento das plantas em função da forma exterior (**fisionomia**) é uma alternativa vantajosa, por exemplo, no estudo da vegetação em territórios de flora mal conhecida, ou na exploração de síndromes de adaptação ao fogo ou à secura edáfica à escala do ecossistema. Por exemplo, os biomas (*e.g.*, deserto, estepe, taiga ou floresta tropical) são primariamente definidos com base no tipo fisionómico dominante. Uma vez que a evolução produziu uma imensa variedade de formas nas plantas, existem múltiplas soluções para as organizar em **tipos fisionómicos** (*plant growth form* ou *growth form*), i.*e.*, em grupos cujas plantas têm uma morfologia externa similar.

A distinção entre **tipo biológico** (*plant life form*) e tipo fisionómico não é clara na literatura. Alguns autores, inclusivamente, sinonimizam os dois conceitos. Para Barkman (1988), pertencem ao mesmo tipo biológico (ou biótipo) as plantas que partilham as mesmas adaptações morfológicas e/ou fisiológicas a um dado fator ecológico. Os tipos fisionómicos são grupos de plantas de morfologia externa similar, cujas semelhanças foram identificadas sem referências a hipotéticas vantagens adaptativas. Na bibliografia, verifica-se uma certa tendência para reservar o conceito de *life form*, e por conseguinte de «tipo biológico», para a classificação de Raunkjær (1934), ou para outros sistemas de classificação das plantas baseados nas adaptações morfológicas aos períodos desfavoráveis do ano. Em português europeu, está consolidada a designação tipo fisionómico.

A classificação das plantas em ervas, arbustos, árvores e lianas é, talvez, o mais simples sistema de classificação fisionómica. As **ervas** são plantas anuais, bienais ou perenes, de consistência herbácea, i.*e.*, verdes, sem evidência exterior de tecidos lenhificados («Situação e consistência do caule»). Se ligeiramente lenhosas na base dizem-se **sufruticosas**. As plantas perenes ou vivazes têm um ciclo de vida de duração igual ou superior a três

QUADRO 42
Tipos fisionómicos de Raunkjær

Tipo	Descrição e exemplos
TIPOS MAIORES	
Terófitos (= plantas anuais)	Concluem o ciclo de vida num único ano atravessando o período desfavorável na forma de semente.
Criptófitos	Plantas vivazes com gemas de renovação ocultas no solo ou na água. Reconhecem-se 3 tipos de criptófitos (*v.i.*).
Hemicriptófitos	Plantas vivazes ou bienais com gemas de renovo localizadas à superfície do solo; os hemicriptófitos, regra geral, são estolhosos (*e.g.*, *Fragaria vesca*, Rosaceae), cespitosos (*e.g.*, numerosas gramíneas vivazes) ou arrosetados; neste último caso, dispõem uma roseta de folhas à superfície do solo durante a estação desfavorável que protege as gemas de renovo (*e.g.*, *Echium vulgare*, Boraginaceae).
Caméfitos	Plantas com gemas de renovo a menos de 25 cm da superfície do solo; o conceito de caméfito abarca pequenos arbustos (*e.g.*, *Thymus zygis*, Lamiaceae) (**caméfitos sufruticosos**), por vezes, decumbentes ou em forma de almofada, plantas rizomatosas ou estolhosas (**caméfitos reptantes**) (*e.g.*, *Vinca*, Apocynaceae), plantas cespitosas (*e.g.*, inúmeras gramíneas) e algumas plantas gordas (*e.g.*, *Sedum*, Crassulaceae).
Fanerófitos	Plantas perenes com gemas de renovo a mais de 25 cm da superfície do solo. Reconhecem-se 5 tipos de fanerófitos (*v.i.*).
TIPOS DE CRIPTÓFITOS	
Geófitos	Gemas ocultas no solo em rizomas, cormos, tubérculos, bolbos ou raízes; *e.g.*, Iris (Iridaceae) «lírios».
Hidrófitos (= plantas aquáticas)	Plantas com gemas de renovação sob ou à superfície da água, que colapsam ou mudam radicalmente de forma caso a água livre que as sustenta se extinga; *e.g.*, ranúnculos-de-flor-branca (*Ranunculus* sect. *Batrachium*, Ranunculaceae) ou lentilhas-de-água (*Lemna*, Araceae) e utriculárias (*Utricularia*, Utriculariaceae).
Helófitos (= plantas anfíbias)	Plantas adaptadas a zonas húmidas, capazes de suportar pequenos períodos de dessecação do solo, com gemas de renovação imersas na água ou em solos saturados de água; *e.g.*, tabúa-larga (*Typha latifolia*, Typhaceae).
TIPOS DE FANERÓFITOS	
Fanerófitos escandentes	Lianas (= trepadeiras) lenhosas; elevam-se acima do solo apoiadas em outras plantas ou em suportes (*e.g.*, *Bougainvillea glabra* [Nyctaginaceae]), por meio de gavinhas, de raízes aéreas (*e.g.*, *Hedera helix*, Araliaceae), espinhos, acúleos (*e.g.*, *Rosa* e *Rubus*, Rosaceae), ou por enrolamento (caules volúveis) (*e.g.*, *Humulus lupulus*, Cannabaceae).
Nanofanerófitos	Fanerófitos com gemas de renovo 25 cm a 2 m acima do solo; *e.g.*, *Cistus ladanifer* (Cistaceae).
Microfanerófitos	Fanerófito com gemas de renovo 2 a 8 m acima do solo; pequenas árvores e arbustos altos; *e.g.*, giesta-das-vassouras (*Cytisus scoparius*, Fabaceae) e muitos *Combretum* e *Terminalia* (Combretaceae) das savanas africanas.
Mesofanerófitos	Árvores médias a grandes com gemas de renovo 8 a 30 m acima do solo; maioria das árvores da flora portuguesa; *e.g.*, Quercus subgén. *Quercus* (Fagaceae) europeus e *Colophospermum mopane* (Fabaceae) do Sul de África.
Megafanerófitos	Fanerófito com gemas de renovo a mais de 30 m de altura da superfície do solo; não existem megafanerófitos na flora lenhosa de Portugal. Muitas das árvores das florestas tropicais húmidas são megafanerófitos; *e.g.*, sumaumeira (*Ceiba pentandra*, Malvaceae, Bombacoideae).

anos. Existe a tendência para aplicar o termo **vivaz** às plantas de parte aérea herbácea, que se renova anualmente a partir de rizomas, tubérculos, bolbos, etc. Por definição, as **árvores** têm um tronco indiviso ramificado a uma distância variável do solo. As árvores são, e sempre foram, os maiores organismos vivos do planeta. Os **arbustos**, pelo contrário, ramificam-se desde a base e raramente têm mais de 5 m de altura. As árvores e os arbustos exibem crescimento secundário e uma consistência lenhosa – genericamente são designadas por **plantas lenhosas**. Utilizando a terminologia adiante discriminada, os arbustos incluem caméfitos e nano a microfanerófitos; todos os tipos de fanaerófitos – de nano a megafanerófitos – podem ser arbóreos. Uma **liana** (= planta escandente) é uma trepadeira lenhosa. As ervilhacas (*Vicia*, Fabaceae) são um exemplo de **trepadeiras herbáceas**.

SISTEMA DE RAUNKJÆR

O sistema de tipos fisionómicos mais utilizado em ciência da vegetação foi proposto, em 1934, pelo botânico dinamarquês Christen C. Raunkjær (1860-1938) (Quadro 42, Figuras 264 e 265). Fundamenta-se na posição espacial das gemas que renovam a parte da área durante a estação desfavorável ao crescimento vegetativo. Tem duas grandes vantagens: é fácil de compreender; à escala regional, a repartição da flora vascular pelos vários tipos fisionómicos[22] está correlacionada com o clima. O sistema de Raunkjær tem o inconveniente de ser difícil de aplicar no mundo tropical equatorial. Existem outros sistemas alternativos na bibliografia como o sistema de Du Rietz ou o sistema de Raunkjær alargado por Mueller-Dombois & Elemberg (1974).

Há uma correlação clara entre os regimes de perturbação[23] e/ou macroclima e os tipos fisionómicos dominantes no coberto vegetal. As plantas anuais dependem da semente para fazer frente aos períodos desfavoráveis. O ciclo de vida anual é uma solução ótima para climas com estações secas muito longas (*e.g.*, desertos e regiões de clima mediterrânico seco a árido), solos de pequena capacidade de retenção de água (*e.g.*, cristas rochosas e areias profundas e móveis) ou habitats sujeitos a perturbações profundas em ciclos curtos (*e.g.*, solos agrícolas).

Os geófitos são particularmente abundantes sob clima mediterrânico e em alguns habitats ciclicamente perturbados como as dunas primárias e as margens dos rios. Nas áreas de clima árido que bordejam o deserto do Namibe impressiona a súbita explosão de plantas bulbosas quando a precipitação se desloca da estação quente (clima tropical) para a estação fria (clima mediterrânico), a sul de Walvis Bay.

Os hemicriptófitos têm uma grande expressão em climas muito frios (*e.g.*, tundra ártica ou de alta-montanha) e (*e.g.*, estepe asiática e norte-americana)/ ou muito secos (*e.g.*, savana climácica tropical). A perturbação pelo fogo conjugada com o pastoreio de grandes herbívoros (mega-herbívoros) explica a importância da savana[24] em África – ocupa mais 50% da superfície do continente (Osborn *et al.* 2018). Genericamente, a vegetação herbácea não cultivada (exceto pastagens semeadas) dominada por terófitos e hemicriptófitos cobria, em 2010, cerca de 13,4% da superfície emersa do planeta (Gong *et al.* 2013).

Os matos (constituídos por plantas arbustivas) e as florestas cobrem, respetivamente, 13,4% e 11,5% da superfície terrestre (Gong *et al.* 2013). Ecossistemas com uma componente substancial de plantas arbustivas, desde a vegetação de savana às florestas, ascendem a quase 45% da superfície terrestre (Götmark *et al.* 2016). As perdas de água por transpiração são proporcionais à biomassa aérea, *i.e.*, à dimensão da canópia. Por conseguinte, o coberto arbustivo ganha dominância nas regiões insuficientemente pluviosas para sustentar o coberto florestal contínuo (*e.g.*, nas franjas áridas do deserto do Sáara [Sahel]). Em territórios mais húmidos, a expansão dos arbustos pode significar uma transição, por abandono, da vegetação herbácea de pastagem ou de terras agrícolas em direção a clímaces florestais ou, pelo contrário, uma degradação pela perturbação pelo fogo, corte ou pastoreio de formações florestais.

O conceito de modelo arquitetural afasta-se do conceito de tipo fisionómico porque é independente da dimensão das plantas e da posição em relação ao solo das gemas que renovam a parte aérea das plantas na estação favorável ao crescimento vegetal («Modelos arquiteturais»).

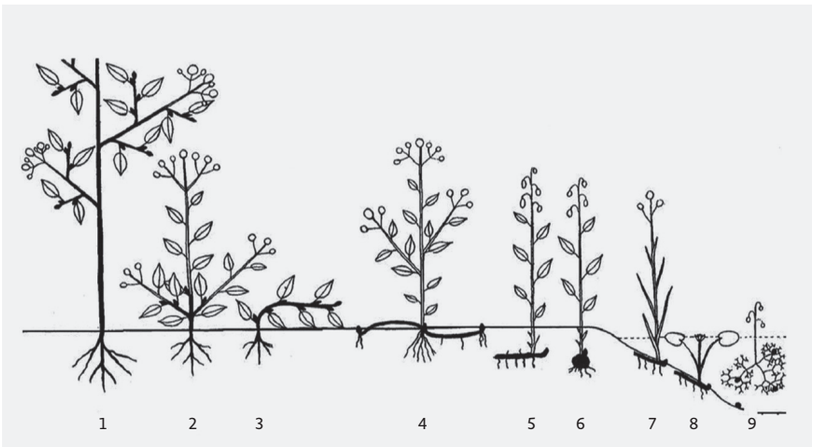


FIGURA 264
Representação esquemática dos tipos fisionómicos de Raunkjær. 1. fanerófito (microfanerófito); 2-3. caméfito (*n.b.*: gemas de renovo pouco acima da superfície); 4. hemicriptófito (*n.b.*: gemas de renovo localizadas na superfície do solo); 5 e 6. Geófito; 7. geófito (helófito); e 8-9. geófito (hidrófito). N.*b.*: Parte viva durante o período desfavorável e gemas de renovo representadas em preto. [Sten Porse, Wikimedia Commons.]



FIGURA 265

Tipos fisionómicos de Raunkjær. A) Terófito: *Trifolium bocconei* (Fabaceae). **B)** Geófito: embude (*Oenanthe crocata*, Apiaceae). **C)** Hidrófito: *Ranunculus peltatus* (Ranunculaceae). **D)** Helófito: agrião. **E)** Hemicriptófito reduzido a uma roseta no período de repouso vegetativo: *Plantago major* (Plantaginaceae). **F)** Hemicriptófito durante a estação de crescimento: *Anarrhinum longipedicellatum* (Plantaginaceae). **G)** Caméfito: *Alyssum serpyllifolium* subsp. *lusitanicum* (Brassicaceae). **H)** Nanofanerófito: *Erica umbellata* (Ericaceae). **I)** Microfanerófito: urze-branca (*Erica arborea*, Ericaceae). **J)** Fanerófito escandente: *Caesalpinia benthamiana* (Fabaceae); **K)** Mesofanerófito: carvalho-negral (*Quercus pyrenaica*, Fagaceae). **L)** Megafanerófito: sumaumeira ou poilão (*Ceiba pentandra*, Malvaceae, Bombacoideae); *n.b.*: a dimensão do autor deste livro, em baixo à esquerda. [**I)** e **L)** Guiné-Bissau; **J)** Ilha da Madeira; **B)** e **L)** cortesia de H. Quintas.]

NOTAS

1. Num sentido estrito, a **alelopatia** consiste na capacidade das plantas produzirem substâncias que deprimem o crescimento de indivíduos vizinhos.
2. Na bibliografia, encontra-se ainda o termo «gema estipular».
3. Erradamente, são também designados por gomos estipulares. A terminologia destes gomos é tremendamente inconsistente.
4. Não confundir com os traços dos caules primários.
5. Preferível «planta em repouso vegetativo» a «planta dormente».
6. A **classificação climática de Köppen-Geiger** divide o clima tropical em três subtipos: **equatorial, tropical húmido** (= monçónico) e **tropical com estação seca** (= savânico) (Peel *et al.* 2007). Nas regiões equatoriais, a chuva é permanente. Do clima do tropical húmido até ao tropical com estação seca: desenha-se uma estação seca cada vez mais profunda. Cada um destes tipos climáticos tem uma faixa latitudinal ótima.
7. O abrolhamento e o início da atividade cambial estão geralmente correlacionadas (Kitin & Funada 2016), por isso, embora a argumentação esteja concentrada nos gomos, deixo implícito que se aplica, em grande medida, aos meristemas laterais (câmbio e felogene).
8. Sistemas de ramificação (*branching systems*) ou sistemas de crescimento (*growth systems*) para muitos autores.
9. Conceito não consensual na bibliografia.
10. No Brasil, fala-se em brotos e brotação.
11. Alguns autores reservam o termo ramo epicórmico para os lançamentos provenientes de gomos axilares, por definição de origem axilar ou apical caulinar.
12. Em plantas herbáceas, temos os **rebentos do colo e da raiz**.
13. Este efeito pode ser experimentado no programa TreeSketch, disponível para iPad (http://algorithmicbotany.org/TreeSketch/).
14. Por vezes, descritos como ramos mistos, o que cria alguma confusão com os ramos mistos das plantas que florescem em ramos de 2 anos.
15. Não conheço casos de braquiblastos floríferos monopodiais. Poder-se-ia aqui considerar um tipo peculiar e raro de braquiblasto florífero produzido por proliferação tardia. Alguns ramos floríferos do abacateiro seguem este modelo.
16. Referidas na bibliografia como plantas monocaules.
17. Em Portugal, o esporão refere-se a estruturas plurianuais de braquiblastos especializados na produção de flores. Na realidade, esporão não é o mesmo que ramalhete de maio, lamburda ou *spur*. Estes termos são aplicados nos seus países de origem ao crescimento de um único ano (braquiblasto fértil). Em Portugal, os esporões são complexos de braquiblastos férteis com vários anos. Toda esta terminologia é difícil de compatibilizar.
18. E a ramificação pode continuar com bisnetos, e assim sucessivamente.
19. Estádio e não estado porque estamos perante um processo temporal com etapas (fases).
20. Com este sentido, o ciclo fenológico sobrepõe-se apenas parcialmente com o conceito de ciclo floral.
21. Decorre do abrolhamento à interrupção do crescimento. O conceito ciclo reprodutivo é mais lato, vai da diferenciação floral à germinação das sementes («Conceito de flor. Estrutura e função da flor»).
22. Avaliada pelo chamado espectro fisionómico.
23. *I.e.*, as causas e os padrões de destruição cíclica da biomassa aérea; *e.g.*, fogo ou herbivoria.
24. Savana *s.l.* – desde pastagem pura (*pure grassland*), a pastagem com arbustos diversos, passando por pastagens com árvores dispersas (*woodland*) e floresta com clareiras (*semi-closed forest*).



III.
BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO DAS PLANTAS

1. REPRODUÇÃO SEXUADA NAS ANGIOSPÉRMICAS

NOÇÕES INTRODUTÓRIAS

A descoberta da sexualidade nas plantas

A sexualidade das plantas foi reconhecida, pela primeira vez, pelo médico Rudolf Camerarius (1665-1721), em 1694, num livro intitulado *De Sexu Plantarum Epistola*. A aceitação definitiva no meio científico de que as plantas são seres sexuados demorou mais um século, até às experiências de hibridação de um outro cientista de língua alemã, o botânico Karl Friedrich von Gaertner (1772-1850) (Vogel 1996). O processo da reprodução sexual só foi devidamente compreendido após a descoberta da meiose pelo zoólogo belga Édouard van Beneden (1846-1910), em 1883, e da duplicação do número de cromossomas no esporófito (por oposição ao gametófito) pelo botânico francês Léon Guignard (1852-1928), em 1885 (Qiu *et al.* 2012).

Meiose e fecundação

O **ciclo de vida** (= ciclo biológico de vida) de um organismo estende-se do zigoto, ou do propágulo, até à produção de descendentes (= **reprodução**), por via sexuada e/ou assexuada. É um conceito distinto de ciclo floral e de ciclo reprodutivo («Ciclos floral e reprodutivo das angiospérmicas»). A **reprodução sexuada** implica duas células especializadas – os gâmetas ♂ e ♀ – provenientes de um mesmo indivíduo nas espécies monoicas, ou de dois indivíduos distintos, um ♂ e outro ♀, nas espécies dioicas. A **reprodução assexuada** envolve a produção de sementes apomíticas ou partes vegetativas de um único indivíduo (*e.g.*, fragmentos de raízes, caules e folhas) («Reprodução assexuada»).

Na reprodução sexuada alternam dois eventos fundamentais à escala celular, consoante os grupos taxonómicos mais ou menos afastados no tempo: a (i) meiose e a (ii) fecundação. A **meiose** é um processo celular durante o qual uma célula parental diploide (com 2n cromossomas) origina, geralmente, quatro células haploides (com n cromossomas). A meiose compreende duas divisões celulares sequenciais: (i) reducional e (ii) equacional. Durante a primeira divisão celular – a **divisão reducional** – dá-se uma redução para metade do número de cromossomas. Nas plantas terrestres, após a **divisão equacional**, diferenciam-se, de imediato, esporos. Por serem originários de meiose, estes esporos são conhecidos por **meiósporos**.

A **fecundação** é um processo celular simétrico da meiose: envolve a fusão de duas células sexuais haploides (gâmetas ♂ e ♀) e a consequente formação de uma célula diploide (**zigoto**). Nas 'plantas de esporulação livre' e na maioria das gimnospérmicas, *i.e.*, nos grupos mais antigos de plantas terrestres, a meiose e a fecundação estão distanciadas no tempo; nas plantas com flor, o intervalo entre a meiose e a fecundação é relativamente curto. Contudo, a fecundação é particularmente complexa nas plantas com flor porque envolve, como veremos, dois gâmetas ♂, dois gâmetas ♀ e dois eventos de **cariogamia** (fusão do genoma).

As plantas terrestres partilham um ciclo de vida haplodiplonte, adquirido no momento em que invadiram a *terra firma* no final do Câmbrico/início do Ordovícico. Nos seres haplodiplontes alternam duas gerações distintas designadas por gametófito e esporófito («Ciclos de vida das 'plantas de esporulação livre'»). O **gametófito** é haploide (n) e produz gâmetas (n); o **esporófito** é diploide (2n) e produz por meiose esporos haploides (n) (Figura 316-C).

Etapas da reprodução sexual

A reprodução sexual nas plantas terrestres comporta cinco processos: (i) esporogénese, (ii) gametogénese, (iii) movimento dos gâmetas ♂, (iv) fecundação e (v) embriogénese. Os esporos são produzidos em **esporângios** e os gâmetas em **gametângios**. Nas plantas com semente, além dos esporângios e dos gametângios estarem profundamente modificados, ocorrem três estruturas únicas: o (i) pólen, o (ii) primórdio seminal e a (iii) semente. Consequentemente, os processos (i) transição da fase juvenil para a fase adulta, (ii) indução e iniciação das estruturas reprodutivas, (iii) polinização, (iv) germinação do tubo polínico, (v) crescimento do tubo polínico e (vi) diferenciação da semente são exclusivos[1] deste grupo avançado de plantas terrestres. Só as angiospérmicas diferenciam frutos.

Este capítulo é dedicado à reprodução sexual nas angiospérmicas. O estudo da sexualidade das 'plantas de esporulação livre' e das gimnospérmicas fica adiado para o capítulo «Ciclos floral e reprodutivo das angiospérmicas».

O porquê da sexualidade

A reprodução sexual é uma característica ancestral, comum a todos os eucariotas – uma plesiomorfia na terminologia cladística (Lane 2015). A informação genética, a maquinaria bioquímica e as estruturas envolvidas na sexualidade são de uma complexidade extrema, e «caras» em matéria e energia. Nas espécies alogâmicas – a maior parte das plantas com flor –, para que o encontro dos sexos tenha sucesso, têm de coincidir no tempo condições ambientais adequadas, a libertação de pólen (ântese), a maturação dos primórdios seminais, e a presença de agentes polinizadores. E, antes de tudo o mais, é preciso que os gâmetas sejam viáveis. Quando algo corre mal, os indivíduos produzem menos sementes ou falham a reprodução.

A sexualidade consome vastos recursos e envolve tremendos riscos – o sexo é um paradoxo. A evolução e a generalização da reprodução sexual nos eucariotas é, por conseguinte, uma das questões de investigação fundamentais da biologia moderna. A justificação evolutiva da sexualidade tem como ponto de partida a constatação de que a vida habita um mundo ambientalmente heterogéneo e em permanente mudança. Consequentemente, a capacidade de mudar, de evoluir, é um pressuposto para a sobrevivência de qualquer linhagem de organismos. Mas, sem variação genética, não há evolução – a variação genética é a «matéria-prima» da evolução. De acordo com a **hipótese da variação e seleção** (*variation and selection hypotheses*), a sexualidade evoluiu (uma única vez) a partir de organismos assexuais, persistiu e disseminou-se porque incrementa a variação genética e, por essa via, as taxas evolutivas e o sucesso evolutivo dos organismos portadores (Kondrashov 1993). A capacidade de evoluir é uma característica extraordinariamente vantajosa – portanto, a sexualidade é adaptativa. Como a sexualidade aumenta a variação genética é uma questão a abordar no volume II.

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 de flores, nem convém. Para que a reprodução sexual tenha sucesso, a planta precisa de desenvolver uma superfície fotossintética suficiente para suportar os custos energéticos da sexualidade, e uma arquitetura adequada para atrair polinizadores e dispersar eficientemente os frutos e as sementes maduros. Por outro lado, a floração tem de decorrer numa época favorável do ano, sob condições meteorológicas propícias ao crescimento vegetal e à ação dos vetores de polinização. A juvenilidade e os mecanismos envolvidos na iniciação e diferenciação floral têm aqui um importante papel, assim como a dormência dos gomos, discutida no ponto «Quiescência e dormência dos gomos».

Antes de se reproduzirem sexuadamente, as plantas precisam de adquirir a capacidade de responder positivamente aos estímulos ambientais indutores da iniciação de flores. As plantas competentes para produzir flores (sensíveis a estímulos ambientais indutores de floração) dizem-se **adultas**, e as plantas incapazes de o fazer, **juvenis**. Recordo que o ciclo de vida das plantas foi dividido em duas fases – as **fases vegetativa** e **reprodutiva** (ou generativa) («Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário») – em função da capacidade de produzir flores. Com o mesmo sentido, 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 nos animais, a transição da fase juvenil para a fase adulta pode não ocorrer de forma generalizada em todo o corpo da planta. Nas plantas lenhosas, o tronco e a parte basal da canópia geralmente são juvenis, e os ramos distais, mais jovens em idade, adultos. As plantas ou ramos demonstram, frequentemente, alterações morfológicas e fisiológicas exuberantes quando transitam da fase juvenil para a adulta. A mais importante de todas, claro, é a capacidade de produzir flores. A mudança da forma do limbo das folhas do eucalipto é um exemplo clássico (Figura 139 **C**). No ponto «Heterofilia» estão elencados mais exemplos. As folhas juvenis tendem a ser mais pequenas, estreitas e com células de maior dimensão. Em algumas espécies são espinhosas (*e.g.*, azinheira; Figura 266). As estacas juvenis enraízam com mais facilidade do que as provenientes de secções adultas da canópia. Os gomos dos ramos adultos abrolham mais cedo na primavera do que os juvenis. A retenção de folhas secas (marcescência) pelas espécies caducifólias durante a estação desfavorável é outro sinal comum de juvenilidade.

Em algumas monocotiledóneas, o embrião das sementes maduras contém já tecidos adultos. A semente de milho-graúdo é uma miniatura da planta adulta, com folhas e aglomerados de células que darão origem

às inflorescências ♂ (bandeira) e ♀ (maçaroca imatura) (Beyl & Sharma 2015). A grande maioria das plantas atravessa, no entanto, um período juvenil mais ou menos prolongado – precisam de atingir um determinado estádio de desenvolvimento mínimo para ativar as redes génicas envolvidas na diferenciação das flores e espoletar a transição entre as fases juvenil e adulta (Hank *et al.* 2007). Atingido este patamar, as plantas ficam sensíveis a sinais exógenos indutores da floração. A quebra da juvenilidade é essencialmente determinada por fatores endógenos, de fisiologia ainda mal conhecida.

A extensão da fase juvenil é muito variável. As plantas anuais e bienais não têm juvenilidade ou experimentam um pequeno período juvenil. A juvenilidade nas plantas lenhosas propagadas por semente pode ser muito prolongada. As oliveiras obtidas por semente demoram 12-15 anos a florir (Bellini 1993). Nos citrinos, este período reduz-se a 2-5 anos. As videiras de semente transitam para a fase adulta logo no primeiro ano, a partir do 6º-8º nó (Carmona *et al.* 2008). Para a mesma espécie, quanto mais vigoroso o genótipo e ereta a ramificação, mais tardia a entrada em floração. Atingido o estado adulto, a maior parte das plantas perenes repetem ciclos florais anuais (iniciam flores) até à senescência.

Em agricultura, praticam-se várias técnicas para «curto-circuitar» o período juvenil. Nas plantas lenhosas obtidas por semente, e para um mesmo genótipo, o aparecimento das primeiras flores pode ser antecipado, estimulando o crescimento vegetativo porque é preciso atingir um número de nós mínimo para que a diferenciação floral seja possível (Zimmerman 1972). A enxertia com garfos e borbulhas provenientes de ramos adultos é outra forma de antecipar a entrada em frutificação. Os porta-enxertos ananicantes utilizados na multiplicação assexual de espécies frutícolas amplificam este efeito.

Indução, iniciação e diferenciação florais

Clarificação de conceitos

A conversão dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos («Tipos de meristemas. Crescimentos primário e secundário») nos ramos adultos envolve três etapas: (i) indução floral, (ii) iniciação floral e (iii) diferenciação floral (Figuras 267 e 268).

Com a **indução floral** (*flower induction*), o meristema, por enquanto vegetativo, experiencia alterações da expressão génica e volve competente para transitar para uma condição reprodutiva sem necessitar de estímulos ambientais adicionais. A indução floral é um fenómeno fisiológico reversível, sem uma tradução morfológica a nível meristemático e, por isso, difícil de detetar experimentalmente. No morangueiro nem por isso, porque a indução floral coincide com um aumento brusco da emissão de novas folhas, que pode ser monitorizado macroscopicamente (Durner 2013).

Durante a **iniciação floral** (*flower initiation*), verifica-se uma conversão histológica, irreversível, dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos, detetável por observação microscópica. O alargamento e planamento do meristema na forma de domo (*dome shape*) é o primeiro sinal da iniciação floral. A partir do momento em que as estruturas reprodutivas (*e.g.*, sépalas) são morfologicamente visíveis (ao microscópio) fala-se em **diferenciação floral** (*flower differentiation*).

Estímulos exógenos da floração

O tomateiro, o feijoeiro-comum, muitas gramíneas anuais (*e.g.*, *Poa annua*), o cacaueiro e a videira, por exemplo, atingem um determinado grau de desenvolvimento, mensurável pelo número de nós ou folhas,



FIGURA 266
Transição da fase juvenil para a fase adulta. Folhas de azinheira juvenis (à esquerda A) e adultas (à direita B). Folhas com origem na mesma árvore: as juvenis extraídas de ramos epicórmicos e as adultas da parte mais alta da canópia. [Fotografias do autor.]

e diferenciam flores. O tomateiro é uma planta perene e, partindo do princípio que sobrevive ao frio e às doenças, frutifica continuamente vários anos. Algumas cultivares de cacaueiro produzem flores continuamente em clima equatorial (Niemenak *et al.* 2010), em menor número quando uma grande massa de frutos compete pelos fotoassimilados (Vale *et al.* 1990). Embora a videira-europeia não precise de estímulos externos para diferenciar flores, nas regiões extratropicais, a dormência imposta pelo frio e pelo fotoperíodo acerta as datas de floração com a primavera. A videira-europeia não perde a folha e não tem uma estação de repouso nos trópicos – com recurso a podas e regas criteriosas, a floração e a frutificação são concentradas em duas ou três épocas do ano, em função da procura e dos riscos de doenças fúngicas.

Sobretudo nas plantas lenhosas tropicais, é difícil perceber se a competência para florir é independente dos fatores que regulam o abrolhamento das gemas e a emissão de caules e, por isso, a bibliografia é frequentemente omissa a este respeito. Admite-se, porém, que, na maior parte das plantas, qualquer que seja a sua proveniência e fisionomia, a diferenciação de flores tem uma forte regulação exógena, i.*e.*, depende de estímulos ambientais. Esta regulação tem por função garantir que a floração ocorre num período favorável à reprodução sexual, i.*e.*, com disponibilidade de polinizadores, e condições ambientais adequadas para o desenvolvimento e sobrevivência da flor e da semente (*e.g.*, ausência de geadas e disponibilidade de água).

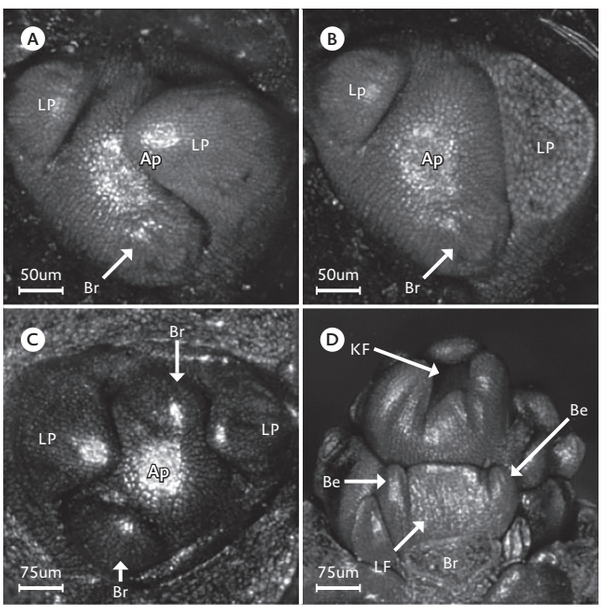


FIGURA 267
Iniciação e diferenciação florais em macieira. A e B) Ápex do meristema alargado (em forma de domo) ladeado por dois primórdios foliares, com uma bráctea a assinalar a iniciação do meristema da inflorescência. **C)** Continuação da iniciação de brácteas. **D)** Diferenciação da flor terminal que se encontra num estádio 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).]

Depois de atingido um estádio de desenvolvimento mínimo e terminada a transição para a fase adulta, o comprimento do dia é o estímulo indutor da floração mais frequente nas plantas anuais e bienais extratropicais (Bergonzi & Albani 2011). O frio, em diferentes graus, coadjuvado ou não pelo fotoperíodo, tem o mesmo efeito em muitas plantas perenes. Além do comprimento do dia e do stresse ambiental causado pelo frio, são também relevantes na diferenciação de flores nas plantas perenes a secura edáfica, a exposição direta à luz, o stresse causado pela perda de partes vegetativas (*e.g.*, poda) e o estatuto nutricional do solo. Na floração estão envolvidas tantas variáveis que, em condições de campo, nem sempre é fácil segregar os fatores indutivos exógenos dominantes.

A reação fisiológica das plantas ao comprimento relativo do dia e da noite chama-se **fotoperiodismo**. O tabaco, a quinoa, o arroz e o algodoeiro florescem com **dias curtos**. As plantas anuais e bienais extratropicais que se estabelecem no outono, atravessam o inverno e florescem na primavera são, frequentemente, **plantas**

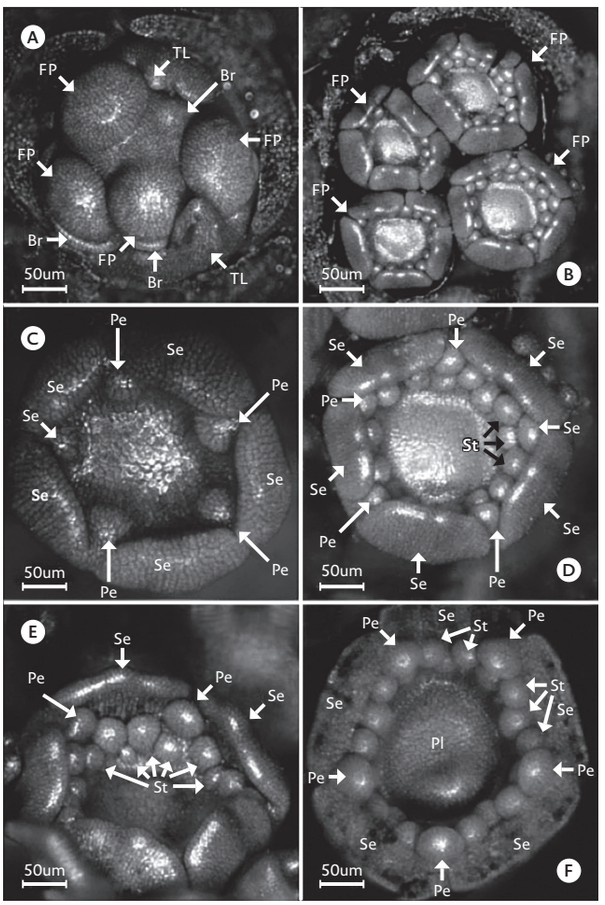


FIGURA 268
Diferenciação floral em *Prunus cerasus* (Rosaceae). Regra de Hofmeister. **A)** Iniciação das flores na axila de brácteas. **B)** Diferenciação dos órgãos florais em 4 flores. **C)** Diferenciação de uma flor de acordo com regra de Hofmeister, com as pétalas a diferenciarem-se entre as sépalas. **D)** Androceu formado por dentro do perianto. **E)** Imagem oblíqua da amostra retratada na figura anterior, que mostra os estames organizados em dois verticilos. **F)** Diferenciação do gineceu no centro do primórdio floral. Legenda: Br – bráctea, FP – primórdio floral, Pe – pétala, Pi – pistilo, r – órgão removido, Se – sépala, St – estame, TL – folha de transição. [Extraído de Dadpour *et al.* (2008).]

de dias longos; *e.g.*, trigo-mole, a cebola, a beterraba, a ervilheira, o espinafre e a alface. Tanto as plantas de dias curtos como as de dias longos podem ser obrigatórias (= qualitativas; requerem um fotoperíodo indutivo para florirem) ou facultativas (= quantitativas; a floração é acelerada sob um fotoperíodo adequado). Nas espécies facultativas, a sensibilidade ao estímulo do comprimento do dia geralmente aumenta com a idade. O tomateiro, o pimento, a beringela, o feijoeiro-comum e o pepino são plantas indiferentes (**plantas neutrais**) ao comprimento do dia, sendo, por isso, cultivadas todo o ano, em estufa ou ao ar livre.

O fotoperíodo, e não apenas a autoecologia, controlou de perto a expansão de muitas plantas cultivadas. As cultivares sul-americanas (exceto Chile) de quinoa não produzem sementes ou são pouco produtivas nas regiões extratropicais porque o estímulo para florir – dias curtos, com menos de 12h – chega demasiado tarde e as sementes não amadurecem antes das geadas outonais (Figura 269). O mesmo acontece com as cultivares de origem tropical de soja e de feijão-congo. Para ultrapassar esta limitação, foram selecionadas cultivares indiferentes ao fotoperíodo nestas espécies.

A **vernalização** pode ser definida como a aquisição ou a aceleração da capacidade de florir através da exposição ao frio. A vernalização pode ser obrigatória (*e.g.*, beterraba, cebola, cerejeira e oliveira) ou facultativa (*e.g.*, muitas cultivares de cereais de outono-inverno e macieira). As necessidades de vernalização evitam que as plantas floresçam num outono excecionalmente quente – na perspetiva das plantas, a meteorologia é mais instável e envolve mais riscos no outono e na primavera. As plantas bienais precisam de atravessar um período frio para produzirem flor no segundo ano; *e.g.*, cebola e beterraba. Os sistemas de medição do frio e de regulação da vernalização e da quebra da dormência dos gomos («Quiescência e dormência dos gomos»), embora tenham evoluído de forma independente mais de uma vez, têm similaridades assinaláveis na genética e na mecânica fisiológica (Amasino 2004).



FIGURA 269
Fotoperíodo. Quinoa, uma planta de dias curtos, a florir tardiamente, no início do outono, em Trás-os-Montes (Portugal) – não chegará a produzir semente. [Fotografia do autor.]

As gramíneas tropicais florescem, geralmente, com dias curtos. Muitas gramíneas extratropicais, para iniciarem as flores, necessitam de frio invernal, de dias longos, ou de uma combinação sequencial de ambos os fatores. O centeio necessita de cerca de 6 semanas de frio (Friend 1965). As cultivares de trigo-mole são classificadas em dois tipos: trigos de outono-inverno e trigos de primavera. As primeiras precisam de frio para florirem ou para florirem adequadamente – de menos de 2 semanas a mais de 1 mês a 0-5 °C (temperatura à superfície do solo) ou temperaturas um tanto superiores nas cultivares pouco exigentes em frio (Crofts 1989). Consoante as cultivares, as plantas não vernalizadas de trigo-mole de outono-inverno têm um atraso na floração e florescem de forma irregular, ou precisam de dois anos para concluir o ciclo reprodutivo. Os trigos de primavera produzem normalmente sem vernalização. Em ambos os grupos de cultivares, os dias longos têm um efeito favorável na floração. No mediterrânico, a transição do meristema vegetativo para meristema da inflorescência nos cereais de inverno acontece no final do inverno-início da primavera, razão pela qual as coberturas com adubos nitrogenados devem ser realizadas no final de fevereiro/início de março.

Vejamos outros exemplos de estímulos exógenos da floração em dicotiledóneas. Muitas árvores temperadas também precisam de ser vernalizadas. A cerejeira não floresce nos trópicos. Na mangueira, a iniciação floral é impulsionada pelo frio moderado e pela escassez de água no solo, duas características climáticas da estação seca das regiões tropicais monçónicas onde evoluiu. O cafeeiro forma flores com dias curtos; nos trópicos, o fotoperíodo é permanentemente indutivo; a diferenciação floral intensifica-se com a chegada da estação seca, quando a temperatura desce e se verifica um stresse moderado de água no solo (Majerowicz & Söndahl 2005). Podas violentas e a desfoliação promovem a iniciação de flores na goiabeira e na anona-cherimola (Soler & Cuevas 2008)[2]. A exposição à luz dos gomos dormentes favorece a formação de cachos na videira-europeia e na generalidade das árvores de fruto temperadas, uma adaptação que evita a produção de flores e frutos em regiões profundas da canópia, distantes dos centros de produção ativa de fotoassimilados (folhas expostas à luz), e menos acessíveis aos animais agentes polinizadores ou dispersores. A poda moderada nestas plantas tem, por esta via, um efeito favorável na diferenciação de flores.

O aumento moderado da concentração de azoto biodisponível no solo, sobretudo de azoto amoniacal, tem, em algumas espécies, um efeito positivo na iniciação floral.

Na maioria das árvores de fruto extratropicais, a diferenciação de flores tem início em maio-junho (no ano anterior à floração), prolongando-se durante o repouso vegetativo. A esporogénese e a maturação dos gâmetas ocorre desde um pouco antes do abrolhamento até à ântese. A diferenciação das inflorescências e das flores não é simultânea. Na videira, a indução floral dá-se em março e as inflorescências diferenciam-se em maio; a maior parte das flores forma-se somente no ano seguinte, na altura do abrolhamento (março) (Magalhães 2008). A diferenciação de flores não é simultânea em todos os gomos florais ou mistos. Por exemplo, na macieira, os gomos mistos em posição apical diferenciam flores 4-6 semanas antes dos gomos mistos axilares (Nyeki & Soltés 1996). Estas datas referem-se ao hemisfério Norte; no hemisfério Sul há uma diferença de seis meses.

Nas regiões com variações sazonais da temperatura e/ou da precipitação bem marcadas, as plantas tendem a ter épocas de floração e, implicitamente, de iniciação e diferenciação de flores definidas, que variam de espécie para espécie. A ausência de sinais ambientais explica a irregularidade dos períodos de crescimento vegetativo, da queda da folha ou da floração nas florestas equatoriais. Este desencontro pode ocorrer entre plantas da mesma espécie ou entre partes da copa. A periodicidade destes fenómenos pode, inclusivamente, ser superior ou inferior a um ano. Mas mesmo nas regiões equatoriais ocorrem espécies com ciclos anuais precisos de floração e frutificação – como referi no ponto «Repouso e crescimento vegetativos nos trópicos», em tantas espécies lenhosas indígenas ou não de ótimo equatorial, a intensidade da radiação controla o crescimento vegetativo e, nem que seja por aí, regula e concentra as datas de floração e os fenómenos que a precedem.

Regra de Hofmeister

Os meristemas reprodutivos começam por diferenciar a inflorescência; designam-se nessa fase por **meristemas da inflorescência**. Em seguida, acomodam-se **meristemas florais** na axila das folhas diferenciadas na inflorescência, *i.e.*, das brácteas, por perda evolutiva nem sempre presentes. A diferenciação das **peças florais** (sépalas, pétalas, estames e carpelos) começa pelo cálice e acaba no gineceu e segue, geralmente, a **regra de Hofmeister** (Ronse De Craene 2010): os novos primórdios, de qualquer uma das peças dos **órgãos da flor** (cálice, corola, androceu e gineceu), formam-se nos espaços mais amplos disponíveis entre os primórdios mais próximos já diferenciados (Figura 268). Por conseguinte, a primeira sépala costuma emergir no espaço mais distante da bráctea que axila a flor e, nas flores cíclicas, as pétalas alternam com as sépalas e os estames alternam com as pétalas.

ESPOROGÉNESE E GAMETOGÉNESE

Microsporogénese e microgametogénese

Estames com 4 sacos polínicos (tetrasporangiados) com 2 sacos por teca é uma condição ancestral nas angiospérmicas. Secundariamente, algumas famílias têm apenas uma teca e 2 sacos polínicos; *e.g.*, Cannaceae e malváceas Malvoideae *e* Bombacoideae. Os sacos polínicos são **esporângios ♂** (= **microsporângios**) porque a **microsporogénese**, *i.e.*, a formação dos esporos ♂ (= **micrósporos**), desenrola-se no seu interior. Cada **microsporócito** (*microsporocyte*) (= **célula mãe dos micrósporos** ou **célula mãe dos grãos de pólen**) dá origem, por meiose, no interior dos sacos polínicos, a 4 micrósporos, todos eles férteis. Os microsporócitos são diploides; os micrósporos haploides. Após a meiose, os micrósporos ficam, temporariamente, aglomerados em **tétradas** (grupos de 4). Os grãos de pólen imaturos, como antes haviam sido os microsporócitos, são durante algum tempo alimentados por um tecido especializado – o *tapetum* – que reveste o lóculo do saco polínico («Estrutura e função dos estames»).

Um grão de pólen uninucleado é um micrósporo maduro. Os grãos de pólen geralmente dispersam-se individualizados. Nas Ericaceae são libertados em tétradas, em algumas famílias em grupos de dois (díadas) e nas orquídeas e nas *Acacia* (Fabaceae) em massas compactas de pólen (**políadas**). As plantas produzem muito mais pólen do que primórdios seminais, pelas mesmas razões que os animais diferenciam mais espermatozoides do que óvulos: (i) o pólen é móvel e os estigmas ínfimos, portanto, a probabilidade de encontro dos sexos está positivamente correlacionada com o número de grãos

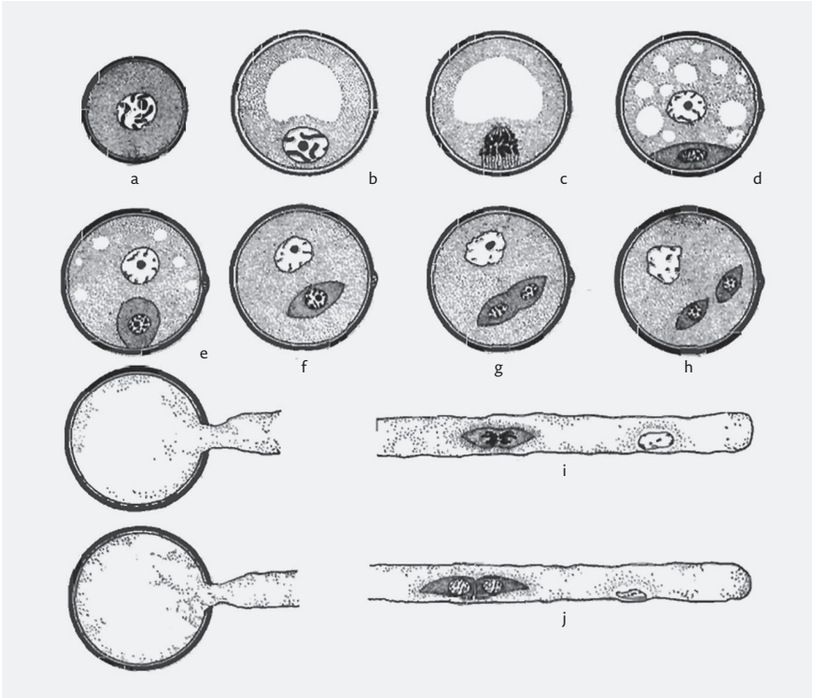


FIGURA 270
Microgametogénese. a) micrósporo maduro (grão de pólen uninucleado); b-c) estádios preparatórios da mitose do micrósporo; d) estádio de 2 células: célula vegetativa (em cima) e generativa (em baixo); e-f) célula generativa destaca-se da parede e integra-se no citoplasma da célula vegetativa; g-h) divisão da célula generativa e diferenciação dos gâmetas numa espécie de pólen tricelular; i-j) divisão da célula generativa no interior do tubo polínico numa espécie de pólen bicelular. [Maheshwari (1950).]

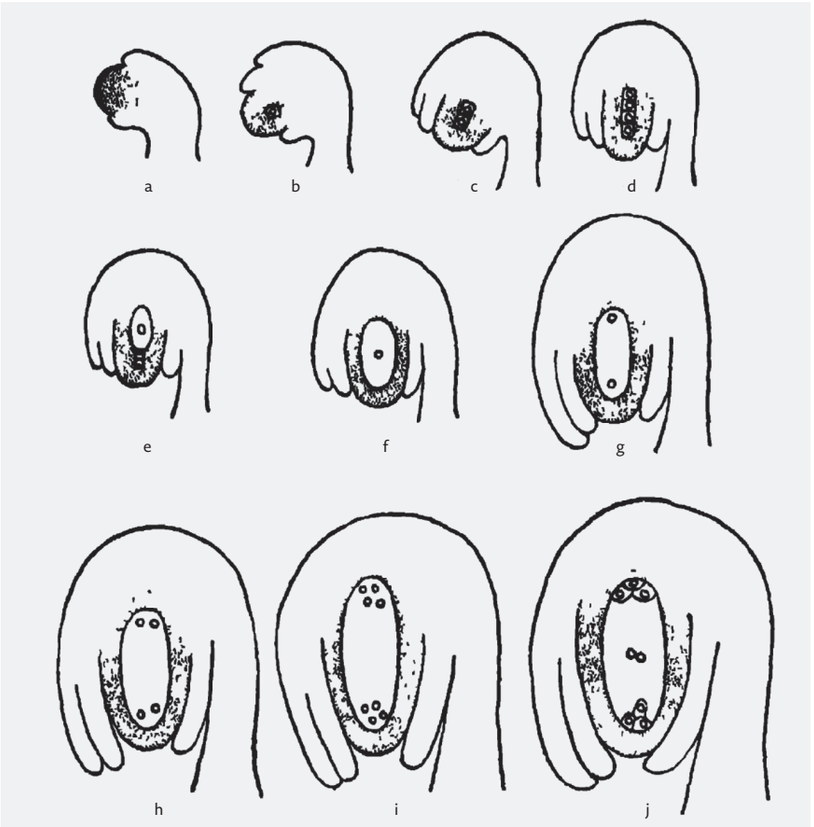


FIGURA 271
Megasporogénese e megametogénese. Representação muito simplificada da diferenciação do saco embrionário tipo *Polygonum* no interior de um ovário. a-b) diferenciação do megasporócito; c-d) meiose do megasporócito; e-f) degeneração de 3 megásporos e sobrevivência do megásporo calazal; g-i) diferenciação do saco embrionário; j) saco embrionário tipo *Polygonum* maduro. [Holman & Robbins (1939).]

de pólen libertados; (ii) a seleção de gâmetas ♂ geneticamente superiores faz-se através da competição entre os tubos polínicos no acesso aos primórdios seminais («Competição do pólen. Seleção de gâmetas»).

Nas angiospérmicas, a **microgametogénese** (diferenciação do microgametófito) resume-se a duas divisões celulares, sendo o **microgametófito** (**gametófito ♂**) constituído por apenas 3 células (Figura 270). Num primeiro passo, o micrósporo, protegido no interior de um invólucro de esporopolenina em formação, cinde-se por mitose em duas células também haploides: a **célula generativa**[3] (*generative cell*) e a **célula vegetativa** (= **célula do tubo**, *vegetative cell*), esta última de muito maior dimensão. Em 70% das angiospérmicas, o pólen é libertado sexualmente imaturo, com duas células (**pólen bicelular**). Nos restantes 30%, o pólen é libertado com três células (**pólen tricelular**), quando, ainda na antera, a célula generativa dá origem a duas **células espermáticas** (= gâmetas ♂) (Williams *et al.* 2014). Nos grãos de pólen bicelulares, a divisão da célula generativa verifica-se mais tarde, durante o alongamento do tubo polínico no interior do estilete da planta polinizada. Em ambos os casos, as células espermáticas, pouco depois da sua diferenciação, são incorporadas no citoplasma da célula vegetativa.

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 por **célula arquesporial** (*archesporial cell*). Esta célula distingue-se das restantes pelo tamanho, pelo citoplasma mais denso e pelo núcleo mais proeminente. Nas espécies com primórdios seminais tenuinucelados, a célula arquesporial alonga-se e polariza-se longitudinalmente, dando origem a um **megasporócito** (= **célula-mãe dos megásporos**, *megasporocyte*) (Simpson 2019). Nas angiospérmicas crassinuceladas, a célula arquesporial sofre uma mitose – a célula-filha situada no pólo calazal (mais interno, oposto ao micrópilo) converte-se num megasporócito, a célula-filha mais exterior diferencia-se na chamada **célula parietal**. A proliferação da célula parietal adiciona camadas de células ao nucelo formando-se um primórdio crassinucelado (Simpson 2019). Durante a **megasporogénese**, o **megasporócito** gera por meiose 4 megásporos. O destino dos quatro megásporos é variável, geralmente apenas sobrevive o megásporo calazal (Figura 271-C).

Três mitoses separam o **megásporo funcional** do megagametófito maduro. Estão descritas para cima de dez sequências de desenvolvimento do **saco embrionário** (= **gametófito ♀** ou **megagametófito**), *i.e.*, de tipos de **megagametogénese** nas angiospérmicas (Figura 271). Como referi na secção «Primórdio seminal», mais de 70% das angiospérmicas têm um saco embrionário tipo *Polygonum* constituído por 8 núcleos haploides e 7 células (Figura 190): (i) a **oosfera**, (ii) 2 **sinergídeas**, (iii) 1 **célula central** cenocítica com 2 núcleos (**núcleos polares**) e (iv) 3 **antípodas** (Figura 271-j). Nas angiospérmicas basais, o megagametófito tem quatro células e quatro núcleos, uma condição interpretada como ancestral (Friedman & Williams 2004). As outras variantes descritas na bibliografia são elaborações evolutivas posteriores do saco embrionário tipo *Polygonum* que não cabe aqui desenvolver.

SISTEMAS DE REPRODUÇÃO

Definição de sistema de reprodução

Sob a designação comum de **sistema de reprodução**, discuto em seguida alguns aspectos da expressão sexual (sistemas sexuais) e os sistemas de cruzamento, tendo por referência as plantas com flor. Na bibliografia, os sistemas de reprodução são abordados com vários níveis de detalhe e explicitados através de uma nomenclatura especializada, infelizmente nem sempre consistente.

Sistemas sexuais

O **sistema sexual** (*sexual system*) expressa a distribuição dos órgãos sexuais ao nível do indivíduo, da população ou cultivar (no caso das plantas cultivadas) de um dado *taxon*. No Quadro 43 estão resumidos os sistemas sexuais admitidos por Cruden & Lloyd (2005) no grande clado das plantas terrestres. ~70% das espécies de

angiospérmicas são homoicas, 20% monoicas e apenas 10% dioicas (Geber *et al.* 1999).

A monoicia e a dioicia evoluíram de forma independente para promover a alogamia em muitos grupos de plantas com flor ancestralmente homoicas (Figuras 272 e 273). São menos frequentes do que a homoicia porque envolvem custos energéticos elevados. Ao contrário das plantas homoicas, uma parte significativa dos indivíduos nas espécies dioicas ou das flores nas plantas monoicas não produz semente (por serem ♂).

A monoicia e a dioicia têm maior expressão em regiões áridas e noutros ambientes extremos onde parecem atribuir mais vantagens adaptativas do que nos climas mas benignos para a vida vegetal. Este padrão é bem evidente na flora do deserto do Namibe, no SO de Angola.

Outras formas de expressão sexual reduzem os custos da monoicia e da dioicia estritas mantendo níveis intermédios de alogamia; *e.g.*, diversas variantes da **poligamia** (indivíduos com flores hermafroditas e flores

QUADRO 43
Sistemas sexuais das plantas-terrestres (Cruden & Lloyd 2005).

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-		Ginomonoicia: [f.♀ + f.hermaf.]	Ginodioicia*: [f.♀] + [f.hermaf.], ou [f.♀] + [f.♂ + f.♀]
Tri-		Trimonoicia: [f.♂ + f.♀ + f.hermaf.]	Tridioicia*: [f.♂] + [f.♀] + [f.hermaf.], ou [f.♂] + [f.♀] + [f.♂ + f.♀]

Legenda: [ ] – indivíduo; f. – flor; hermaf. – hermafrodita.
* Em agronomia, é frequente designar por **ginoicas** as cultivares apenas com flores ♀.



FIGURA 272
Sistemas sexuais. Dioicia em *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). **A)** e **B)** flor ♂, *n.b.*: antóforo (indicado por uma seta). **C)** e **D)** flor ♀ com cinco estiletes livres. [Bragança; fotografias do autor.]

unissexuais; Quadro 43), uma condição muito frequente na natureza. Veremos, mais adiante, que as angiospérmicas desenvolveram vários mecanismos de promoção da alogamia alternativos, sem os custos da monoicia e da dioicia.

Os sistemas sexuais são particularmente diversos nas cucurbitáceas (Zang *et al.* 2006). A expressão dos sete sistemas identificados nesta família resulta de uma complexa interação entre a genética e o ambiente. As cucurbitáceas cultivadas demonstram bem a complexidade da sexualidade desta família de trepadeiras herbáceas. A melancia e muitas abóboras (*Cucurbita*) cultivadas são monoicas. As cultivares de pepino podem ser monoicas ou exclusivamente ♀ (ginoicas); as plantas exclusivamente ♀ são substancialmente mais produtivas do que as monoicas porque produzem um pepino por flor, em contrapartida, exigem solos muito férteis e a presença de plantas polinizadoras. A maioria das cultivares de meloeiro são andromonoicas ou trimonoicas. As primeiras flores do meloeiro são ♂; as flores ♀ e/ou hermafroditas diferenciam-se nos ramos laterais secundários ou terciários. O ramo primário é geralmente podado (capado na terminologia agronómica) acima da segunda folha verdadeira para acelerar a ramificação e o aparecimento de flores ♀ ou hermafroditas, e dessa forma antecipar e aumentar a produção de frutos.

Veremos no ponto «Coevolução polinizador animal-planta polinizada» que a figueira cultivada é uma espécie ginodioica, com cultivares constituídas por indivíduos exclusivamente ♀ (cultivares edíveis) e cultivares com síconos ♀ e ♂ (caprifigos). São também ginodioicos alguns tomilhos (*Thymus*, Lamiaceae). A androdioicia é muito menos frequente do que a ginodioicia. Alguns *Asparagus* (Asparagaceae) e certas solanáceas são androdioicas (Pannell 2002).



FIGURA 273
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. [Guiné-Bissau; fotografia do autor.]

Sistemas de cruzamento

Reconhecem-se dois tipos fundamentais de **sistemas de cruzamento** (*mating systems*[4]):

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

Nas plantas cultivadas propagadas vegetativamente (*e.g.*, árvores de fruto), a polinização cruzada refere-se à transferência de pólen entre plantas de diferentes cultivares (de diferentes genótipos). No estudo dos sistemas de cruzamento, considera-se que uma dada população ou espécie tem um **sistema de cruzamento misto** quando a **taxa de polinização cruzada** (*outcrossing rate*), *i.e.*, quando a proporção de sementes alogâmicas se situa no intervalo 0,2-0,8 (Goodwillie *et al.* 2005).

A autopolinização tem dois subtipos:

- **Geitonogamia** (*geitonogamy*) – polinização de flores com o pólen oriundo de outras flores do mesmo indivíduo;
- **Autogamia**[5] (= **polinização direta**; *autogamy*) – os primórdios seminais e o pólen envolvidos na fecundação procedem da mesma flor.

A proporção de sementes produzidas por polinização cruzada varia muito de espécie para espécie e entre populações da mesma espécie. Goodwillie *et al.* (2005) avaliaram a partir da literatura o sistema de cruzamento de 345 plantas com semente – concluíram que 44% das espécies estudadas eram alogâmicas, 42% tinham um sistema de cruzamento misto, e 14% optavam pela autopolinização. Embora ocorra um pico de frequência na alogamia, os sistemas mistos têm grande expressão porque constituem uma solução de compromisso, seletivamente vantajosa, que evita os riscos da autopolinização e da polinização cruzada perfeita descritos em seguida.

Os sistemas mistos são mais comuns nas plantas polinizadas por insetos do que na polinização pelo vento. As famílias de polinização cruzada perfeita ou quase apresentam, frequentemente, mecanismos especializados de polinização, flores zigomórficas e corola simpétala; *e.g.*, Balsaminaceae, Orchidaceae e muitas

Fabaceae. Correspondem a linhagens evolutivamente avançadas e muito diversas. As plantas com elevados níveis de autogamia geralmente têm corola actinomórfica e corola dialipétala (Lloyd & Schoen 1992). A autogamia está ainda associada a ciclos de vida anuais ou bienais, e a plantas com áreas de distribuição vastas (Razanajatovo *et al.* 2016). Retomo estas correlações mais à frente.

Vantagens e desvantagens da polinização cruzada

Os descendentes de eventos de autopolinização ou de cruzamentos entre indivíduos geneticamente próximos são, geralmente, mais débeis e produzem menos semente do que os descendentes de cruzamentos entre indivíduos não aparentados. No jargão da biologia evolutiva, diz-se que têm uma *fitness* darwiniana inferior relativamente às descendências de polinização cruzada (Quadro 9). Esta redução do sucesso reprodutivo de indivíduos e populações é designada por **depressão endogâmica**. Admite-se que a manifestação de genes deletérios recessivos, em consequência da diminuição da taxa de heterozigotia, será o mecanismo mais importante por detrás da depressão endogâmica. O aumento da taxa da autopolinização tem outro efeito nocivo: diminui a exportação de pólen, *i.e.*, a disponibilidade de pólen para a polinização cruzada. Este custo – o chamado **desconto de pólen** (*pollen discounting*) – e a depressão endogâmica têm efeitos independentes e multiplicativos no sucesso reprodutivo (Harder & Wilson1998). O conceito de desconto de pólen é complexo, por isso será geralmente omitido.

A polinização cruzada (i) desagrava os efeitos deletérios da depressão endogâmica, (ii) incrementa a variação genética à escala do indivíduo (heterozigotia dos indivíduos) e da população (nas componentes diversidade de alelos e heterogeneidade da sua abundância relativa), e (iii) aumenta a probabilidade de sucesso de mutações adaptativas (Wright & Spencer 2010). Por conseguinte, a produção de progénies superiores é, de imediato, uma das maiores **vantagens da polinização cruzada** (e dos mecanismos que a promovem). Por outro lado, a promoção da variação genética e do sucesso das mutações vantajosas acelera as taxas evolutivas por adaptação, aumenta o potencial evolutivo de populações e espécies, e reduz a probabilidade da sua extinção. Em suma, a polinização cruzada leva ainda mais longe as vantagens da sexualidade.

Os efeitos detrimentais da autopolinização e, implicitamente, as vantagens da polinização cruzada são uma poderosa força evolutiva. Os custos da autopolinização são tais que gerações sucessivas de cruzamentos autogâmicos podem conduzir uma linhagem à extinção (Barrett 2014). Consequentemente, a polinização cruzada é mais comum nas plantas com semente do que a autopolinização, e os mecanismos que a promovem diversos e abundantes. A *natureza detesta a perpetuação da autofecundação*, intuiu Darwin em 1876.

O simples facto de muitas plantas optarem pela autopolinização significa, porém, que a polinização cruzada nem sempre é a melhor opção. As vantagens da autopolinização sobrepõem-se às da alogamia quando os polinizadores ou outras plantas da mesma espécie (parceiros sexuais) são escassos. Por exemplo, as *Yucca* (Asparagaceae) neotropicais são autoincompatíveis na **área *core***[6] de distribuição e autocompatíveis na periferia, quando, por causas climáticas, começam a escassear os polinizadores naturais, microlepidópteros do género *Tegeticula* (Prodoxidae) (Dodd & Linhart 1994). A alogamia ameaça a segurança reprodutiva nas populações finícolas (localizadas nas franjas da área de distribuição). Assim acontece, também, em populações muito pequenas ou pouco densas (a probabilidade de encontro dos sexos é proporcional à densidade populacional), ou nas espécies de floração precoce (de ântese potencialmente anterior à emergência dos polinizadores). Por causas similares, a autopolinização é mais comum em plantas herbáceas anuais, sobretudo com populações de baixa densidade, do que nas plantas lenhosas e longevas (Barrett 2014). Estes exemplos caem na chamada **hipótese da segurança reprodutiva** (*reproductive assurance hypothesis*), originalmente formulada por Charles Darwin.

A **lei de Baker** é uma formulação empírica que hipotetisa que as espécies autogâmicas são, potencialmente, colonizadoras a longa distância mais eficientes do que as espécies alogâmicas (Baker 1955). Este acréscimo de eficiência deve-se à baixa probabilidade do polinizador se dispersar a longa distância em simultâneo com a planta polinizada, ou desta relação mutualista ser igualmente eficiente ao território de origem. A lei de Baker tem sido confirmada em estudos dos sistemas sexuais de plantas escapadas de cultura e naturalizadas, de carácter invasor ou não (Pannell *et al.* 2015).

A alogamia é eventualmente desvantajosa em populações finícolas distantes da área *core* da espécie ou em populações de ambientes extremos (*e.g.*, solos tóxicos derivados de rochas ultrabásicas) porque pode diluir adaptações ou quebrar combinações génicas vantajosas – causas não previstas na «hipótese da segurança reprodutiva» (Levin 2010). A autopolinização também é vantajosa em espécies invasoras ou que colonizam habitats muito instáveis, que só têm a ganhar em produzir rapidamente muitos descendentes, sem desperdiçar recursos em estruturas de promoção da alogamia. Quando o ambiente é muito estável (previsível) também não vale a pena investir na polinização cruzada porque a aquisição de variação genética é escassamente adaptativa.

A rigidez da estrutura genética expõe muitas espécies autogâmicas a ciclos repetidos de colonização-extinção.

Consequentemente, as espécies autogâmicas têm uma variação genética limitada ao nível da população, mas um grau de diferenciação elevada entre populações. Nas espécies alogâmicas sucede o inverso (Barrett 2014).

A transição da polinização cruzada para a autogamia ocorreu milhares de vezes, mas a sua reversão é rara, um indício de que a autogamia frequentemente representa um **beco sem saída evolutivo** (*evolutionary dead end*) (Barrett 2014). Os riscos de extinção associados à autopolinização prolongada são, porém, mitigados por quatro mecanismos. 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 por mutação, a tal «matéria-prima» da evolução (Walter & Briggs 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 repôr a variação genética (Razanajatovo *et al.* 2016, Linhart 2015).

Embora frequentemente tenham ancestrais alogâmicos, a maioria das plantas domesticadas é autogâmica (Zohary 2001). A autogamia tem aqui várias vantagens. A autogamia isolou prontamente as linhagens em via de domesticação dos seus ancestrais, e permitiu o seu cultivo na proximidade de indivíduos selvagens sem riscos de hibridação. Por outro lado, diferentes genótipos de espécies autogâmicas podem ser cultivados na proximidade uns dos outros, ou até misturados, sem pôr em causa a sua identidade varietal. São exemplos de plantas cultivadas autogâmicas o trigo-mole, a aveia, a cevada, o arroz, a ervilheira, o feijoeiro-comum, o linho ou o trevo-subterrâneo. O algodoeiro, o tomateiro e os pimentos são maioritariamente autogâmicos (produzem uma percentagem variável de sementes alogâmicas).

O centeio, o milheto e o milho são alogâmicos. O mesmo acontece com a maioria das plantas lenhosas cultivadas que, por isso, é muito heterozigótica e propagada por via assexuada («Reprodução assexuada»; Hartmann *et al.* 2014b). A preservação de cultivares de espécies alogâmicas propagadas por semente (*e.g.*, centeio, milho-graúdo e milheto) é difícil porque é preciso evitar, através de algum tipo de isolamento (*e.g.*, isolamento geográfico), a contaminação genética por parte de genótipos indesejáveis.

POLINIZAÇÃO

Conceitos de biologia floral e de polinização

A hipótese de que as flores promovem a dispersão do pólen por intermédio de vetores externos – *e.g.*, animais ou vento – e que só assim podem ser compreendidas foi originalmente formulada pelo botânico de língua alemã Christian Konrad Sprengel (1750-1816), em 1793. Até à publicação de Sprengel, as flores eram vistas como uma criação divina dirigida à satisfação dos sentidos da humanidade (Vogel 1996). Sprengel é o fundador de uma nova disciplina da botânica, a **biologia floral**. Os trabalhos de Charles Darwin (1862, 1876) incorporam esta disciplina na biologia da evolução das plantas. A biologia floral envolve duas grandes áreas de estudo: (i) os sistemas de reprodução e a (ii) biologia da polinização. No ponto anterior, estudaram-se os sistemas de reprodução; em seguida, abordo alguns tópicos de biologia da polinização.

A **polinização** consiste na transferência de pólen entre uma antera e um estigma nas angiospérmicas, ou entre um saco polínico e a abertura micropilar nas gimnospérmicas. Nos espermatófitos não há reprodução sexual sem polinização. A formação de embriões não sexuais – **embriões gametofíticos** ou **adventícios** –, por vezes, também necessita do estímulo provido pela germinação estigmática do pólen («Reprodução assexuada»). A polinização deficiente é a maior causa de insucesso reprodutivo nas plantas com flor. O papel chave deste processo na evolução da estrutura da flor e na biologia da reprodução de plantas com semente permite que, em última instância, a flor seja interpretada como uma adaptação à polinização.

Modos de autopolinização

Recordo que se reconhecem dois tipos fundamentais de sistemas de cruzamento: autopolinização e polinização cruzada. A autopolinização ocorre em condições naturais de quatro modos (Lloyd & Schoen 1992): (i) cleistogamia; (ii) autogamia facilitada; (iii) autogamia autónoma; e (iv) geitonogamia.

Cleistogamia

Nas angiospérmicas com flores hermafroditas, a libertação do pólen pelas anteras pode ocorrer antes (nas **flores cleistogâmicas**) ou depois da abertura das flores ao exterior (nas **flores casmogâmicas**). As flores cleistogâmicas têm uma morfologia especializada e autogamia obrigatória (ou quase). Geralmente, são pequenas, pouco coloridas e sem odor nem néctar; permanecem fechadas ao exterior durante a polinização e as suas anteras situam-se na proximidade dos estigmas.

A diferenciação de flores cleistogâmicas tem a vantagem de consumir menos recursos do que a produção de flores casmogâmicas porque o custo do pólen e das estruturas para atrair polinizadores é muito menor. Embora, na maioria das plantas, o pólen represente uma pequena parte da biomassa de todo o aparelho reprodutivo, é mais concentrado em nutrientes (*e.g.*, N e P) do que o perianto ou as sementes (Ashman 1994).

Foram identificadas pelo menos 693 espécies com flores cleistogâmicas, distribuídas por 50 famílias (Culley & Klooster 2007). As espécies ditas cleistogâmicas têm, num mesmo indivíduo, flores cleistogâmicas e flores casmogâmicas; na **cleistogamia obrigatória,** todas as flores são cleistogâmicas (Culley & Klooster 2007). O trigo-mole, o trevo-subterrâneo e o amendoim são plantas cleistogâmicas obrigatórias. Nas gramíneas casmogâmicas, as lodículas separam as glumelas na ântese; nas espécies cleistogâmicas, a morfologia das lodículas inviabiliza esta função. A cleistogamia obrigatória característica do trevo-subterrâneo implica que as suas populações naturais sejam constituídas por linhas puras e que as características genéticas das cultivares comerciais se mantêm após a sementeira (Katznelson 1974). Pela mesma razão, a probabilidade de ocorrerem trocas genéticas entre as populações indígenas e as cultivares melhoradas é diminuta.

Nas regiões com uma estação fria, as plantas de floração precoce estão expostas a condições meteorológicas imprevisíveis (*e.g.*, frio ou eventos de chuva intensa) que condicionam a disponibilidade de polinizadores e o sucesso reprodutivo. As violetas (*Viola*, Violaceae) são das primeiras plantas a florir na região Holártica. Várias espécies de violetas apresentam uma **casmogamia dimórfica** – resolveram a imprevisibilidade da disponibilidade de polinizadores no final do inverno/início da primavera produzindo flores cleistogâmicas e casmogâmicas em diferentes fases do seu desenvolvimento (Culley & Klooster 2007). As primeiras flores são grandes, alogâmicas e polinizadas por insetos; um pouco mais tarde, surgem umas flores mais pequenas, cleistogâmicas (Figura 274-B) (Beattie 1972). Para as violetas, as flores cleistogâmicas são um investimento reprodutivo de má qualidade, mas seguro.

A vulgaríssima beldroega (*Portulaca oleracea*, Portulacaceae) é um caso excecional, com linhagens de flores cleistogâmicas e outras de flores casmogâmicas (Figura 274-A). A frequência de indivíduos cleistogâmicos aumenta nas populações expostas a baixas temperaturas – uma observação coerente com a hipótese da segurança reprodutiva («Vantagens e desvantagens da polinização cruzada») (Furukawa *et al.* 2019).

Autogamia facilitada

Em muitas plantas com flor, o movimento dos polinizadores durante o trabalho de colheita de néctar e pólen facilita a transferência do pólen antera-estigma no interior da flor. A extensão da autogamia mediada pelo movimento dos insetos polinizadores depende da ocorrência de mecanismos de autoincompatibilidade, e da sobreposição temporal e espacial de estigmas recetivos e anteras maduras. Constatou-se ainda que a incidência da autogamia facilitada é maior nas flores visitadas por comunidades diversas de polinizadores do que nas flores com relações mutualistas especializadas.

Autogamia autónoma

Entende-se por **autogamia autónoma** a autopolinização espontânea causada pela proximidade espacial de anteras deiscentes e estigmas recetivos. Difere da autogamia facilitada por não envolver vetores. Quando ocorre antes da ântese – por exemplo, em condições climáticas desfavoráveis à abertura das flores (*e.g.*, tempo frio com tempo nublado) –, a autogamia autónoma assemelha-se à cleistogamia. Não esquecer que as flores cleistogâmicas se distinguem por possuírem adaptações particulares. A autogamia autónoma incrementa o sucesso reprodutivo quando, por alguma razão, a polinização cruzada falha. Em algumas plantas, movem-se partes



FIGURA 274
Cleistogamia. Duas espécies com flores cleistogâmicas: **A)** beldroega (*Portulaca oleracea*, Portulacaceae), **B)** *Viola suavis* (Violaceae); *n.b.*: flor casmogâmica à esquerda, e flor cleistogâmica à direita. [Fotografias do autor.]

da flor no final da ântese para facilitar a autopolinização (Figura 293). Por exemplo, a queda das corolas com estames epipétalos proporciona o contacto entre anteras e estigmas em algumas espécies (Hagerup cit. Lloyd & Schoen 1992). A explicação da abundância da epipetalia na natureza talvez passe por aqui.

Geitonogamia

A geitonogamia tem as propriedades ecológicas da polinização cruzada (*e.g.*, intervenção de polinizadores animais e a exposição aos mesmos condicionalismos meteorológicos da alogamia) e as características genéticas da autogamia (*e.g.*, risco de depressão endogâmica) (Lloyd & Schoen 1992). A ântese simultânea, total ou parcial, das flores de um indivíduo é um pressuposto da geitonogamia; a separação espacial de estigmas e estames (hercogamia, *v.i.*) não tem qualquer influência.

A probabilidade da geitonogamia é maior nas plantas isoladas distantes de outras plantas em flor, ou nas plantas com inflorescências ou flores chamativas e grandes, ricas em néctar. Vejamos o porquê. Quando a distância entre as plantas é grande, os custos energéticos das deslocações aumentam – os polinizadores não têm outra alternativa senão ficarem retidos nas poucas flores que têm à sua disposição (Waser 1986). As flores grandes e vistosas focam a atenção dos polinizadores porque estas características são frequentemente tomadas como um indicador da dimensão das recompensas (Delph 1996). A preferência por flores grandes poderá também estar relacionada com a fraca resolução dos olhos compostos dos insetos (Chittka & Raine 2006). A mesma argumentação aplica-se às inflorescências grandes e vistosas. Foi também provado que (i) o tempo de permanência de um polinizador numa flor é proporcional à quantidade de recompensa em néctar e (ii) que quanto maior a recompensa menor a distância percorrida e menor a probabilidade de mudar de indivíduo e de espécie de planta (Kadmon & Shmida 1992, Ohashi & Yahara 1999).

Para as plantas é vantajoso atrair polinizadores, mas quanto maior a atratividade das flores ou das inflorescências, maiores os riscos de geitonogamia (nas espécies autocompatíveis) e de **oclusão do estigma** (*stigma clogging*)[7] com pólen autoincompatível (nas espécies autoincompatíveis) (de Jong *et al.* 1993, Robertson & Macnair 1995). Este *trade-off* evolutivo é uma das forças por detrás da evolução dos sistemas de autoincompatibilidade e de outros mecanismos de promoção da alogamia adiante descritos. A geitonogamia teve um enorme impacto na evolução da morfologia e da fisiologia da flor.

A polinização biótica está mais correlacionada com níveis superiores de autopolinização do que a polinização abiótica, sendo a geitonogamia, provavelmente, o modo de autopolinização mais frequente na natureza (Lloyd & Schoen 1992). A geitonogamia (e a componente de autopolinização dos sistemas de cruzamentos mistos) será, em muitos casos, um custo não adaptativo que as plantas têm de pagar para atraírem polinizadores (Barrett 2014).

Nas plantas autocompatíveis, a geitonogamia seria ainda mais comum se os polinizadores animais não partilhassem o hábito de visitar uma pequena fração das flores disponíveis numa inflorescência e, em seguida, mover-se para outra inflorescência eventualmente localizada numa planta vizinha (Pyke 1978b, Kadmon & Shmida 1992). Em condições naturais, a geitonogamia nas plantas autocompatíveis é mitigada por mais três mecanismos ao nível do polinizador: (i) o arrastamento do pólen, (ii) alguns aspetos do comportamento forrageador dos polinizadores (*e.g.*, constância floral e movimento nas inflorescências), e (iii) as enormes necessidades em néctar e pólen dos polinizadores. O arrastamento do pólen e o **comportamento forrageador** (*foraging behaviour*)[8] dos polinizadores (sobretudo das abelhas) ajudam a explicar por que razão tantas espécies sem mecanismos de promoção da alogamia investem em flores muito atrativas ou em inflorescências densas com muitas flores, e/ou produzem grandes quantidades de néctar (Robertson 1992). Adio para o ponto «Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores» uma explicação mais profunda do seu funcionamento.

Teoricamente, os riscos de geitonogamia são maiores nas plantas de grande dimensão (*e.g.*, em árvores). Foi demonstrado em amendoal que as trocas de pólen mediadas pelas abelhas ocorrem, maioritariamente, entre flores da mesma árvore ou entre árvores adjacentes pertencentes à mesma cultivar (Jackson 1996). Consequentemente, nos pomares de fruteiras autoincompatíveis é preciso o maior cuidado na proporção entre **cultivares base** (dirigidas à produção de fruto) e **cultivares polinizadoras**, e na sua disposição espacial. A proporção de árvores polinizadoras, e a proximidade destas à cultivar base, tem de ser bem maior nas plantas entomófilas do que nas árvores autoincompatíveis polinizadas pelo vento, como a nogueira-europeia. O elevado risco de geitonogamia nas árvores explica a elevada frequência de árvores monoicas e dioicas (em relação às plantas de menor porte) em muitas regiões do globo.

Mecanismos de promoção da autopolinização

De acordo com o que ficou dito nos pontos anteriores, a autopolinização é facilitada pela hermafroditia, actinomorfia, cleistogamia, ausência de estruturas que isolem os estigmas das anteras, proximidade entre as anteras e o pistilo, deiscência introrsa, maturação simultânea dos órgãos sexuais ♀ e ♂, e ausência de mecanismos de incompatibilidade. Na ausência de mecanismos de promoção da alogamia, flores e inflorescências atrativas incrementam a incidência da autopolinização.

Polinização cruzada

Em condições naturais, os estigmas das flores não especializadas são polvilhados com uma mistura heterogénea de pólenes de diferentes proveniências, na qual geralmente preponderam pólenes coespecíficos. Cativar os polinizadores com uma profusão de flores e gordas recompensas garante o abastecimento em pólen, mas incrementa a probabilidade de autopolinização. Consequentemente, a seleção natural trabalhou, em muitos grupos de plantas, **mecanismos de promoção da polinização cruzada**.

A promoção da alogamia nas angiospérmicas envolve, em diferentes combinações, diversos mecanismos, que funcionam em sentido oposto aos que facilitam 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) mecanismos de seleção de polinizadores. A expressão sexual foi estudada anteriormente; e os sistemas de polinização e os mecanismos de seleção de polinizadores são abordados um pouco mais à frente («Vetores e sistemas de polinização», «Seleção de polinizadores ao nível da flor»). Segue-se uma curta análise dos quatro mecanismos restantes.





FIGURA 275

Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia

A **hercogamia**[9] consiste na separação espacial de estigmas e estames. Vários mecanismos promovem esta separação, por exemplo, (i) a presença de estruturas físicas especiais (*e.g.*, hipanto nas rosáceas e rostelo na flor das orquídeas [Orchidaceae]), (ii) estames e pistilos de diferentes tamanhos ou (iii) anteras deiscentes para o exterior (anteras extrorsas) (*e.g.*, lírios [*Lilium*, Liliaceae]) (Figura 275-A).

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

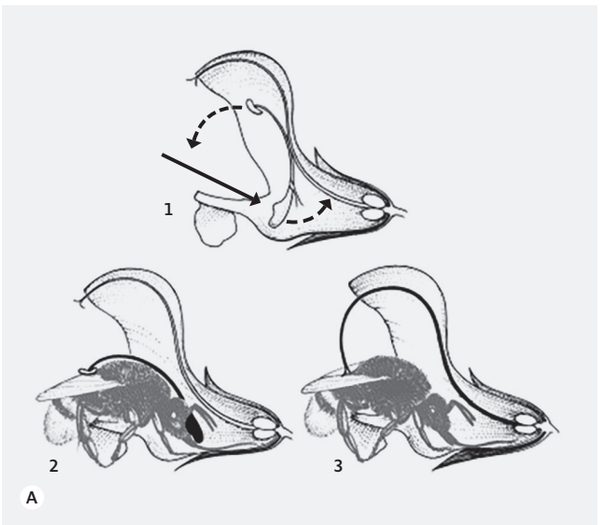






FIGURA 276

FIGURA 275
Hercogamia e dicogamia.
A) Anteras dorsifixas extrorsas mais compridas do que o pistilo em *Lilium martagon* (Liliaceae).
B) Espigas de *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), uma espécie protogínica. [Fotografias do autor.]

FIGURA 276
Dicogamia em *Salvia pratensis* (Lamiaceae).
A) Representação da secção longitudinal da flor: 1 – sistema de alavanca dos estames; 2 – estames de uma flor jovem pressionados por um polinizador (o inseto liba néctar na base do tubo da corola ao mesmo tempo que é carregado com pólen no dorso); 3 – flor mais velha funcionalmente ♀ (estames não representados da figura).
B) Polinização por *Bombus terrestris* (Apidae): A – flor funcionalmente ♂; B – flor funcionalmente ♀.; *n.b.*: a colocação do pólen no dorso do tórax, uma região do corpo de difícil limpeza. [A) Meeuse & Morris cit. Claßen-Bockhoff *et al.* (2004); B) cortesia de Petra Wester (Koch *et al.* (2017).]

ao desfasamento temporal na maturação dos órgãos sexuais ♀ e ♂ em flores hermafroditas. Na natureza correm dois tipos fundamentais de dicogamia:

- **Protandria** – ântese anterior à maturação dos estigmas; *e.g.*, Asteraceae, *Digitalis* e a maioria das Lamiaceae;
- **Protoginia** – estigmas recetivos antes da ântese; *e.g.*, abacateiro e *Plantago* (Plantaginaceae) (Figura 275-B).

A protandria é muito mais frequente do que a protoginia porque é mais eficiente a promover a polinização cruzada do que a protoginia («Arrastamento do pólen. Comportamento forrageador das abelhas e de outros himenópteros polinizadores»; Harder *et al.* 2000).

Nas labiadas evoluíram vários sistemas mecânicos muito elaborados de dicogamia (Figura 276). Nas *Salvia* (Lamiaceae) – um género melitófilo dicogâmico –, os estames desenham uma pequena alavanca apoiada num fulcro. A pressão realizada pelas **abelhas** polinizadoras na base dos estames das flores jovens movimenta a alavanca, e obriga as anteras a roçarem e a depositarem pólen no dorso do inseto. Nas flores mais velhas, os estames deixam de reagir à pressão e o estilete encurva-se; os insetos que aterrem no lábio inferior em busca de néctar impelem o movimento do estilete que roçará no seu dorso (Claßen-Bockhoff *et al.* 2004). As flores das *Salvia* são protândras, i.*e.*, as flores mais jovens são funcionalmente ♂ e as mais velhas funcionalmente ♀.



FIGURA 277
Distilia em *Primula acaulis* (Primulaceae). As abelhas de língua comprida contactam facilmente com os estames das flores de estiletes longos; o pólen fica retido na língua à altura certa para polinizar as flores de estilete curto. O pólen das flores de estilete curto é transportado na cabeça dos polinizadores sejam eles de língua curta ou comprida, sendo, *a posteriori*, tendencialmente capturado por indivíduos de estiletes longos (Deschepper *et al.* 2018). Portanto, a distilia promove a polinização cruzada, e reduz os riscos de oclusão do estigma e o desconto do pólen. [Fotografia do autor.]

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

A hercogamia e a dicogamia são eficientes a prevenir a autogamia, mas ineficazes a evitar geitonogamia. A polinização cruzada absoluta só é conseguida na dioicia e com sistemas de autoincompatibilidade estritos.

A dispersão da floração ao longo do tempo (assincronia da ântese) ao nível do indivíduo ou da população parece ser um importante (terceiro) mecanismo temporal de promoção da alogamia. O escalonamento temporal



FIGURA 278
Tristilia. As populações naturais sul-africanas de *Oxalis pes-caprae* (Oxalidaceae) são tristílicas e reproduzem-se por via sexual e assexual (bolbilhos). Na maioria das populações invasoras, por exemplo, na Bacia Mediterrânica, ocorre apenas um dos três morfos, reproduzindo-se, por isso, exclusivamente de forma assexuada (Castro *et al.* 2007). [Cortesia de João Loureiro e Sílvia Castro.]

da floração promove também a polinização a longa distância, aumentando a probabilidade de cruzamentos entre indivíduos geneticamente distantes, com ganhos de *fitness* (Kitamoto *et al.* 2006).

Sistemas de autoincompatibilidade

Os pistilos das plantas com **sistemas de autoincompatibilidade** (*plant self-incompatibility systems*) são capazes de distinguir o seu próprio pólen do de outros indivíduos não aparentados. Os indivíduos portadores de combinações genéticas incompatíveis quando trocam pólen entre si não produzem sementes porque a germinação estigmática do pólen, o crescimento do tubo polínico, a fertilização dos primórdios seminais ou o desenvolvimento do embrião são neutralizados pela planta recetora. As plantas hermafroditas **autoincompatíveis** dizem-se também **autoestéreis**; as plantas autogâmicas e geitonogâmicas são, necessariamente, **autocompatíveis** (= **autoférteis**).

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

- **Sistemas de autoincompatibilidade heteromórfica** – aliam um mecanismo fisiológico a um mecanismo morfológico de prevenção da autopolinização;
- **Sistemas de autoincompatibilidade homomórfica** – o mecanismo fisiológico de autoincompatibilidade não tem uma expressão morfológica.

A **heterostilia** é, de longe, o mecanismo morfológico com mais frequência associado à autoincompatibilidade heteromórfica – quase todas as plantas heterostílicas são autoincompatíveis. Nas populações das espécies heterostílicas coabitam dois (**distilia**) ou três (**tristilia**) tipos morfológicos de flor (**morfos**), que condicionam as trocas de gâmetas entre indivíduos. Nas plantas distílicas coexistem indivíduos com flores de estames longos e pistilo curto, e indivíduos com flores de estames curtos e pistilos longos (Figura 277). As polinizações compatíveis verificam-se apenas entre indivíduos com anteras e estigmas do mesmo comprimento. 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 é substancialmente mais rara e não será aqui discutida; observa-se em *Lythrum salicaria* (Lythraceae) e em várias *Oxalis* (Oxalidaceae) (Figura 278) (Charlesworth 1979). As características genéticas da autoincompatibilidade heteromórfica e da autoincompatibilidade homomórfica esporofítica são similares (*v.i.*; Ganders 1979).

QUADRO 44
Sistemas de autoincompatibilidade homórfica

Tipo	Exemplos
Autoincompatibilidade gametofítica	Planta dadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S2 → grãos de pólen S1 ou S2 → todos os tubos polínicos bloqueados → não ocorre formação de semente. Planta dadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S3 → grãos de pólen S1 ou S2 → S1 bloqueado, S2 formação de tubo polínico → descendência S2S1 e S2S3. Planta dadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S3S4 → grãos de pólen S1 ou S2 → todos os tubos polínicos potencialmente viáveis → descendência S1S3, S1S4, S2S3 e S2S4.
Autoincompatibilidade esporofítica	Planta dadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S2 → grãos de pólen S1 ou S2, mas com expressão simultânea dos dois alelos → tubos polínicos bloqueados → não ocorre formação de semente. Planta dadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S1S3 → grãos de pólen S1 ou S2, mas com expressão simultânea dos dois alelos → tubos polínicos bloqueados → não ocorre formação de semente. Planta dadora de pólen S1S2 x planta recetora de pólen S3S4 → grãos de pólen S1 ou S2, mas com expressão simultânea dos dois alelos → todos os tubos polínicos potencialmente viáveis → descendência S1S3, S1S4, S2S3 e S2S4.

Nas angiospérmicas são frequentes dois sistemas de autoincompatibilidade homomórfica, regulados por um único *locus* (*locus S*) polimórfico (alelos S1, S2, S3, etc.) (Quadro 44, Figura 280)[10]. Na **autoincompatibilidade gametofítica** apenas um dos alelos da planta-mãe dos gâmetas ♂ é expresso no pólen. Para haver produção de sementes é preciso que o alelo presente no grão de pólen esteja ausente da planta que o acolhe. Este tipo de incompatibilidade é frequente nas famílias Fabaceae, Fagaceae, Papaveraceae, Poaceae, Rosaceae e Solanaceae. Na **autoincompatibilidade esporofítica**, a produção de sementes é barrada quando qualquer um dos genes presentes no dador de pólen está presente na planta polinizada. Embora o gametófito ♂ seja haploide, neste sistema, ambos os alelos (caso a planta seja heterozigótica) do esporófito que cede o pólen estão expressos no pólen. A autoincompatibilidade esporofítica é frequente nas Asteraceae, Betulaceae, Brassicaceae e Convolvulaceae.



FIGURA 279
Dicogamia no abacateiro. **A e B)** Flores funcionalmente ♀. **C e D)** Flores funcionalmente ♂. Na fase ♀, os estigmas estão recetivos, e os estames defletidos, intactos. Na fase ♂, o estigma entra em senescência e ganha uma cor acastanhada, e os estames erguem-se e libertam o pólen. *N.b.*: flores trímeras com dois verticilos de estames de deiscência valvar (por janelas), o exterior com seis estames férteis, e o interior com três estames férteis que alternam com 3 estaminódios de cor amarela, transformados em nectários. [Cortesia de Carlos de la Torre.]

Muitas espécies têm uma autoincompatibilidade estrita (total), conforme foi até agora explicitado. Nas plantas com autoincompatibilidade parcial (*partial self-incompatibility*)[11], a quantidade e a qualidade da semente são deprimidas com pólen geneticamente próximo, *i.e.*, demonstram uma variação quantitativa na eficácia do sistema de autoincompatibilidade. Nestas plantas, a expressão variável dos genes de autoincompatibilidade deve-se à natureza dos alelos S, a genes modificadores ou a uma sensibilidade intrínseca a determinadas condições exteriores (*e.g.*, temperatura) ou internas (*e.g.*, idade das flores e presença de frutos em desenvolvimento) (Levin 1996). Por exemplo, cerca de 10% das espécies de compostas são parcialmente autoincompatíveis (Ferrer & Good-Avila 2007).

Os sistemas de autoincompatibilidade são exclusivos das angiospérmicas – *n.b.*: a seleção dos tubos polínicos é realizada por um tecido esporofítico (2n) feminino, constituído pelos tecidos do estigma e do estilete, ausente nas gimnospérmicas. Foi sugerido que, além da proteção dos primórdios seminais, a evolução de carpelos fechados é uma consequência das vantagens seletivas atribuídas pelos sistemas de autoincompatibilidade, enquanto mecanismo de promoção da polinização cruzada (Zavada & Taylor 1986). Foi também sugerido que a dicogamia ou os sistemas de autoincompatibilidade foram um pré-requisito para a evolução de estróbilos bissexuais, dos quais a flor é o melhor exemplo (Batman *et al.* 2011), e que os sistemas de autoincompatibilidade contribuíram para a radiação das angiospérmicas no início do Cretácico (Zavada & Taylor 1986).

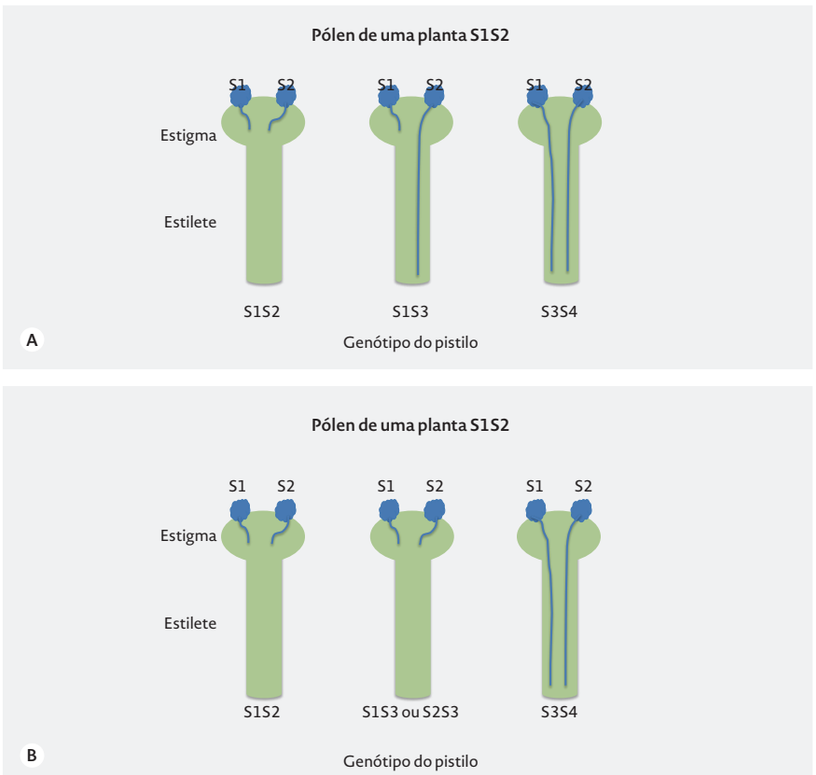


FIGURA 280
Sistemas de autoincompatibilidade homomórfica. A) Autoincompatibilidade gametofítica. **B)** Autoincompatibilidade esporofítica. [Original inspirado em diversas fontes.]

Os sistemas de autoincompatibilidade têm grande importância prática agrícola, sobretudo em arboricultura. Os pomares comerciais concentram o mesmo clone (genótipo) em vastas áreas por razões económicas; *e.g.*, diminuição dos custos de colheita e processamento, e dos tratamentos fitossanitários. Para aumentar a produtividade e a qualidade dos frutos, usam-se cultivares polinizadoras, compatíveis e de floração coincidente com o clone comercial (cultivar base); *e.g.*, em macieira, pereira e amendoeira. As nespereiras e as amendoeiras cultivadas em jardim não dão muitas vezes fruto porque não têm plantas compatíveis próximas.

Xenia e metaxenia

Foi demonstrado que a polinização cruzada pode aumentar a produção e a qualidade de frutos e sementes em plantas autocompatíveis, cultivadas ou não domesticadas. O efeito da origem do pólen nas características de frutos e semente divide-se em dois tipos: xenia e metaxenia (Denney & Martin 1990). A **xenia** refere-se ao efeito do pólen nas propriedades do embrião e do endosperma, *i.e.*, nas partes do diásporo produzidas a partir de uma singamia. A xenia está relacionada com o fenómeno da depressão endogâmica antes enunciado.

A **metaxenia** compreende os efeitos do pólen no fruto ou nas partes de origem maternal da semente (tegumento e perisperma). Por exemplo, foi provado que a qualidade do pólen afeta a cor dos citrinos, castanhas, uvas, maçãs, dióspiros e peras, o teor em açúcares e o diâmetro de maçãs e pêssegos, e as datas da maturação do algodoeiro e do pistácio (Denney 1992). Embora o pessegueiro seja uma planta autogâmica, só é possível obter boas produções promovendo a polinização cruzada com a cooperação de abelhas polinizadoras. As cultivares autocompatíveis de amendoeira também beneficiam da presença de abelhas. Nestas espécies, a alogamia aumenta o vingamento (retenção dos frutos após a fecundação) (Torre Grossa *et al.* 1994).

Vetores e sistemas de polinização

Depois de maturados, os grãos de pólen disseminam-se em tétradas[12], aglomerados em grande número (*e.g.*, polinídias das orquídeas) ou isoladamente (condição mais frequente). Nas flores autogâmicas, o pólen acede ao estigma por gravidade (condição mais frequente), pelo contacto direto das anteras com os estigmas ou é transportado no interior da flor pelo vento ou por vetores animais (**autogamia facilitada**). A polinização cruzada depende da ação de **vetores polínicos** (= **agentes polínicos**)[13]. O conceito de **sistema de polinização** (= **mecanismo ou modo de polinização**; *pollination system*) expressa a estratégia de polinização evolutivamente adquirida pela planta polinizada. Os sistemas



FIGURA 281

Anemofilia e zoofilia. A) Ornitofilia: *Cinnyris bifasciatus* (Nectariniidae), uma ave nectarívora em ação. **B) Ornitofilia:** *Brugmansia sanguinea* (Solanaceae) é polinizada no habitat natural por beija-flores, porém, a maior parte das espécies do género serve-se de borboletas noturnas (falaenofilia), libertando um forte odor ao entardecer. **C) Quiropterofilia:** Árvore-da-salsicha (*Kigelia africana*, Bignoniaceae). **D) Quiropterofilia:** *Ceiba pentandra* (Malvaceae, Bombacoideae). **E) Cantarofilia:** *Cistus laurifolius* (Cistaceae) visitado por *Lobonyx aeneus* (Coleoptera, Prionoceridae). **F) Miofilia:** a inflorescência de *Amorphophallus rivieri* (= *A. konjac*), uma arácea proveniente do E da Ásia liberta um odor desagradável que atrai moscas polinizadoras; o género *Amorphophallus* inclui a planta com a maior inflorescência não ramificada do mundo, o *A. titanum*. **G) Miofilia:** *Eupeodes corollae* (Diptera, Syrphidae) num capítulo de uma composta; *n.b.*: a densidade das flores nos capítulos impede o acesso dos insetos aos ovários. **H) Psicofilia:** *Ochlodes sylvanus* (Hesperidae) a libar *Echium rosulatum* subsp. *rosulatum* (Boraginaceae). **I) Melitofilia:** o alecrim (*Salvia officinalis*, Lamiaceae) é polinizado por abelhas e insetos afins; a flor da imagem é funcionalmente ♂. **J) Anemofilia:** *Betula celtiberica* (Betulaceae), visíveis um amento ♀ na ântese (em baixo) e um amento ♂ imaturo (em cima). **Anemofilia:** Amentos ♂ **(K)** e ♀ **(L)** de *Salix atrocinerea* (Salicaceae). [A) cortesia de António Martins (Angola); C) Lubango, Angola; D) Guiné-Bissau; G) cortesia de André Marques ; H) cortesia de Ernestino Maravalhas; restantes fotografias do autor.]

de polinização são tradicionalmente classificados em função do vetor polínico (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 ou do vento. Das muitas angiospérmicas **aquáticas** (suspensas na superfície ou no interior da massa de água, enraizadas ou não) e **semiterrestres** (de ambientes húmidos, não suspensas na água), só uma pequena fração tem a água como vetor de polinização. A hidrofilia é invulgar na natureza, e mais frequente entre as monocotiledóneas (Figura 282). Na **epi-hidrofilia**, o pólen (*e.g.*, *Callitriche* e *Potamogeton*) ou as 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 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 a mais comum (Figura 281-J,K,L). Famílias tão significativas como as poáceas, as ciperáceas, as juncáceas, as salicáceas ou as fagáceas são total ou maioritariamente anemófilas. A zoofilia é mais frequente em número de espécies; a anemofilia ganha relevância se se tomar em consideração que as comunidades pratenses dominadas por gramíneas (*inc.* tundra) cobrem cerca de 40,5% da superfície emersa do globo (White *et al.* 2002).

A polinização anemófila é secundária nas angiospérmicas, *i.e.*, desenvolveu-se em linhagens primitivamente entomófilas, pelo menos 68 vezes (Linder 1998). Pelo contrário, é um carácter ancestral (plesiomorfia) nas gimnospérmicas. A migração para a polinização anemófila é óbvia em alguns grupos de plantas predominantemente entomófilos; *e.g.*, freixos (*Fraxinus*) nas Oleaceae ou *Sanguisorba* nas Rosaceae. Alguns clados anemófilos retornaram à entomofilia; *e.g.*, os ancestrais dos *Buxus* (Buxaceae) eram polinizados pelo vento.

A polinização anemófila tem vantagens. A polinização a longa distância é mais provável do que na zoofilia, e a viagem do pólen é independente das contingências da ecologia de um polinizador animal (*e.g.*, sensibilidade ao frio e à velocidade do vento). O perianto das flores anemófilas é nulo ou muito simplificado, barato em recursos, para não interferir na dispersão e captura do pólen.

Na polinização biótica, o pólen é colocado diretamente no estigma pelo vetor animal; na polinização anemófila, não há forma de dirigir o movimento do pólen para o estigma, pelo menos, a longa e média distâncias. Os estigmas longos, a concentração das inflorescências na extremidade de ramos flexíveis e a ântese anterior ao abrolhamento das folhas (nas espécies caducifólias) não evitam um desperdício imenso de pólen porque os estigmas exploram uma parte ínfima do volume de ar atravessado pelo pólen. Os riscos de autopolinização são elevados,



FIGURA 282
Hidrofilia.
A e B) Epi-hidrofilia – as flores ♀ de *Vallisneria spiralis* (Hydrocharitaceae) atingem a superfície suspensas num longo pedúnculo espiralado; as flores ♂ destacam-se de inflorescências ♂ submersas, sobem livres a coluna de água e, quando suspensas à superfície, flutuam arrastadas pela água ao encontro das flores ♀. **B) hipo-hidrofilia** – flores ♀ de *Zannichellia peltata* (Zannichelliaceae). [A) cortesia Udo Schwarzer; B) figura clássica de Kerner von Marilaun (1902); C) cortesia de Jael Palhas.]

razão pela qual a incidência da dioicia e da dicogamia perfeitas é tão elevada nas plantas anemófilas (Lloyd & Schoen 1992). Por outro lado, a seleção de gâmetas é menos eficaz nas plantas anemófilas do que na zoofilia («Competição do pólen. Seleção de gâmetas»; Mulcahy & Mulcahy 1987). E as plantas anemófilas estão, ainda assim, sujeitas a sérias contingências climáticas; *e.g.*, chuva, total ausência de vento ou ventos excessivos.

As plantas anemófilas não têm outra alternativa senão produzir massas imensas de pólen que comprometem o investimento em primórdios seminais e sementes. «Com a ajuda dos sentidos e dos instintos dos insetos, o pólen seria transportado com incomparável maior segurança do que através do vento», escrevia Darwin (1876). Se os custos da produção de pólen são tão elevados, por que razão existem tantas plantas anemófilas? Para evoluir, a polinização pelo vento tem de conferir mais vantagens do que a polinização biótica. Julga-se que a anemofilia é vantajosa em habitats de vegetação esparsa com poucos riscos de chuva na altura da polinização, em particular, nas regiões extratropicais (Culey *et al.* 2002). Numa floresta tropical densa, a anemofilia é, obviamente, de pouca valia.

Polinização biótica

A revisão sistemática de Ollerton *et al.* (2011) mostra que 87,5% das espécies de angiospérmicas são polinizadas por animais – **polinização biótica** (= **polinização zoófila**; *biotic pollination*). A proporção de espécies zoófilas aumenta de *ca.* 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 não está bem compreendida, mas poderá estar relacionada com a ineficiência da anemofilia em ambientes florestais densos e a espantosa diversidade biológica dos ecossistemas lenhosos tropicais. Nas regiões tropicais são também mais frequentes plantas com tipos especializados de polinização; *e.g.*, plantas polinizadas por um único tipo funcional de polinizador, como sejam as aves ou os esfingídeos (borboletas da família Sphingidae) (Ollerton *et al.* 2011).

A identidade dos vetores polínicos animais é determinada com base em três critérios: (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); (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 bibliografia é unânime: os insetos são o grupo animal com interações mais diversas e complexas com as plantas com flor («Polinização entomófila»). A polinização por morcegos e, sobretudo, por aves tem alguma expressão nos trópicos. Nas Américas e em África, evoluíram de forma independente dois grupos de aves nectarívoras (que se alimentam de néctar) polinizadoras, respetivamente, as famílias Trochilidae e Nectariniidae, popularmente conhecidas por beija-flores (Figura 281-A). A similaridade morfológica das aves destas duas famílias de aves é um conhecido exemplo de convergência evolutiva. Estão ainda descritos casos de polinização por moluscos, répteis e até por mamíferos.

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 («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 ganhos de eficácia e eficiência da polinização e da polinização cruzada. Em resumo, mais e melhores recompensas traduzem-se, eventualmente, num acréscimo da *fitness* da planta polinizada, o critério sobre o qual trabalha a evolução por adaptação (Ohashi & Yahara 1999).

Dois tipos fundamentais de recompensa alimentar:

- Néctar – o néctar é essencialmente uma fonte de energia para os polinizadores; a concentração em açúcar do néctar está correlacionada com o tipo de polinizador;
- Pólen – o pólen fornece lípidos e proteínas; 8–10% das angiospérmicas oferecem pólen como única recompensa (Buchmann 1983).



FIGURA 283
Polinização biótica entomófila.
Polinização de orquídeas do género *Gongora* por abelhas da tribo Euglossinae (Apidae).
A) *Gongora* sp. (Orchidaceae).
B) Abelha Euglossinae em pleno ato de polinização; *n.b.*: tíbias espessadas no interior das quais são armazenadas fragrâncias produzidas pelas orquídeas. [Cortesia de Ian Morton.]

Refiro ainda três tipos menos frequentes de recompensa. O consumo de peças da flor está associado a relações mutualistas pouco evoluídas (*e.g.*, polinização cantarófila de muitas magnoliídeas), sendo os estames as mais consumidas. Algumas espécies recompensam os seus polinizadores com habitat e nutrientes para as larvas (*nursery pollination*), como adiante descrevo a respeito da polinização nos *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 Euglossinae (Apidae). Estas fragrâncias são acumuladas num órgão especial nas patas posteriores para depois serem utilizadas em paradas nupciais (Figura 283) (Ramírez *et al.* 2011).

Para cativar a atenção dos polinizadores não basta oferecer recompensas, é preciso mostrar que elas existem. As plantas zoófilas servem-se de sinais olfativos, visuais ou tácteis para publicitar a sua presença junto da comunidade de vetores animais.

Os insetos têm um sentido do olfato apurado porque dele dependem para localizar e reconhecer parceiros sexuais, descobrir alimentos e locais adequados para a oviposição, e para escapar a predadores e parasitoides (*e.g.*, detetar a libertação de sinais de alarme por indivíduos coespecíficos). Os sinais olfativos captam a atenção dos insetos polinizadores a longa distância. O olho composto dos artrópodes é menos capaz do que o olho dos vertebrados, mesmo assim, os insetos distinguem e aprendem cores, tamanhos e formas. No ato da polinização entomófila, a visão atua a curta distância e complementa os sinais olfativos. Os sinais tácteis atuam com o inseto pousado na flor.

As aves respondem sobretudo a sinais visuais porque são pouco sensíveis ao odor. Consequentemente, as plantas ornitófilas são geralmente espampanantes e sem cheiro (Figuras 288 e 281-B). Os morcegos polinizadores integram o sentido do olfato com a ecolocalização (Gonzalez-Terrazas *et al.* 2016). O odor atrai os morcegos a longa distância. Os sinais de sonar fornecem informação detalhada sobre a localização e a posição das flores – as plantas quiropterófilas refletem intensamente ultrassons emitidos pelos morcegos (von Helversen & von Helversen 2003).

Os **sinais olfativos** são libertados a partir de osmóforos, normalmente, sediados no perianto (*e.g.*, na coroa dos *Narcissus*). São constituídos por substâncias voláteis de composição química variável consoante as espécies polinizadoras; *e.g.*, odores doces para atrair abelhas, ou semelhantes a proteínas em decomposição (odor a carne podre) para atrair moscas. Foi proposto que as fragrâncias florais evoluíram antes dos sinais visuais a partir de químicos com a função original de deter a herbivoria por insetos, talvez nas gimnospérmicas ancestrais das angiospérmicas (Pellmyr & Thien 1986).

Os **sinais visuais** envolvem a cor, tamanho e forma de peças ou conjuntos de peças da flor. Expressam-se, por exemplo, no perianto (*e.g.*, pétalas coloridas das Liliaceae, pétalas com marcas e pelos nos *Iris* e **guias ultravioletas** em *Caltha* [Ranunculaceae]; Figura 284), nos estames (*e.g.*, estames coloridos das Myrtaceae e Mimosoideae e estaminódios de Zingiberaceae e Cannaceae) ou na inflorescência (*e.g.*, inflorescências comosas dos rosmaninhos [*Lavandula*, Lamiaceae] e brácteas de *Mussaenda* [Rubiaceae]; Figuras 146 e 156). Obviamente, os sinais visuais e a cor são irrelevantes nas plantas polinizadas por espécies noctívagas (morcegos e borboletas noturnas).

A cor percecionada pelos polinizadores é um somatório dos comprimentos de onda refletidos pela flor. Comparando com a visão humana, muitas aves estendem o espectro do visível ao ultravioleta (UV). As abelhas não veem o vermelho, mas são sensíveis ao



FIGURA 284
Guias nectaríferas
Caltha palustris (Ranunculaceae), fotografias no espectro visível **A)** e ultravioleta **B)**; *n.b.*: marcas ultravioleta. **C)** No *Iris subbiflora* (Iridaceae), um endemismo calcícola lusitano, os insetos aterram numa das três tépalas externas; para não escorregarem, apoiam-se nos pelos e seguem as guias nectaríferas que apontam para o centro da flor. [A e B) cortesia de Dr Schmitt, Weinheim Germany, uvir.eu; C) fotografia do autor.]

UV. As borboletas habitam um mundo de cor similar ao dos humanos (Barth 1991). A flores zoófilas tendem a refletir a luz do sol nos comprimentos de onda mais facilmente discrimináveis pelos agentes polinizadores, por isso, as flores ornitófilas são geralmente vermelhas ou laranja, as flores melitófilas violetas ou azuis, e as flores polinizadas por borboletas de cor muito variável (Shrestha *et al*. 2013, Barth 1991; Quadro 48). Não quer isto dizer que as abelhas não visitem flores vermelhas. A papoila-dos-campos (*Papaver rhoeas*, Papaveraceae) que pontua de vermelho os pousios de cereais mediterrânicos tem cor UV. As flores que refletem apenas no vermelho – sem cor UV e pretas ou cinza para a abelha – podem ser atraentes pelo odor e destacar-se no meio da folhagem pela forma ou pela ausência de cor. E parece que o espectro visual das abelhas se estende o suficiente a grandes comprimentos de onda para conferir alguma sensibilidade ao vermelho (Chittka & Waser 1997).

A cor ultravioleta é muito frequente no mundo vegetal, e muito atrativa, por exemplo, para as abelhas (Figura 284-B; Cronin & Bok 2016). Ver o UV tem uma importante vantagem: aumenta o contraste das folhas em ambientes florestais (Tedore & Nilsson 2019). Talvez esteja aqui a força seletiva que explica a evolução desta capacidade nos insetos que só posteriormente foi «manipulada» pelas plantas com flor para atrair polinizadores.

As **guias nectaríferas** (*nectar guides*) são sinais periânticos visuais e/ou tácteis, frequentes em plantas com acesso difícil ao néctar. Geralmente, envolvem linhas ou pontos no espectro do visível ou UV, ou, então, linhas de pelos ou papilas, num padrão que irradia da fauce da flor. Por vezes, estão reduzidas a uma densa mancha escura na garganta, que pode muito bem ser de cor UV (**guias UV** da Figura 284-B). As guias nectaríferas fazem uma sinalização de proximidade da localização das recompensas em néctar e, desse modo, encaminham os polinizadores na sua direção (Figura 284-C).

A flores zoófilas têm de posicionar os estames e o estigma e, preferencialmente, controlar o movimento dos polinizadores, de modo a conseguir um contacto íntimo com o corpo do polinizador. Por exemplo, os pelos que revestem a superfície do lábio inferior de muitas flores bilabiadas, além de servirem como guias nectaríferas, empurram o dorso dos insetos polinizadores contra os estames encobertos no lábio superior. As flores simpétalas zigomórficas são particularmente eficientes a controlar o movimento dos polinizadores. A polinização faz-se pela deposição no estigma do pólen retido no corpo do animal. A elevada fiabilidade do sistema de transporte de pólen permite que as espécies zoófilas produzam proporcionalmente menos pólen do que as espécies anemófilas, muitas vezes, agrupados por diferentes tipos de materiais viscosos. O transporte de massas de pólen pelos vetores explica que a maior parte das espécies zoófilas tenha mais de um primórdio seminal por ovário (Pacini & Hesse 2005).

A presença de uma elaborada e energeticamente cara sinalização com pétalas, estames e outras estruturas atraentes pressupõe que (i) os polinizadores são capazes de a ler, interpretar e memorizar, e que (ii) geralmente (mas nem sempre) esteja correlacionada com a presença de recompensas. A capacidade dos polinizadores distinguirem corretamente as flores pela forma (incluindo simetria), tamanho, cor ou odor é obviamente adaptativa – os indivíduos ou as colónias (no caso de insetos sociais como a abelha-melífera) mais eficientes a quantificar as recompensas das plantas têm mais recursos para a reprodução.

Apesar das abelhas serem os mais importantes polinizadores das plantas com flor, uma abelha pequena (*e.g.*, *Andrena* subgén. *Micrandrena*, Andrenidae), quando visita flores grandes (*e.g.*, *Cistus*, Cistaceae), raramente toca nos estigmas comportando-se, neste caso, como um fitófago ladrão de pólen. Admite-se que a maioria dos coleópteros que visitam as flores são mais prejudiciais do que benéficos porque esmagam e mastigam grandes massas de pólen com as mandíbulas, frequentemente consomem peças da flor e transportam pouco pólen suspenso no corpo (Barth 1991). Na perspetiva das plantas, os polinizadores não são todos iguais e nem todas as visitas desejáveis (Quadro 46).

QUADRO 46
Qualidade e desempenho de um polinizador

A **qualidade de um polinizador** (*pollinator quality*) e conceitos afins são intensamente disputados na bibliografia. Sem entrar em grandes detalhes conceptuais e terminológicos, o **bom polinizador** é simultaneamente **eficaz** e **eficiente** a realizar o serviço de polinização. Eficaz porque, em cada visita, deposita no estigma grãos de pólen viáveis coespecíficos em grande número; eficiente porque deposita nos estigmas uma proporção elevada dos grãos de pólen que recolhe. Ao contrário do conceito de eficácia (*effectiveness*), o conceito de eficiência (*efficiency*) pondera os custos do pólen desviado para outras funções que não a polinização (*e.g.*, alimento de larvas e insetos adultos) (Ne'Eman *et al*. 2010). Para ser eficaz, um polinizador tem de ser competente a contactar os estames e os pistilos, e demonstrar uma elevada constância floral e, de preferência, alguma especificidade nas suas preferências alimentares. Um polinizador pouco eficiente, por exemplo, colhe grandes massas de pólen, mas tem hábitos de limpeza apurados e transporta o pólen em locais inacessíveis aos estigmas (*e.g.*, corbículas), tem uma superfície corporal desfavorável à aderência dos grãos de pólen (*e.g.*, insetos glabros) ou uma fisionomia que o impede de contactar adequadamente com os estigmas.
É do interesse das plantas serem visitadas por bons polinizadores (aumentar a frequência da sua visitação, *i.e.*, o número de visitas, por flor e por unidade de tempo) e, de algum modo, rejeitar os maus polinizadores.
Um bom polinizador de visitação frequente fecunda um elevado número de primórdios seminais à escala da planta ou da população. De qualquer modo, um polinizador com um **bom desempenho** (*pollinator performance*) não precisa de ser um visitante frequente se for um polinizador excecional (Ne'Eman *et al*. 2010).

O pólen de uma planta que atraia uma vasta gama de insetos, polinizadores e outros, pode não chegar ao seu destino, probabilidade tanto menor quanto maior a diversidade e menor a qualidade dos polinizadores, e maior a exposição a ladrões de pólen e néctar e a fitófagos de flores. Reduzir o universo da visitação animal a um número limitado de bons polinizadores tem óbvias vantagens seletivas.

Os polinizadores têm características diferentes; *e.g.*, os insetos são mais leves do que as aves, os morcegos voam

à tardinha ou à noite, as abelhas não veem o vermelho, mas são sensíveis ao ultravioleta, umas abelhas têm língua curta e outras língua comprida, o espectro do visível das borboletas diurnas é semelhante ao nosso (Quadros 48 e 49). A estrutura das flores evoluiu em função das características dos polinizadores, adquirindo características (*e.g.*, forma, cor, odor e recompensas) de modo a selecionar os melhores e a incrementar a frequência da sua visitação, contendo, ao mesmo tempo, os inimigos das flores. A especialização da polinização explica a evolução de características convergentes ao nível da flor («Síndromes de polinização»). Porém, a especialização tem, como veremos, riscos e limites («Coevolução polinizador animal-planta polinizada»).

Pese embora as extraordinárias adaptações dos polinizadores para transferir pólen entre flores, é errado afirmar que a abelha-melífera ou um beija-flor estão adaptados e muito menos que evoluíram para polinizar flores. A evolução otimizou a morfologia e o comportamento dos polinizadores para recolher, transportar, processar e consumir pólen e/ou néctar, condicionados pelas **restrições evolutivas** (*evolutionary constraints*) impostas pelas flores. A coevolução polinizadores-plantas polinizadas tem subjacente um conflito insanável de interesses («Conflito polinizadores-plantas polinizadas. Ladrões de pólen e néctar»).

Milhões de anos de coevolução traduziram-se numa dependência mútua tantas vezes irredutível: as plantas zoófilas dependem de polinizadores animais para se reproduzirem e/ou para adquirirem variação genética para enfrentar as contingências de um mundo em permanente mudança, e um vasto número de animais não dispensa o alimento fornecido pelas flores.

Polinização entomófila

Importância

A evolução dos insetos é anterior à das angiospérmicas. A informação fóssil e filogenética mostra que as relações mutualistas planta com flor – insetos polinizadores causou uma diversificação explosiva de ambos os grupos no Cretácico inferior. C*a.* 65% das angiospérmicas atuais 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).

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

Os principais grupos de insetos polinizadores

A grande maioria dos insetos polinizadores reparte-se pelas ordens Hymenoptera (**abelhas**[14] e vespas), Lepidoptera (borboletas diurnas e noturnas), Diptera (moscas), Coleoptera (escaravelhos) e Tysanoptera (tisanópteros). A presença de insetos de outras ordens nas flores é acidental. As principais características destes grupos de insetos foram resumidas no Quadro 49.

Os insetos polinizadores podem ser organizados em grupos funcionais (*e.g.*, himenópteros libadores, moscas com armadura bucal longa, etc.) que se comportam de forma similar na flor e exercem pressões seletivas similares que, por sua vez, se traduzem em morfologias convergentes (*e.g.*, tubo comprido ou alargado, mecanismos de apresentação do pólen) (Fenster *et al.* 2004) («Síndromes de polinização»; Quadro 48 e Quadro 49). Morfologias similares mas não coincidentes, porque a mesma pressão de seleção pode ter respostas evolutivas distintas com vantagens seletivas similares por parte das plantas (Niklas 1988).

Coletivamente, os himenópteros são o mais importante grupo de insetos polinizadores. O arquétipo do polinizador, a abelha-melífera, transporta até 30% do seu peso vivo em pólen (Figura 286). Os 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 facilidade ao revestimento de pelo – por exemplo, a distância da inserção dos pelos da cabeça coincide com o diâmetro do pólen de muitas das suas flores preferidas (Amador *et al.* 2017). Com a ajuda da armadura bucal e de escovas localizadas nas patas anteriores (apenas nas fêmeas) recolhem e aglomeram em **pelotas** os grãos de pólen, armazenadas para transporte até à colmeia em depressões circunscritas por pelos nas tíbias das patas traseiras designadas por **corbículas**. O pólen é misturado com néctar e saliva para prevenir a sua germinação e evitar que as pelotas se desfaçam.

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

No ponto «Geitonogamia» citei o arrastamento do pólen e três aspectos fundamentais do comportamento forrageador dos polinizadores, bem marcado nos apídeos, que reduzem os riscos de geitonogamia: (i) o hábito de visitar uma pequena fração das flores das inflorescências e, em seguida, mover-se para outra inflorescência eventualmente localizada numa planta vizinha, (ii) a constância floral, e (iii) as enormes necessidades dos insetos polinizadores em néctar e pólen. Recupero agora um pouco mais estes temas.

Ainda que os polinizadores polinizem sequencialmente várias flores na mesma planta, o pólen proveniente de

outros indivíduos antes visitados não se esgota imediatamente (Marshall & Ellstrand 1985). Designa-se este fenómeno por *pollen carryover*, traduzível em **arrastamento do pólen**. O arrastamento é propiciado por certas características fenotípicas como a presença de um 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 para a coevolução polinizadores-plantas polinizadas e para a evolução de sistemas de promoção da alogamia.

Os insetos polinizadores seguem regras inatas ou aprendidas na forma como se movem nas flores de uma inflorescência, que otimizam a recolha em energia por unidade de energia dispendida no movimento (Pyke 1978b) – os erros têm sempre um custo reprodutivo. Por que razão, então, não visitam todas as flores abertas de uma inflorescência e mudam frequentemente de planta? Os estudos de Pyke (1978a, 1978b, 1979) e de Zaho *et al.* (2016) com apídeos do género *Bombus* (Apidae) em inflorescências verticais (*e.g.*, cachos de *Aconitum*, *Delphinium* e *Epilobium*) fornecem algumas pistas (Figura 285). Os abelhões abordam quase sempre as inflorescências a partir da ou das flores em plena ântese mais próximas da base, e libam as flores de baixo para cima, na vertical ou quase, com flores de intervalo (falham algumas flores). Em média, somente cerca de ⅓ das flores disponíveis nas inflorescências são visitadas. Este comportamento maximiza a relação recolha de energia/energia investida no voo porque as flores da base são as mais ricas em néctar. O polinizador ataca primeiro as flores basais; ao subir a inflorescência, apercebe-se da rarefação das recompensas e retira-se para outra inflorescência. À medida que a inflorescência envelhece, as flores funcionais mais velhas situam-se em posições cada vez mais elevadas.

Depreende-se daqui que a produção diferencial de néctar e a floração escalonada própria das flores organizadas em 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, provavelmente, adaptativas, controlam o comportamento forrageador dos polinizadores e que, 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, mais velhas, são funcionalmente ♀, as flores distais encontram-se numa fase ♂ – os polinizadores começam por polinizar as flores da base com polén alheio, enquanto libam o néctar; quando atingem as flores funcionalmente ♂, são carregados de pólen, migrando em seguida (Bertin *et al.* 1993). Por alguma razão, a protandria é muito frequente nas plantas melitófilas (Harder *et al.* 2006).

Por causas que adiante se explicam («Mutualismo obrigatório»), os casos extremos de dependência entre



FIGURA 285
Movimento dos insetos nas inflorescências. *Anthophora* sp. (Apidae) a libar *Lavandula stoechas* (Lamiaceae). Os insetos polinizadores tendem a abordar as flores das inflorescências de baixo para cima e de fora para dentro, raramente visitam todas as flores e transitam frequentemente entre inflorescências e plantas. [Cortesia do entomologista Albano Soares.]



FIGURA 286
Constância floral e arrastamento do pólen. Abelha-melífera a polinizar *Erica australis* (Ericaceae). A abelha-melífera é um polinizador particularmente eficiente porque, além de demonstrar uma elevada constância floral, tem uma morfologia que promove o arrastamento do pólen (*e.g.*, abundantes pelos dispersos pelo corpo, na fotografia polvilhados de pólen). *N.b.*: a concentração de grãos de pólen na cabeça e tórax em relação ao abdómen. [Cortesia de Luís Miguel Moreira.]

planta-polinizador são raros na natureza – a maior parte das plantas é visitada por comunidades de polinizadores mais ou menos generalistas (mas nem 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*)[15/16], *i.e.*, têm tendência a visitar flores da mesma espécie ao longo de uma jornada de colheita de néctar e pólen, rejeitando, eventualmente, flores mais ricas em recompensas (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, muito importante, os riscos de oclusão do estigma com pólen de outras espécies é também menor. Portanto, as colmeias de abelha-melífera introduzidas para polinizar cebolas híbridas ou em pomares de amendoeiras em plena ântese, por exemplo, não se distraem excessivamente com ervas daninhas nem com sebes arbustivas.

Estão publicadas várias teorias para explicar a constância floral. Os autores da **hipótese do investimento em aprendizagem** (*learning investment hypothesis*) defendem que a mudança de espécie exige um período de aprendizagem por parte do polinizador, com assinaláveis perdas de eficiência. Os custos energéticos da mudança de espécie serão, por sua vez, agravados por limitações cognitivas dos polinizadores (a memória de experiências passadas com outras flores é limitada nos insetos) (Chittka *et al.* 1999).

A constância floral e o forte efeito seletivo da estrutura da flor na comunidade de polinizadores dependem, claro, das capacidades cognitivas dos polinizadores. Pese embora o diminuto tamanho, as abelhas demonstram formas sofisticadas de aprendizagem: aprendem a reconhecer a cor e a forma das flores, o odor, a textura ou a carga eletrostática, e a relacionar as propriedades das flores com a oferta de recompensas acessíveis e saborosas (Barth 1991, Muth *et al.* 2016). As capacidades cognitivas são obviamente vantajosas porque diminuem o dispêndio de energia durante a colheita de pólen e néctar e, provavelmente, focam a sua atenção nos alimentos mais nutritivos (Barth 1991, Vanderplanck *et al.* 2014). As abelhas eussociais (*e.g.*, abelha-melífera) têm a vantagem de dispor de formas de comunicação complexas de localização e de descrição da abundância de recursos alimentares (von Frish 1994).

Por fim, uma referência aos consumos de pólen e néctar que, indiretamente, influenciam o comportamento forrageador dos polinizadores. De acordo com Muller *et al.* (2006), assumindo um acesso exclusivo ao pólen, uma abelha-solitária (não social) necessita de visitar 7 a 1100 flores para encher de pólen a célula de uma larva. Este número tem de ser multiplicado por 2,5 em condições naturais porque visitantes anteriores já se serviram do pólen, ou o pólen está compactado pela chuva. O número é ainda superior porque as larvas alimentam-se de uma mistura de pólen com néctar, e a abelha precisa de néctar para se manter. Durante a sua curta vida, as abelhas-solitárias alimentam 10-50 larvas. O descobridor da dança das abelhas, o zoólogo e prémio Nobel austríaco Karl von Frisch (1886-1982), calculou que, para fazer um quilograma de mel, as abelhas-melíferas têm de visitar 20 milhões de flores (Barth 1991). Estão em causa vastos números de flores que, por si só, obrigam as abelhas, quaisquer que elas sejam, a visitar diligentemente muitas flores em muitas plantas, e a viabilizar a polinização cruzada.

Seleção de polinizadores ao nível da flor

Nas flores em forma de disco de que as magnólias são um bom exemplo, os insetos acedem à flor e às recompensas de todos os lados, sem constrangimentos. Por serem numerosos e diversos, os polinizadores são, necessariamente, pouco eficientes. As estruturas reprodutivas da flor estão sujeitas aos estragos causados por insetos de armadura bucal trituradora e outros fitófagos de flores. Para assegurar a polinização, têm de ser servidas quantidades generosas de pólen com enormes custos em recursos. A maior parte destas flores não têm néctar – o pólen é uma recompensa cara, mas quanto baste.

Resumidamente, a visitação frequente de uma vasta gama de espécies polinizadoras (i) diminui a probabilidade de transporte do pólen por bons polinizadores, e aumenta os riscos de (ii) autopolinização e de (iii) oclusão do estigma. É do interesse dos indivíduos vegetais a visitação reiterada por um reduzido universo de bons polinizadores. A seleção favoreceu, por isso, a evolução de flores ao mesmo tempo atrativas e seletivas para os polinizadores. Como frequentemente acontece, as soluções evolutivas foram muitas.

A localização do néctar e a forma da corola têm um poderoso efeito seletivo da fauna de polinizadores. A recolha do néctar é uma operação simples para os polinizadores, mas é preciso lá chegar. Muitas flores acumulam o néctar em locais de fácil acesso; *e.g.*, no fundo da corola das campanuláceas ou no hipanto das rosáceas. As abelhas, de língua curta ou comprida, grandes ou pequenas, pousam na corola, abeiram-se das cisternas de néctar, estendem a língua e bombeiam o néctar. Certas corolas simpétalas de garganta mais apertada são mais seletivas: favorecem polinizadores de armadura bucal libadora (borboletas) ou lambedora suficientemente comprida (*e.g.*, himenópteros Apidae e Megachilidae) para aceder ao néctar depositado no fundo da corola ou em esporões e gibas, em detrimento das abelhas de língua curta (*e.g.*, fam. Andrenidae), por ventura, até demasiado pequenas para contactarem os estigmas.

O néctar das lamiáceas e das fabáceas está igualmente armazenado em locais recônditos, e geralmente só são visitadas por abelhas de língua comprida (*e.g.*, *Apis*,

Bombus e *Megachile*). As flores com néctar no fundo de corolas tubulosas ou em esporões estreitos e compridos já só podem ser acedidas por lepidópteros e as abelhas mostram pouco interesse por elas. As abelhas transportam mais pólen e são mais constantes, mas, em contrapartida, as borboletas percorrem distâncias superiores, levam o pólen mais longe (Herrera 1987).

A hipótese que mais bem explica a evolução recorrente da zigomorfia a partir de flores actinomórficas propõe que a bilateralidade seleciona a comunidade de polinizadores, e restringe o movimento dos polinizadores no interior da flor, promovendo o seu contacto com as fontes de pólen e com o estigma (Citerne *et al.* 2010). Veremos que as flores zigomórficas tendem a colocar o pólen em locais precisos do corpo dos polinizadores, de acesso difícil aos movimentos de limpeza (Koch *et al.* 2017). 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 aumenta, e cresce a probabilidade de polinização cruzada. A polinização das flores zigomórficas é mais eficaz e eficiente, e o pólen de melhor qualidade, com todas as vantagens que daí advêm.

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 parte, o próprio sucesso das angiospérmicas no âmbito das plantas com semente. A evolução recorrente da simpetalia provavelmente envolveu mecanismos evolutivos similares.

A abelha-melífera recolhe pólen de mais de 100 famílias de plantas (espécie poliléctica). Estima-se, porém, que mais de metade das abelhas (Apidae) seja oligoléctica, *i.e.*, tem uma alimentação especializada (Michener cit. Michez *et al.* 2019). Por exemplo, várias abelhas da família Melittidae (Apoidea) alimentam-se preferencialmente de pólen de compostas (Michez *et al.* 2008). A evidência acumulada revela que os gostos dos insetos condicionaram a evolução da química do pólen (*e.g.*, o pólen tem mais proteína nas espécies entomófilas do que nas espécies anemófilas), mas sugere igualmente que as plantas condicionaram a evolução da ecologia alimentar dos polinizadores, e que as características do pólen e do néctar têm um efeito seletivo na comunidade de polinizadores (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, temperatura do ar e precipitação. A abelha-melífera, o mais importante polinizador das plantas entomófilas com e sem interesse económico das regiões de clima temperado e mediterrânico, só voa com luz. Por exemplo, dada a precocidade da floração da amendoeira, as abelhas têm menos horas de luz para a sua polinização do que para as restantes espécies frutícolas lenhosas. À latitude de Lisboa, as abelhas têm mais 1h52m para polinizar uma pereira 'Rocha', no dia 1 de abril, do que uma amendoeira em 15 de fevereiro (Aguiar 2017). Por esta razão, são cada vez mais cultivadas amendoeiras autogâmicas e/ou de floração tardia. A floração tardia tem outra vantagem: diminui o impacto económico das geadas tardias.

No início da época da primavera, a atividade da abelha-melífera é máxima com temperaturas superiores a 18-21 °C; a eficiência da polinização decresce acentuadamente abaixo dos 13 °C e deixam de voar com temperaturas do ar inferiores a 9 °C (Burrill & Dietz 1981, Sagili & Burgett 2011). Curiosamente, no pino do verão, só forrageiam com temperaturas acima dos 21 °C. Os abelhões (*Bombus*) voam com temperaturas um pouco mais baixas do que a abelha-melífera, mas com 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 («Viabilidade polínica. Período efetivo de polinização»). Temperaturas excessivas também inibem o voo dos insetos.

Humidades relativas muito elevadas e o tempo encoberto prejudicam o trabalho dos polinizadores. A precipitação suspende o voo dos insetos. A chuva pode diluir o néctar e foi experimentalmente provado que o néctar diluído desencoraja a visitação dos polinizadores (Cananni *et al.* 2006). O vento tende a diminuir a velocidade dos voos e o número de voos por dia. A abelha-melífera não voa com ventos superiores a 24 km/h (Sagili & Burgett 2011).

Importância económica da polinização entomófila

Klein *et al.* (2007) reviram as características da polinização em 105 plantas alimentares cultivadas (Quadro 47). Das plantas estudadas, 87% eram entomófilas; 28 espécies não dependiam de polinização animal. A polinização entomófila perde relevância quando a análise é efetuada em volume de produção, e não em número de espécies. 60% da produção global de alimentos em volume provém de culturas que não dependem da polinização animal, entre as quais se destacam os cereais (os cereais são todos anemófilos). Ainda assim, 30% da área agrícola cultivada à escala planetária depende de polinizadores animais. A tomada de consciência da dependência da produção de alimentos dos insetos polinizadores, conjugada com os relatos recorrentes de declínio das populações de abelha-melífera e outros polinizadores, está a gerar sérias preocupações à escala global (Potts *et al.* 2010).

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
Citrullus lanatus (melancia)	Monoica autocompatível.	Abelha-melífera (*Apis mellifera*), abelhas solitárias e abelhões (*Bombus*).
Cucumis melo (melão)	Monoica ou andromonoica, autocompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas solitárias e abelhões (*Bombus*).
Cucurbita maxima, C. moschata, C. pepo (abóboras)	Monoica autocompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*) e abelhas solitárias (vários grupos).
Cucumis sativus (pepino)	Monoica ou andromonoica, autocompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas solitárias e abelhões (gén. *Bombus*).
Fagopyrum esculentum (trigo-sarraceno)	Hermafrodita, autoincompatível, distílica.	Abelha-melífera (*A. mellifera*).
Actinidia chinensis (quivi)	Dioica.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas solitárias e abelhões (gén. *Bombus*).
Annona squamosa (anoneira)	Hermafrodita.	Escaravelhos (fam. Nitidulidae).
Averrhoa carambola (caramboleira)	Hermafrodita, autoincompatível, distílica.	Abelhas (gén. *Apis*).
Eriobotrya japonica (nespereira)	Hermafrodita, autoincompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*) e abelhões (*Bombus*).
Malus domestica (macieira)	Hermafrodita, geralmente autoincompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas solitárias, abelhões (*Bombus*) e sirfídeos (Syrphidae).
Mangifera indica (mangueira)	Andromonoica, autocompatibilidade variável consoante as cultivares.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas sem ferrão (gén. *Trigona*), dípteros, formigas e vespas.
Passiflora edulis (maracujazeiro) e P. alata (maracujazeiro-doce)	Hermafrodita, maioria das cultivares autoincompatíveis.	Os apídeos do gen. *Xylocopa* são os polinizadores mais eficientes. A abelha-melífera tem um efeito contraproducente.
Persea americana (abacateiro)	Hermafrodita, autoincompatível, dicogâmica.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas sem ferrão e abelhas solitárias.
Prunus sp.pl. (prunoideas)	Hermafrodita, geralmente autocompatíveis.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas solitárias, abelhões (gén. *Bombus*) e dípteros.
Pyrus communis (pereira)	Hermafrodita, autoincompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhões (*Bombus*) e abelhas solitárias.
Rubus sp.pl. (silvas)	Hermafrodita, autocompatível.	Abelha-melífera (*A. mellifera*), abelhas solitárias, abelhões (gén. *Bombus*) e sirfídeos (Syrphidae).
Theobroma cacao (cacaueiro)	Hermafrodita, autoincompatibilidade variável consoante as cultivares.	Abelha-melífera (*Apis*), dípteros Cecidomyiidae e Ceratopogonidae.

Coevolução polinizador animal-planta polinizada

A (i) 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 – o polinizador adaptou-se à planta e *vice-versa*. Enquanto nas plantas evoluíram sistemas de atração, seleção e de recompensa de polinizadores, os animais adquiriram formas (*e.g.*, pelos no corpo para sequestrar pólen, corbículas e armaduras bocais singulares) e comportamentos especializados (*e.g.*, capacidade de distinguir as flores umas das outras e de memorizar experiências com plantas).

Evolução das relações mutualistas

A interação entre plantas polinizadoras e polinizadores pode, eventualmente, evoluir numa estreita dependência mútua – numa 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; (ii) a colocação precisa do pólen no estigma geralmente proveniente de outros indivíduos (polinização cruzada) é certa. A planta não corre riscos de oclusão do estigma com pólen alheio e não precisa de desperdiçar recursos na produção de grandes massas de pólen, recursos estes que poderão ser desviados para a produção de mais flores e mais primórdios seminais, e mais crescimento vegetativo.

A escassez temporária ou a extinção dos polinizadores são as grandes ameaças. O mutualismo obrigatório ou a especialização com dependência de um leque reduzido de polinizadores incrementa a variação interanual do sucesso reprodutivo (Waser *et al.* 1996). Por outro lado, a ocupação de novos territórios depende da migração conjunta, improvável, de plantas e polinizadores. A especialização, da qual o mutualismo obrigatório é o máximo expoente, tem desvantagens suficientes para ser negativamente selecionada (Waser *et al.* 1996). Estão descritos casos em que, na falta de polinizadores, as plantas adotam polinizadores generalistas ou, mais frequentemente, convertem-se à autopolinização (Barrett 2014; *vd.* exemplo do mutualismo *Tegeticula-Yucca* em «Vantagens e desvantagens da polinização cruzada»). O mutualismo obrigatório eventualmente pode desembocar em becos sem saída evolutivos e na extinção.

Em condições naturais, existe um contínuo entre a **polinização não especializada** (envolvendo múltiplas espécies polinizadoras) e o mutualismo obrigatório (**polinização superespecializada**, com uma única espécie polinizadora por planta), passando por exemplos intermédios (**polinização especializada**) (Willmer 2011). Comparando com as associações generalistas, as plantas com um nível intermédio de especialização dependem de um leque mais reduzido de polinizadores de constância floral acrescida (Johnson *et al.* 2016). A especialização dos sistemas de polinização é um tema forte da biologia da polinização. Atualmente, ao contrário do que Darwin supunha, admite-se que a coevolução planta-polinizadores raramente converge num mutualismo obrigatório.

Os visitantes das flores zoófilas não têm o mesmo efeito no processo da polinização: uns são vantajosos, outros

neutrais e outros ainda prejudiciais. Os animais que visitam as flores podem ser diversos, mas os bons polinizadores serem escassos e a polinização especializada (Willmer 2011). A relevância e a profundidade da especialização nas plantas com flor não estão esclarecidas porque a quantificação da qualidade dos polinizadores é metodologicamente difícil. Pela mesma razão, as síndromes de polinização têm sido objeto de um aceso debate («Síndromes de polinização»). A evidência observacional, além de validar o conceito de síndrome de polinização, indicia que as relações especializadas polinizadores-plantas polinizadas são mais comuns do que o que as listas de espécies visitantes das flores dão a entender (Willmer 2011).

Vejamos alguns exemplos ilustrativos de especialização e superespecialização nas relações mutualistas polinizadores-plantas com flor.

Mutualismo especializado

Os *Sesamothamnus* (Pedaliaceae) e outras espécies tropicais de tubo comprido dependentes de esfingídeos são exclusivamente polinizados por lepidópteros da subfamília Sphinginae, os únicos com uma espiritromba suficientemente comprida para atingir as recompensas em néctar acumuladas no fundo do comprido tubo da corola característico do género (Figura 287). Porém, os esfingídeos de espiritromba mais comprida são mais polífagos do que as espécies de armadura mais curta, uma característica contrária aos interesses das plantas. Esta aparente contradição é resolvida com recompensas abundantes em néctar. Os *Sesamothamnus* e outras plantas de tubo comprido são visitados por menos espécies de polinizadores do que as espécies pouco especializadas (de tubo curto) dependentes de esfingídeos; com elevadas recompensas, controlam a polifagia (os esfingídeos aprendem a associar os sinais florais com as recompensas) e aumentam a constância floral dos polinizadores (Kaczorowski *et al.* 2012, Johnson *et al.* 2016). Em troca, têm uma probabilidade acrescida de receber pólen coespecífico a cada visita, para mais que as espécies de espiritromba comprida são as mais corpulentas e transportam mais pólen suspenso no corpo.

A estrelícia (*Strelitzia reginae*, Strelitziaceae), uma planta ornamental rizomatosa sul-africana, muito apreciada nos jardins de regiões tropicais ou de invernos moderados, exibe um mecanismo singular de polinização por aves. Nesta espécie, uma ou duas flores emergem de uma bráctea grande, rija e aguda, com a forma da quilha de um barco (Figura 288). As três tépalas do verticilo exterior, cor de laranja, formam um penacho que atrai à distância os polinizadores. Uma das três tépalas interiores está reduzida a uma escama azulada. Esta escama esconde um nectário que recompensa, em néctar, as aves polinizadoras. Uma estrutura azul, semelhante a uma seta, constituída pela justaposição das duas tépalas interiores restantes, encerra no seu interior cinco estames férteis. Na extremidade da «seta» emerge um estilete filiforme. As aves apoiam-se nesta estrutura, pressionam-na com o seu peso contra a bráctea, e forçam a separação das tépalas e a extrusão dos estames e do estigma. Quando as aves se alimentam de néctar, os estames roçam e depositam pólen nas suas patas. Durante o ato, o estigma toca nas patas das aves podendo capturar pólen proveniente de outros indivíduos da mesma espécie. O melhor local para as aves polinizadoras pousarem e se equilibrarem na «seta» é também o mais adequado para acederem ao néctar e para polinizarem eficientemente as flores (Frost & Frost 1981). Os riscos de autopolinização são baixos porque as aves não se movem enquanto libam o néctar (Johnson & Brown 2004). Fora do seu centro de origem na África do Sul, a *S. reginae* tem de ser polinizada manualmente para produzir semente porque as aves locais são incompetentes para o efeito.

Betts *et al.* (2015) descrevem um caso notável de coevolução planta-polinizador na *Heliconia tortuosa*



FIGURA 287
Polinização especializada por esfingídeos.
A) *Macroglossum stellatarum* (Sphingidae) a libar *Oxalis pes-caprae* (Oxalidaceae) (Portugal); *n.b.*: o enorme comprimento da espiritromba.
B) *Sesamothamnus benguellensis* (Pedaliaceae), uma espécie falaenófila do deserto do Namibe (Angola). [A) cortesia de Albano Soares; B) fotografia do autor.]



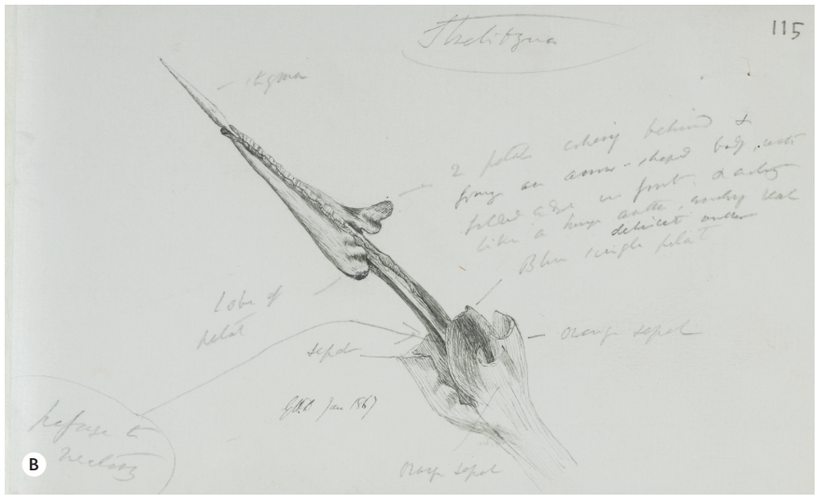


FIGURA 288
Polinização especializada ornitófila na estrelícia (*Strelitzia reginae*, Strelitziaceae).
A) Inflorescência com uma única flor.
B) Dissecção de uma flor de estrelícia desenhada por Charles Darwin, em 1826. N.*b.*: na figura e no desenho, estrutura em forma de seta constituída por duas tépalas (azuis), que protege no seu interior três estames e o estilete; o estigma emerge na extremidade desta estrutura; a terceira tépala interna reduzida a uma escama na base da «seta». [A) Fotografia do autor. B) AMNH Darwin Manuscripts Project (2017).]

(Heliconiaceae), uma planta comum nas florestas da América Central, muito apreciada em jardinagem. As plantas desta espécie são capazes de discriminar os beija-flores mais adequados no papel de vetores de polinização. Quanto maior o bico dos beija-flores, maior extração de néctar. Perante este sinal, os grãos de pólen transportados pelas espécies de bico longo são positivamente selecionados pela planta recetora, e emitem um maior número de tubos polínicos. Os investigadores demonstraram que os beija-flores de bico comprido exploram territórios mais vastos do que as espécies de bico curto, e, com maior probabilidade, transportam pólen de alta qualidade, proveniente de um maior número de plantas dadoras de pólen.

Mutualismo obrigatório

Os casos de mutualismo obrigatório (= superespecialização) descritos na bibliografia são escassos. A polinização das plantas do género *Ficus* (Moraceae) por pequenas vespas sem ferrão da família Agaonidae (classe Hymenoptera) é um dos exemplos mais conhecidos. Estão classificadas cerca de 750 espécies de *Ficus* – cada uma delas polinizada por uma vespa específica. Exploro, em seguida, a título de exemplo, a biologia da polinização da *Ficus carica*, a vulgar figueira-comum, baseado na revisão de Flaishman *et al.* (2008).

A *Ficus carica* tem origem no Mediterrânico Oriental. Foi uma das primeiras plantas a ser domesticada (Kislev 2006). Reconhecem-se vários tipos de *F. carica* em função da biologia reprodutiva. As figueiras tipo caprifigo ou figueiras-selvagens[17] são monoicas e obrigatoriamente polinizadas pela vespa *Blastophaga psenes* (Agaonidae). O interior do sícono dos caprifigos está revestido por flores ♀ de estilete curto; as flores ♂ concentram-se, em menor número, na vizinhança do ostíolo, um pequeno poro situado na extremidade distal do sícono (Figura 289-A). Atraídas pelas fragrâncias exaladas pelos síconos imaturos dos caprifigos, as ♀ de *B. psenes* penetram pelo ostíolo, perfuram com um ovipositor especializado o estigma das flores ♀ e depositam um ovo no interior da cavidade ovarial. Cada vespa ♀ coloca ovos em mais de uma flor por sícono; cada flor acomoda apenas um ovo. Depois da eclosão, as larvas de *B. psenes* alimentam-se de tecidos ovariais e dos primórdios seminais.

Findas as fases larvar e de pupa, os adultos rompem as paredes do ovário e abandonam as flores (Figura 289-E,F). Os ♂ são ápteros e emergem antes das ♀. De imediato, vasculham freneticamente flores colonizadas por vespas ♀. Assim que detetam uma ♀ virgem, escavam um pequeno orifício no ovário e fecundam-na. Os indivíduos ♂ morrem sem provar um alimento ou ver a luz do sol. A sua curta existência tem um único propósito: a reprodução sexuada. Pouco depois da fecundação, as vespas ♀ maduras alargam o orifício copulatório escavado pelos ♂, e emergem dos ovários. Encaminham-se em grande número para o ostíolo não sem antes serem carregadas de pólen pelas flores ♂ do caprifigo (Figura 289-A,D). Cada vespa ♀ visita mais do que um sícono e poliniza pelo caminho, inadvertidamente, as flores ♀ das figueiras-selvagens. Os caprifigos têm três gerações de síconos por ano coincidentes com outras tantas gerações de *B. psenes*. Das flores colonizadas pela *B. psenes* emerge um inseto; as flores polinizadas produzem uma semente cada. Os síconos dos caprifigos não são edíveis porque a maioria das flores ♀ é colonizada pela *B. psenes* – «produzem» mais vespas do que sementes.

As figueiras de frutos edíveis são unissexuais – têm apenas flores ♀, todas de estilete longo. Produzem uma ou duas gerações de figos por ano: figos lampos (colhidos entre maio e julho, com origem em gomos hibernantes) e vindimos (agosto-setembro, com origem em gomos prontos) nas **cultivares bíferas**, ou apenas figos vindimos nas **cultivares uníferas** (Figura 289-B; «Posição das inflorescências nas plantas lenhosas»). Embora os síconos das cultivares edíveis de figueira sejam visitados pelas ♀ de *B. psenes*, não são colonizados pela vespa porque o ovipositor da *B. psenes* é demasiado curto para atingir (sempre a partir do estigma) o ovário das flores com estiletes longos (Figura 289-A).

Boa parte das cultivares comerciais de figueiras edíveis são partenocárpicas (figueiras-comuns) e não

necessitam da intervenção da *B. psenes*. Ainda assim, algumas delas respondem positivamente à caprificação com frutos maiores e mais doces. As flores de um grupo de cultivares conhecido por figueiras-de-esmirna (grupo Smyrna), pelo contrário, não dispensam a vespa polinizadora – para frutificarem são cultivados caprifigos na sua vizinhança ou dispersam-se pelo figueiral caprifigos antes da eclosão da *B. psenes* (Figura 289-C). Esta prática, conhecida por **caprificação**, é tradicionalmente realizada um pouco por toda a Bacia Mediterrânica e em algumas regiões do Brasil (Nordeste). Em Portugal, faz-se correntemente no Algarve (Portugal)[18] e no Centro-Oeste (região saloia).

As figueiras-de-esmirna têm uma ou duas gerações de figos por ano de flores sexuadas obrigatoriamente caprificadas. As cultivares do grupo S. Pedro, bem representadas no figueiral tradicional do Algarve, têm uma biologia de polinização intermédia, entre as figueiras-comuns e as figueiras-de-esmirna: são bíferas, com figos lampos partenocárpicos e figos vindimos sexuais (Condit 1955). Nas cultivares S. Pedro só os figos vindimos têm de ser caprificados.

A coevolução entre *Ficus* e vespas Agaonidae é uma longa história com ~60 M.a. (Rønsted *et al.* 2005). Uma história de enorme sucesso evolutivo, tendo em consideração, como referi, as cerca de 750 espécies descritas de *Ficus* (Chaudhary *et al.* 2012), algumas das quais chave em alguns ecossistemas (*e.g.*, cursos de água nos trópicos de estação seca e certas florestas equatoriais do Sudeste asiático). Algumas espécies de Agaonidae do Novo Mundo, inclusivamente, têm corbículas como a abelha-melífera (Ramírez 1970).

Nas populações naturais das muitas espécies de *Ficus*, se, na tentativa de aumentar a descendência, os polinizadores colonizam muitas flores ♀, os frutos não atingem um número mínimo de flores viáveis e dá-se a sua abcisão antes da maturação das flores e dos polinizadores. A evolução de flores adversas à colonização pelo mutualista traduz-se na falta de polinizadores e num menor *output* de semente. Consequentemente, a seleção natural cria um delicado equilíbrio que, admite-se, otimiza os interesses reprodutivos de plantas e polinizadores.

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 mutualista e minimizar os custos dessa relação (Leigh Jr. 2010). Nas relações mutualistas entre polinizadores animais e plantas com flor, os polinizadores procuram maximizar o consumo de pólen e néctar, e minimizar os gastos em energia e o tempo dispendidos a procurar e a ingerir alimentos – a polinização das plantas é irrelevante para os parceiros animais da relação (Willmer 2011). A recolha de pólen pode ser de

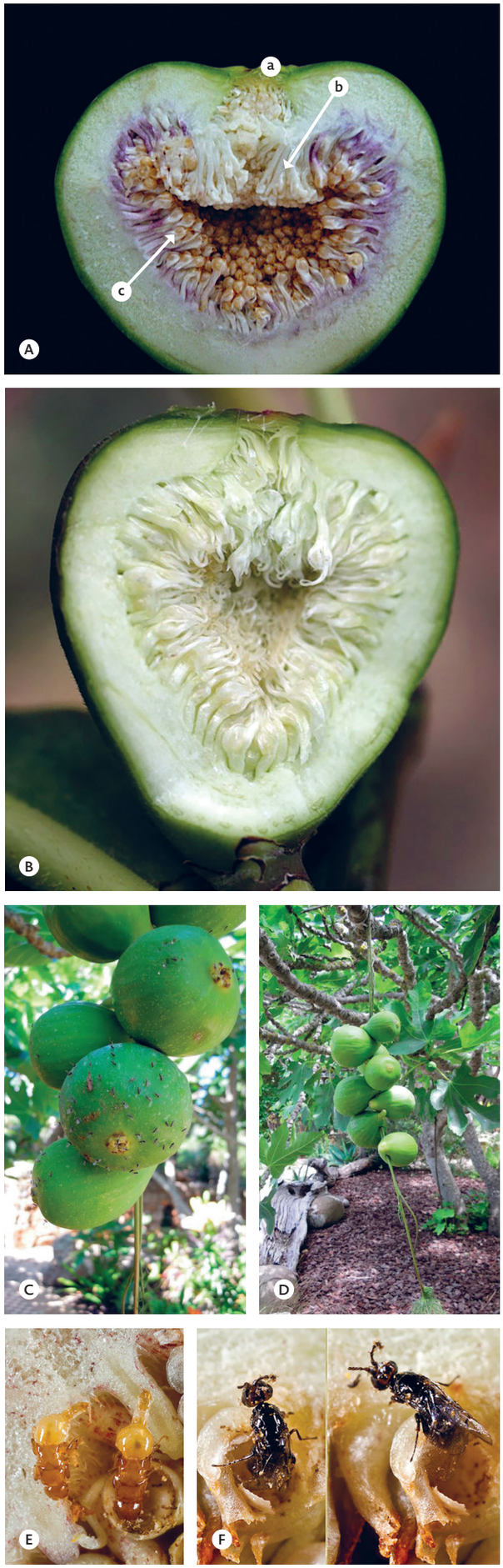


FIGURA DA 289
Polinização da figueira-comum.
A) Frutificação (sícono) de caprifigo: a – ostíolo; b – flores ♂ de estilete curto; c – flores ♀; *n.b.*: ostíolo na extremidade distal do sícono.
B) Sícono de uma cultivar partenocárpica de figueira só com flores ♀, todas de estilete longo.
C) Caprificação no Algarve (Portugal): caprifigos entrelaçados no caule de uma umbelífera pendurados numa figueira cultivada.
D) Indivíduos de *Blastophaga psenes* (Agaonidae), o agente polinizador dos caprifigos.
E) Indivíduos ♂ e **F)** ♀ de *B. psenes* a abandonar flores ♀ parasitadas.
[A) cortesia de Francisco Martins (Burgau, Algarve); B) fotografia do autor; C e D) José Júlio Machado, http://o-bau-do-zejulio.blogspot.com; E e F) cortesia de Manuel Bernal, www.asafona.es.]

tal modo eficaz que pouco sobra para a polinização. Por exemplo, apenas 4% do pólen produzido pela *Campanula rapunculus* (Campanulaceae) cumpre a sua função (atinge um estigma) – 95% é retirado pelos seus polinizadores prediletos (Schlindwen *et al.* 2005). As plantas zoófilas, por seu turno, procuram reduzir a remoção de pólen e de néctar sem perigar o serviço de polinização cruzada, *i.e.*, a seleção natural otimiza o *trade-off* entre os custos energéticos da produção de néctar e pólen e as vantagens da polinização cruzada. As plantas e os polinizadores animais não comungam dos mesmos interesses – coexistem em permanente conflito.

O pólen e o néctar são o alimento de inúmeras espécies que não adquiriram características morfológicas e comportamentais adequadas à polinização. Por vezes, a relação com os mutualistas rompe-se e converge numa relação de comensalismo ou de parasitismo («Interações ecológicas com plantas»). Por conseguinte, as flores, além de correrem o risco de serem visitadas por maus polinizadores, estão 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 e ainda por cima não têm pelos no corpo para reter os grãos de pólen (Barth 1991). Tanto Sprengel como Darwin observaram que alguns polinizadores são capazes de perfurar a corola das flores por fora para aceder ao néctar, sem contactar o estigma (e sem polinização) (Figura 290). Os insetos de armadura bucal trituradora como os coleópteros poucas ou nenhumas vantagens aportam à grande maioria das flores (Barth 1991). O roubo de néctar e pólen deixa as flores danificadas (efeitos diretos) ou reduz as recompensas, tornando-as menos atraentes para os polinizadores (efeitos indiretos), deprimindo o sucesso reprodutivo dos indivíduos (Irwin 2003).

As adaptações contra ladrões de néctar envolvem, por exemplo, (i) produção de substâncias tóxicas (*e.g.*, néctar tóxico); (ii) deslocamento temporal da produção de néctar de modo a não coincidir com o pico do voo dos ladrões de néctar; (iii) barreiras físicas (*e.g.*, cálice glanduloso ou peças do perianto resistentes à perfuração); (iv) mecanismos indiretos (*e.g.*, nectários extraflorais para atrair formigas que atuem sobre os ladrões de néctar) (Irwin *et al.* 2004).



FIGURA 290
Ladrões de pólen. *Xylocopa cantabrita* (Apidae) a roubar néctar de flores de *Echium rosulatum* subsp. *rosulatum* (Boraginaceae), através de um orifício aberto lateralmente na base do tubo da corola. [Um momento extraordinário capturado pelo naturalista português Albano Soares.]

Os mecanismos de seleção de polinizadores podem igualmente afastar os ladrões de néctar (e de pólen). O palato da corola personada característico de muitas Plantaginaceae, Gesneriaceae e Orobanchaceae é considerado uma adaptação a melitofilia porque só pode ser aberto por insetos com algum peso como as abelhas Megachilidae e Apidae (Figura 167). O palato, além de tremendamente seletivo para a fauna de polinizadores, contém a visita de ladrões de néctar e pólen como as formigas e certos coleópteros (*vd.* Vargas *et al.* 2017).

O desencontro de interesses de plantas e polinizadores explica a evolução de mecanismos de redução do desperdício e do roubo de pólen como: (i) a ocultação das anteras em locais da flor que passam facilmente desapercebidos; (ii) a heteranteria; (iii) a produção gradual de pólen; (iv) ântese durante a visitação de bons polinizadores; (v) ou sistemas precisos de colocação do pólen no corpo do polinizador e de captura do pólen pelos estigmas. Alguns destes mecanismos incrementam o contacto dos estigmas com o pólen transportado pelos polinizadores, ou participam na seleção de polinizadores.

O controlo dos movimentos dos polinizadores através da zigomorfia tem, como referi, um papel importante em muitas destas soluções («Seleção de polinizadores ao nível da flor»). Muitas labiadas ocultam as anteras no lábio superior; nas *Salvia*, a proteção das anteras envolve até um sistema elaborado de movimento dos estames com um fulcro («Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia»). Nas plantas heterantéricas, algumas anteras têm a função de alimentar os polinizadores e outras de carregar de pólen o corpo do polinizador animal (Papaj *et al.* 2017; «Número, forma, inserção, arranjo e posição» dos estames).

O tomateiro, a batateira, a beringela, muitas ericáceas (*inc.* mirtilos), e inúmeras outras espécies (*ca.* 8% das angiospérmicas), libertam o pólen quando vibradas pelo vento ou por insetos: quando vale a pena; Buchmann 1983). Espécies há em que as anteras só reagem a frequências de vibração produzidas por grupos precisos de insetos. A vibração nem sempre implica o batimento de asas: os abelhões aproximam-se das anteras e fazem vibrar os músculos do tórax sem movimentar as asas, fazendo um *buzz* caraterístico. Este mecanismo de polinização, conhecido por **polinização por vibração** (*buzz-pollination*), diminui o risco do pólen ser carregado por «maus polinizadores» ou que a deiscência das anteras se faça em dias de calmaria, desfavoráveis à polinização cruzada. Para se obterem boas polinizações na cultura

do tomate e de beringela em estufa introduzem-se colmeias de *Bombus terrestris* ou agitam-se as plantas com jatos de ar forçado.

A ação mecânica dos insetos vetores é igualmente necessária na polinização das giestas dos géneros *Cytisus* e *Genista*, ou na luzerna (*Medicago sativa*), entre outras leguminosas (Figura 192). Nas flores destas espécies, os estames e o estilete estão enrolados como a mola de um relógio de pulso, contidos pela quilha. Quando uma abelha insere a armadura bucal na flor, as duas pétalas que constituem a quilha são pressionadas para baixo, separam-se, e a cabeça do vetor é repentinamente fustigada pelos estames e estilete. Os estames depositam pólen; o estilete, eventualmente, captura pólen trazido pelo polinizador de outra planta da mesma espécie.

Os pelos que cobrem as abelhas são essenciais no processo de recolha e transporte do pólen, e potencialmente vantajosos para as plantas. As abelhas que mais frequentemente visitam flores escovam cuidadosamente o pólen com as patas e acumulam-no em estruturas especiais nas patas ou no abdómen. A abelha-melífera e os abelhões condensam o pólen na forma de pelotas que arrecadam, temporariamente, para transporte até à colmeia, nas corbículas. Os hábitos de limpeza e de arrumação do pólen são contra os interesses das plantas. Produzir mais pólen é a solução evolutiva imediata para compensar esta perda. Em alternativa, a planta pode aumentar a eficiência da polinização se concentrar a deposição do pólen numa pequena área, precisa e segura, do corpo do inseto, que posteriormente interaja com um estigma.

Kock *et al.* (2017) mostraram que a abelha-melífera e os abelhões são menos eficientes ou simplesmente não conseguem escovar com as patas o pólen acumulado nas linhas médias ventrais e dorsais do tórax (Figuras 286 e 276). As labiadas (Lamiaceae) de flores zigomórficas e muitas outras plantas esfregam as anteras na região da linha média dorsal do tórax (Figuras 276 e 291-B). As plantas da família da alcaparra (Capparaceae), os *Echium* (Boraginaceae) e muitas leguminosas tropicais inserem o pólen na parte ventral do tórax dos polinizadores (Figura 291-A). A colocação do pólen em sítios seguros resulta num incremento da eficiência da polinização, o que, por sua vez, permite um desinvestimento na produção de pólen (*e.g.*, as *Salvia* têm apenas duas tecas por flor). A capacidade de manobrar o movimento dos insetos em direção a locais específicos da flor característica de muitas flores zigomórficas aumenta a precisão da colocação do pólen em sítios seguros (Kock *et al.* 2017).

Polinização por engano

A polinização cruzada oferece grandes vantagens com 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 eminentes. Ao longo deste texto, dei vários exemplos de caracteres florais com a função de diminuir a probabilidade do pólen e do néctar serem roubados sem proveito (*e.g.*, simpetalia) ou dos 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, tácteis ou odoríferos irresistíveis para os



FIGURA 291
Colocação do pólen em sítios seguros no corpo dos insetos.
A) A *Daniellia oliveri* e muitas outras caesalpinioídeas tropicais inserem o pólen no ventre dos polinizadores (**esternotribia**); *n.b.*: estames arqueados para cima.
B) *Melittis melissophyllum* (Lamiaceae) carrega o pólen no dorso dos polinizadores (**nototribia**); *n.b.*: estames arqueados para baixo.
[Fotografias do autor; A) Guiné Bissau; B) Serra de Nogueira, Portugal.]

polinizadores sem oferecerem 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 dispendida (no movimento) e representa um desperdício de tempo necessário para funções vitais (*e.g.*, reprodução). Casos há em que a planta chega a causar a morte de visitantes bem intencionados (Renner 2006). Enquanto o polinizador não adquire, por adaptação, 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, sem interferir demasiado no ciclo de vida dos seus polinizadores. Para um sistema de polinização por engano ser evolutivamente estável, os custos de *fitness* (dos polinizadores) têm de ser contrabalançados por recompensas alimentares obtidas noutras fontes (Renner, 2006).

Reconhecem-se três 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 ou a carne ou plantas em decomposição, simulando o substrato de oviposição dos insetos polinizadores;
- **Polinização por engano alimentar** (*food deceptive pollination*) – as flores assinalam a presença de recompensas alimentares inexistentes; as espécies que seguem esta estratégia imitam a forma e os odores de espécies que oferecem recompensas;
- **Polinização por engano sexual** (*sexual deceptive pollination*) – as flores mimetizam as feromonas sexuais e/ou os sinais visuais e tácteis de insetos fêmeas; os insetos machos são usados como veículo de pólen quando visitam e tentam copular (pseudocópula), por engano, com a flor.

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 de odores termina mal esteja concluída a polinização. Os coleópteros e, em particular, os dípteros são os principais alvos do engano. Motivados pelo odor e pela cor clara do interior da flor são encaminhados para o seu interior. As flores das *Aristolochia* (Aristolochiaceae), das *Hoodia* (Apocynaceae) e de muitas outras espécies com este tipo de polinização têm flores com uma garganta apertada que alarga para o interior numa câmara onde estão alojados o androceu e o gineceu (Figura 292-C,F). Mecanismos elaborados geralmente com pelos dobrados para a base da flor aprisionam temporariamente os polinizadores e prolongam o seu contacto com os órgãos sexuais. Muitas espécies são protogínicas para prevenir a autogamia, *i.e.*, primeiro amadurecem as estruturas ♀ e só depois as ♂: os polinizadores polinizam os estigmas e quando abandonam a flor saem polvilhados de pólen (Lloyd & Webb cit. Urru *et al.* 2011).

Nos *Arum* (Araceae), não é a corola, mas sim uma grande bráctea (espata) a envolver uma espiga carnuda (espádice) de flores unissexuais que desenha uma câmara interna que, neste caso, aloja as flores ♂ e ♀ (Figura 292-D,F). O processo de polinização começa com uma subida da temperatura do **apêndice**, localizado na parte distal do espádice, e a libertação de substâncias voláteis – em *A. italicum* lembrando o estrume de porco – irresistíveis para as fêmeas de dípteros saprófitas da família Psychodidae. Atraídas pelos sinais odoríferos, as moscas atravessam um anel de flores ♂ estéreis na parte mais estreita da espata e ficam retidas durante cerca de 24h numa câmara com flores férteis ♂ e ♀. Os *Arum* são protogínicos. As moscas participam nas duas fases sexuais do espádice: primeiro, polinizam as flores ♀; em seguida, são carregadas com o pólen das flores ♂. Por fim, as flores ♂ estéreis desidratam-se e libertam os insetos aprisionados (Figura 292-D,F; Albre *et al.* 2003).

Uma das árvores ornamentais mais cultivadas nos trópicos, a *Plumeria rubra*, uma apocinácea de origem centro-americana, não oferece recompensas às borboletas noturnas polinizadoras – engana-as mimetizando o odor e a forma de outras espécies falaenófilas com recompensas alimentares (Figura 292-A; Haber 1984). Pelo menos 38 géneros de orquídeas servem-se do mesmo subterfúgio de engano alimentar (Jersáková *et al.* 2006).

Cerca de 18 géneros de orquídeas, concentrados na Austrália, Europa, América do Sul e Central, e África do Sul, seguem uma estratégia de polinização por engano sexual (Figura 292-B; Jersáková *et al.* 2006, Gaskett 2011). Nestas orquídeas, as flores libertam odores quimicamente próximos às feromonas sexuais femininas de determinadas espécies de abelhas ou vespas (Hymenoptera) e exibem labelos semelhantes a fêmeas, na forma, cor e pilosidade. É o caso das flores das orquídeas do género *Ophrys*, que apresentam um mimetismo químico, visual e táctil relativamente às fêmeas dos insetos polinizadores (Francisco & Ascensão 2013, Francisco 2015). A polinização é realizada pelos insetos ♂ quando tentam copular com a flor (**pseudocópula**). Cada espécie de orquídea depende dos serviços de uma a poucas espécies de polinizadores. Os machos atraídos pelas flores pousam no labelo e, inadvertidamente, contactam com os **bursículos**, duas bolsas onde se alojam dois discos viscosos (os **retináculos**) ligados por um pequeno pé a duas massas de pólen mais ou menos coesas, que constituem as **polinídias**. As polinídias aderem à cabeça ou ao abdómen do inseto ♂ pelo retináculo. A impossibilidade de realizar a cópula obriga

o inseto macho a procurar novamente uma fêmea. Ao pseudocopular com outra flor, existe uma grande probabilidade de deixar parte das massas polínicas das polinídias na superfície estigmática de uma flor não polinizada.

Esta estratégia de polinização estabelece uma dependência absoluta, e de elevado risco, da planta em relação a uma ou a um escasso cortejo de espécies polinizadoras. Embora os polinizadores acabem por aprender com a experiência a distinguir as fêmeas dos labelos das orquídeas, cada pseudocópula tem custos em tempo e energia que se refletem numa redução do sucesso reprodutivo (*fitness*) dos polinizadores. A polinização e a persistência de uma espécie de orquídea ficam em perigo se os seus polinizadores se extinguirem, ou se nestes evoluir uma capacidade inata de evitar orquídeas «mentirosas». As espécies que apostam no engano alimentar correm o mesmo risco. De facto, foi demonstrado que certas vespas polinizadoras evitam visitar habitats de orquídeas (Peakall cit. Schiestl & Schlüter 2009).



FIGURA 292
Polinização por engano. A) Engano alimentar: *Plumeria rubra* (Apocynaceae), uma espécie falaenófila. **B) Engano sexual:** *Ophrys speculum*, orquídea que simula o corpo da vespa solitária *Dasyscolia ciliata* (Scoliidae) e que emite feromonas sexuais femininas para atrair os machos: a – labelo; b – superfície estigmática (escassamente visível na figura); c – polinídia alojada nas tecas da antera; d – retináculo alojado no bursículo; e – rostelo; *n.b.*: o rostelo forma um rebordo que isola as polinídias da superfície estigmática; a coluna onde se inserem as polinídias, o estigma e o rostelo é conhecida por ginostémio. **C) Engano do local de oviposição:** *Hoodia currori* (Apocynaceae) no deserto do Namibe (Angola). **D-F) Engano do local de oviposição:** *Arum italicum* (Araceae). [A-D) Fotografias do autor; E) cortesia de Pedro Pinho; F) cortesia de Marco Jacinto; G) cortesia de Miguel Porto.]

Ao contrário de tantas outras plantas, as flores das orquídeas mantêm-se viçosas e as superfícies estigmáticas recetivas bastante tempo para aumentar a probabilidade da polinização – e daí parte do seu sucesso como plantas ornamentais. Sendo o pólen disperso sob a forma de polinídias, um único evento de polinização é suficiente para a fecundação de centenas de primórdios seminais. Mesmo assim, a produção de frutos/sementes em muitas espécies de orquídeas é limitada pela disponibilidade de pólen que, por sua vez, se deve à baixa frequência da visitação por polinizadores (Tremblay *et al.* 2005). Algumas orquídeas desenvolveram um sistema de autopolinização ativado quando a polinização se atrasa: as polinídias soltam-se nos bursículos, encurvam-se e tocam na superfície estigmática (Figura 293).



FIGURA 293
Autogamia autónoma em orquídeas. A *Ophrys apifera* é polinizada por engano sexual por abelhas solitárias do género *Eucera* (Apidae) ou por autopolinização (Kullenberg & Bergström 1976). Na fotografia, observam-se as polinídias destacadas das tecas da antera a dobrarem-se em direção à superfície estigmática. [Cortesia de Armando Frazão.]

⅓ das orquídeas conhecidas segue uma estratégia de engano alimentar ou sexual. Onde estão os ganhos que compensam tamanho risco? As plantas que optam pelo engano alimentar ou sexual poupam em recompensas energeticamente caras. Os desperdícios de pólen em indivíduos não coespecíficos são menores, a oclusão do estigma com pólen de outras espécies é também menor, e a polinização cruzada mais eficiente. Num compto final, teoricamente, sobram mais recursos para investir em sementes.

Síndromes de polinização

Entende-se por **síndrome de polinização** o conjunto de características ao nível da flor (*e.g.*, forma e cor da corola, e recompensas) partilhadas, em maior ou menor grau, pelas plantas com um mesmo vetor de polinização, que hipoteticamente se admitem resultarem de evolução convergente (Ollerton *et al.* 2009). No Quadro 48 e no Quadro 49, descrevo de forma resumida, respetivamente, as síndromes associadas aos vetores de polinização de maior relevância na natureza, e aos tipos mais comuns de entomofilia. Da leitura dos quadros depreende-se que as síndromes de polinização, à semelhança das

QUADRO 48
Síndromes de polinização (fontes bibliográficas diversas)

Sistema de polinização	Características frequentes da flor (síndrome de polinização)		Exemplos
	INFLORESCÊNCIA E ESTRUTURA DA FLOR	PÓLEN, ODOR E NÉCTAR	
Anemofilia – polinização pelo vento	Flores numerosas, pequenas, nuas, frequentemente unissexuais e com poucos primórdios seminais (uniovuladas em muitas espécies); estames com filetes longos; estigmas de grande superfície.	Pólen produzido em grande quantidade; grãos de pólen pequenos, leves, não ornamentados, e isolados. Flores sem odor nem néctar.	Todas as gramíneas, ciperáceas e juncáceas. *Quercus* (Fagaceae), salgueiros (*Salix*, Salicaceae), bidoeiros (*Betula*, Betulaceae).
Hidrofilia – polinização pela água	Flores pequenas, inconspícuas, frequentemente nuas, submersas ou flutuantes; estigmas de grande superfície, flutuantes ou não.	Produção de muito pólen; grãos de pólen pequenos, flutuantes ou não. Flores sem odor nem néctar.	Epi-hidrofilia: *Callitriche* (Callitrichaceae), *Potamogeton* (Potamogetonaceae) e *Vallisneria* (Hydrocharitaceae). Hipo-hidrofilia: *Zannichellia* (Potamogetonaceae) e *Zostera* (Zosteraceae).
Ornitofilia – polinização por aves	Flores de cores vivas, geralmente vermelhas ou laranja, actinomórficas, tubulosas e com pétalas distalmente recurvadas; anteras e estigmas excertos; ovário frequentemente lenhoso. Ântese diurna.	Sem odor ou pouco odoríferas. Néctar produzido em maior quantidade e mais diluído do que nas flores entomófilas.	Fúchsias (*Fuchsia*, Onagraceae), aloés (*Aloe*, Asphodelaceae), estrelícias (*Strelitzia*, Strelitziaceae).
Quiropterofilia – polinização por morcegos	Flores de cores mortas (esverdeadas, acastanhadas, etc.), robustas, afastadas da canópia por grandes pedúnculos, grandes, acampanuladas de estames e estigmas excertos ou, então, flores pequenas e agrupadas em inflorescências densas. Certas flores refletem os ecos de sonar, facilitando a ecolocalização por morcegos polinizadores (von Helversen & von Helversen 2003). Ântese noturna.	Odor desagradável (*e.g.*, cheiro a ranço). Pólen tendencialmente de grande dimensão. Néctar abundante.	Bananeiras (*Musa* sp.pl., Musaceae), embondeiro (*Adansonia digitata*, Malvaceae, Bombacoideae) e árvore-salsicha (*Kigelia africana*, Bignoniaceae).
Entomofilia – polinização por insetos	Perianto bem diferenciado e colorido, por vezes, simulando formas ♀ (Orchidaceae). Localização das recompensas de modo a obrigar ao contacto entre inseto e estames e/ou estigma; *e.g.*, nectários quase ocultos no fundo da flor ou em esporões.	Menos pólen do que as plantas anemófilas. Grãos de pólen grandes, 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 pouca quantidade.	Um elevado número de famílias e géneros.

síndromes de dispersão ou das síndromes associadas a determinadas ecologias, não devem ser enunciadas de forma taxativa. A afirmação «as flores anemófilas têm flores nuas» é falsa; deve ser substituída por «as flores anemófilas são tendencialmente nuas».

No caso da polinização biótica, os sinais emitidos pelas flores são frequentemente compreendidos por muitos polinizadores e as recompensas de fácil acesso (Fenster *et al.* 2004). Consequentemente, as plantas são geralmente visitadas por uma gama variada de polinizadores. Esta constatação levou alguns autores a questionar a utilidade do conceito da síndrome de polinização. Ollerton *et al.* (2009) defendem que, embora pedagógica e útil, envolve uma simplificação excessiva de uma realidade bem mais complexa.

As síndromes de polinização afinal são, ou não, conjuntos de adaptações, ao nível da flor, à polinização por agentes específicos de polinização? Se sim, então é possível inferir os agentes polinizadores a partir da simples observação das flores. Este corolário foi testado e confirmado por Rosas-Guerrero *et al.* (2014) com espécies entomófilas: a associação entre as características das flores e os tipos de polinizadores é real. Os mesmos autores avançaram com três outras conclusões a reter: (i) a convergência evolutiva dos fenótipos das flores faz-se em relação aos melhores polinizadores («Coevolução polinizador animal-planta polinizada»); (ii) a previsibilidade dos polinizadores a partir das características da flor é maior nos casos de maior dependência polinizador/planta polinizada (mutualismo especializado e superespecializado) e nas plantas tropicais; (iii) muitas espécies possuem polinizadores secundários que, frequentemente, correspondem aos polinizadores ancestrais.

O homem como vetor de polinização

Por fim, uma referência ao papel do homem como agente polinizador. A **síndrome de domesticação**, *i.e.*, o conjunto de características adquirido pelas plantas cultivadas durante o processo de domesticação, envolveu, em algumas espécies, uma dependência total ou parcial da polinização mediada pelo homem. A baunilha (*Vanilla planifolia*) é uma orquídea (Orchidaceae) lianoide de frutos aromáticos de origem mexicana. Nas plantações comerciais, as flores da baunilha são polinizadas manualmente até 12 horas após a ântese (Figura 294). Na falta de bons polinizadores (apídeos do gen. *Xylocopa*), nos pomares comerciais de maracujazeiros (*Passiflora* spp.) não há outra alternativa senão a polinização manual. No quivi, o tamanho do fruto é proporcional ao número de sementes e um fruto de qualidade tem de atingir 1000 a 1400 sementes (Pyke & Alspach 1986). Além de necessitar de enormes quantidades de pólen por flor, o quivi é dioico, produz flores pouco atrativas para os insetos polinizadores (as flores ♀ oferecem pólen estéril em vez de néctar) e, frequentemente, está sujeito a um desfazamento nas datas de abertura das flores ♂ e ♀ (Figura 160). Para evitar a competição pelos polinizadores, aconselha-se um controlo apertado das infestantes com flores

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 (*Apis mellifera*) e espécies afins (*e.g.*, abelhas solitárias, abelhões [gén. *Bombus*])	As abelhas não veem o vermelho, em contrapartida veem o ultravioleta (UV). Armadura 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 cor UV. Flores grandes; se pequenas, então agrupadas em inflorescências densas. Flores mecanicamente fortes, de tubo da corola ou garganta (nas flores dialipétalas) curtos, zigomórficas ou actinomórficas, regra geral, com uma plataforma de apoio aos insetos (*e.g.*, um lábio ou inflorescência tipo capítulo ou umbela). Presença de guias nectaríferas UV na superfície das pétalas a indicar a posição dos nectários. Odor adocicado e suave. Néctar de fácil acesso, geralmente mais concentrado do que nos restantes tipos de entomofilia. Libertação do pólen estimulada pelas vibrações produzidas pelos insetos (*buzz pollination*).	Um sem número de espécies; *e.g.*, lamiáceas como as sálvias (*Salvia*), o alecrim (*Rosmarinus officinalis*) e os tomilhos (*Thymus*).
Psicofilia – polinização por borboletas diurnas	Insetos diurnos; boa visão e pouco olfato; veem o vermelho. Armadura bucal longa e tubulosa, adaptada 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 uma plataforma de apoio aos insetos; com ou sem guias nectaríferas. Odor pouco intenso, embora agradável. O néctar é a única recompensa, embora geralmente seja pouco abundante e de difícil acesso. Ântese diurna.	Rosmaninhos (*Lavandula*, Lamiaceae), *Lantana camara* (*Verbenaceae*), trevos (*Trifolium*, Fabaceae), violetas (*Viola*, Violaceae).
Falaenofilia – polinização por borboletas noturnas	Insetos noturnos; bom sentido do olfato, por vezes, com capacidade de voo imobilizado (fam. *Sphingidae*). Armadura bucal longa e tubulosa, adaptada à aspiração de líquidos.	Flores de cores pálidas, frequentemente tubulosas, horizontais ou pendentes, zigomórficas ou actinomórficas e de pétalas distalmente recurvadas para apoio dos insetos; sem guias nectaríferas. Frequentemente, com odores fortes, adocicados, pela tardinha ou noite. Néctar geralmente pouco abundante e de difícil acesso. Ântese noturna.	Brugmânsias (*Brugmansia*, Solanaceae), figueiras-do--inferno (*Datura*, Solanaceae), *Oenothera* (Onagraceae).
Miofilia – polinização por moscas	Atraídos por carne em decomposição (sapromiofilia). Armadura bucal curta preparada para absorver líquidos ou sólidos previamente liquefeitos.	Flores frequentemente claras, amarelas, alaranjadas ou de cores mortas, com desenhos quadriculados e actinomórficas. Odor desagradável (a proteínas em decomposição). Sem néctar. *N.b.*: nem todos os grupos de moscas polinizadoras são atraídos por carne em decomposição, facto com reflexos na estrutura das flores polinizadas; *e.g.*, as flores polinizadas por moscas da família Syrphidae apresentam síndromes de polinização semelhantes às flores polinizadas por abelhas.	Numerosas Araceae e Apiaceae.
Cantarofilia – polinização por coleópteros	Armadura bucal pouco especializada de tipo triturador. Polinizadores pouco especializados; alimentam-se indiscriminadamente de várias partes da flor.	Flores frequentemente esverdeadas ou de cores escuras; geralmente grandes, actinomórficas, com partes numerosas e carnudas (*e.g.*, muitas pétalas e estames), não tubulosas, com os órgãos sexuais muito expostos. As pétalas e os estames atuam como recompensa e são consumidos pelos polinizadores. Odor forte, por vezes, a carne podre (coprofilia). Sem néctar. Produção de grandes quantidades de pólen. Ovários bem protegidos da fitofagia.	Com mais expressão nos grupos basais de angiospérmicas; *e.g.*, magnólias (Magnoliaceae) e Nymphaeaceae.

ou inflorescências atrativas. A polinização pode também ser melhorada introduzindo colmeias e aumentando o rácio plantas ♂/plantas ♀ (com perdas na produção potencial por unidade de área). Uma solução mais radical passa pela polinização complementar das plantas ♀ com pólen comercial projetado com polvilhadores.

Pese embora a evolução de novas técnicas (*e.g.*, transmissão horizontal de genes com vetores adequados), o melhoramento de plantas continua a depender da obtenção de indivíduos superiores selecionados a partir de **progénies** (*i.e.*, dos descendentes) resultantes de polinização cruzada entre indivíduos parentais escolhidos. A variação genética introduzida pela sexualidade é um passo fundamental da maioria dos programas de melhoramento de plantas, ainda que as cultivares obtidas sejam posteriormente propagadas vegetativamente, como acontece nas árvores de fruto. Para que as progénies descendam de indivíduos parentais conhecidos, é preciso controlar a polinização. Com esse fim, no trigo-mole, cevada e aveia e outras plantas autogâmicas emasculam-se (extração manual dos estames) as flores antes da ântese. As flores são, em seguida, polinizadas artificialmente, pincelando à mão os estigmas com pólen selecionado ou colocando o pólen no interior de um saco, que é agitado com as flores a polinizar no seu interior. Para evitar riscos de polinizações com pólen alheio, isolam-se as inflorescências polinizadas artificialmente com sacos de papel ou redes com uma malha inferior ao diâmetro do pólen.



FIGURA 294
O homem como vetor de polinização. Polinização artificial da planta da baunilha (*Vanilla planifolia*, Orchidaceae). A polinização entomófila é insuficiente nas plantações comerciais. Para proceder à polinização manual, os operadores afastam o rostelo com um pequeno estilete; em seguida, dobram com os dedos as polinídias, pondo-as em contacto com a superfície estigmática. A «vagem» (em termos botânicos, uma pseudocápsula) é colhida 9 meses depois. [Cortesia de C. Dunk, www.spicelines.com.]

Viabilidade polínica. Período efetivo de polinização

A capacidade do pólen cumprir a sua função reprodutiva designa-se por **viabilidade polínica** (*pollen viability*). A viabilidade do pólen esbate-se com o tempo. O conceito de **longevidade do pólen** (*pollen longevity*) refere-se ao período de tempo em que o pólen se mantém viável (funcional) (Dafni & Firmage 2000). A longevidade do pólen depende (i) das características genéticas da planta, (ii) do estádio de desenvolvimento do microgametófito e (iii) de variáveis ambientais, sobretudo da temperatura e da humidade relativa. O pólen das Poaceae é viável durante poucas horas; noutras espécies, sobretudo nas plantas entomófilas, a viabilidade pode prolongar-se por várias semanas. O pólen bicelular é, normalmente, viável durante mais tempo do que o pólen tricelular. Temperaturas elevadas e humidades relativas baixas reduzem o período de viabilidade do pólen. Em muitas plantas, o contacto direto com a chuva pode causar uma disrupção osmótica e inviabilizar o pólen (Lawson & Rands 2019). O pólen é menos resistente ao choque osmótico nas plantas que protegem o pólen da chuva (*e.g.*, flores viradas para o solo) do que nas plantas que não o fazem – evidências de que a chuva foi uma força seletiva significativa na evolução da flor (Mao & Huang 2009).

O número de dias durante o qual a polinização é eficaz a induzir a diferenciação de sementes e frutos designa-se por **período efetivo de polinização** (*effective pollination period*) (Williams 1965). Esta métrica é determinada pela diferença, medida em dias, entre a viabilidade dos primórdios seminais após a ântese e o somatório do tempo requerido pela polinização (transferência antera-estigma do pólen), germinação estigmática do pólen, crescimento do tubo polínico e fecundação (fase progâmica, *v.i.*). O frio e a polinização tardia são dois importantes fatores de risco no sucesso reprodutivo das plantas. O frio encurta o período de polinização efetiva porque reduz a velocidade do crescimento do tubo polínico. A polinização tardia pode-se dever a um atraso do voo dos polinizadores causado por tempo frio, encoberto, ventoso ou chuvoso, ou ainda, como acontece frequentemente em fruticultura, a uma sobreposição incompleta da ântese das cultivares polinizadoras e das cultivares base.

Tomemos a macieira como exemplo. A viabilidade dos primórdios seminais da macieira é de 2-9 dias (Sanzol & Herrero 2001). A velocidade de crescimento do tubo polínico aumenta linearmente de 0-40 °C; em condições normais de temperatura, o pólen de macieira demora 12h para germinar no estigma, e mais 48h para atingir os primórdios seminais (*vd.* Ramírez & Davenport 2013). Percebe-se facilmente que uma primavera fria pode ter um efeito devastador na produção de maçã, e de muitas outras fruteiras temperadas, sobretudo se forem alogâmicas obrigatórias. *Grosso modo*, nas plantas

entomófilas, a produção de fruto/semente é máxima quando a polinização e a fecundação decorrem em dias soalheiros (sem chuva), relativamente quentes, sem ou com pouco vento.

A flor depois de polinizada

Em muitas espécies, a corola senesce logo após a polinização porque a manutenção de sinais pode atrair fitófagos de flores. Noutras, a corola persiste e muda de cor, a produção de néctar diminui, assim como as visitas de polinizadores. A explicação evolutiva deste fenómeno é surpreendente (Brito *et al.* 2015). A retenção de uma corola colorida após a polinização aumenta a atratividade a longa distância das inflorescências e, por conseguinte, a visitação das flores não polinizadas; a curta distância, a eficiência da colheita de néctar e pólen pelos insetos polinizadores aumenta porque o número de visitas supérfluas a flores sem recompensas diminui (os insetos distinguem as flores com e sem néctar pela cor da corola). Os insetos são enganados com os sinais a longa distância, mas, a curta distância, a mensagem das flores é honesta. Tanto os polinizadores como as plantas polinizadas têm ganhos.

FASE PROGÂMICA

A **fase progâmica** decorre entre a captura do pólen e a fecundação, exclusive. Contempla duas etapas fundamentais: (i) aderência e germinação do pólen, e a (ii) formação do tubo polínico.

Da aderência do pólen ao tubo polínico

Para a polinização ser bem-sucedida é necessário que o pólen adira adequadamente aos estigmas. Experiências com simulação de chuva após polinização artificial mostram que o pólen adere com firmeza aos estigmas rapidamente (<1-2 h) (Yang *et al.* 2015). A chuva, logo após a captura do pólen, e o tempo muito quente podem prejudicar esta aderência. A humidade relativa muito baixa (<50%) tem o mesmo efeito.

O estigma é um órgão especializado na captura e triagem do pólen. Logo após a abertura das flores, os estigmas estão sujeitos a uma intensa e permanente chuva de pólenes estranhos. As plantas com flor desenvolveram mecanismos eficazes, ainda não completamente esclarecidos, que apenas autorizam a germinação de pólenes coespecíficos. Nas plantas com sistemas de autoincompatibilidade só uma fração do pólen coespecífico germina. Desde que os estigmas estejam **recetivos**, o pólen seja viável e o dador e o recetor de pólen compatíveis, menos de uma hora após a captura pelo estigma, o grão de pólen hidrata-se e germina. Em muitas espécies é suficiente colocar o pólen numa solução açucarada, ou até em água pura, para espoletar a germinação e observar tubos polínicos.

Os gâmetas ♂ dos espermatófitos são transportados por um tubo polínico através dos tecidos da planta dadora de gâmetas ♀[19]. O **tubo polínico** (*pollen tube*) irrompe por uma abertura da esporoderme do grão de pólen e invade os tecidos do estigma (Figura 295). Para atingir os gâmetas ♀ encapsulados no primórdio seminal, têm de vencer uma distância de poucos milímetros numa pequena planta anual, a mais de 30 cm no milho-graúdo (Figura 187). Durante este percurso, o tubo polínico, primeiro, é alimentado pelos tecidos do estigma e, depois, pelo estilete.

Nos estiletes sólidos, o tubo polínico cresce pelos espaços intercelulares do tecido de transmissão; nos estiletes fistulosos, mergulha numa mucilagem. O metabolismo e alongamento do tubo polínico são controlados pelo núcleo da célula vegetativa («Microsporogénese e microgametogénese»). A célula vegetativa desce pelo estilete contida no interior do tubo polínico, arrastando consigo duas células espermáticas (gâmetas ♂) incorporadas no citoplasma. Ciclicamente, formam-se tampões de calose (uma proteína) que mantêm as células espermáticas sequestradas na extremidade distal do tubo. Esta característica exclusiva das angiospérmicas reduz os riscos de danos nos tubos polínicos e permite que estes atinjam comprimentos assinaláveis (Lord 2000). Como referi anteriormente, nos grãos de pólen bicelulares, a divisão da célula generativa em duas células espermáticas decorre durante a formação do tubo polínico; nos grãos de pólen tricelulares, a mitose ocorre antes, ainda na antera.

Na maioria das angiospérmicas, a fase progâmica demora menos de 2h a 48h, com um máximo de frequência nas 24h, podendo atingir, em casos excecionais, os 12 meses (Williams 2008). A temperatura ambiente tem um efeito marcado quer na taxa de germinação dos grãos de pólen no pistilo, quer na velocidade de crescimento do tubo polínico («Viabilidade polínica. Período efetivo de polinização»).

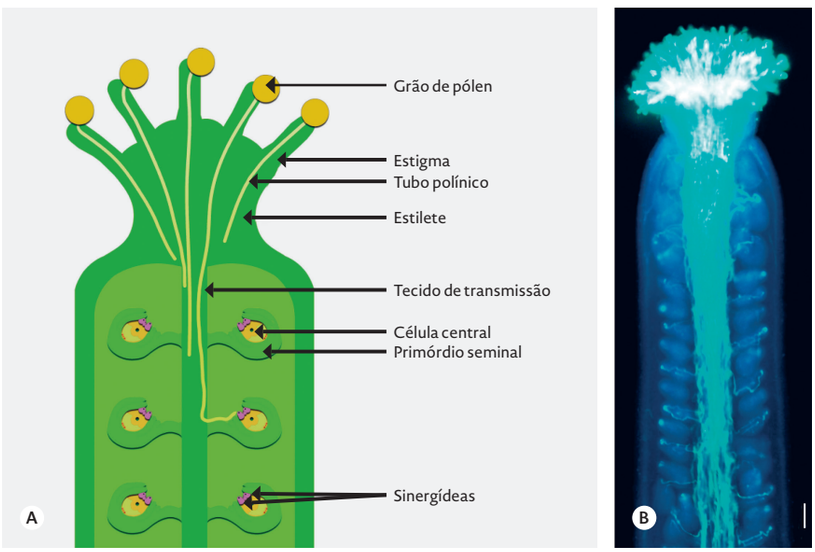


FIGURA 295
Germinação do grão de pólen e desenvolvimento do tubo polínico.
A) Representação esquemática.
B) Microfotografia de tubos polínicos em *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) corados com azul de anilina; *n.b.*: alguns dos primórdios seminais já foram alcançados pelos tubos polínicos; barra = 0,1 mm. [Cortesia de Li-Yu Chen (Zheng *et al.* 2018).]

Competição do pólen. Seleção de gâmetas

As flores recebem, frequentemente, pólen coespecífico em excesso para fecundar os primórdios disponíveis, proveniente de múltiplos doadores com diferentes características genéticas. Um indivíduo que adquira a capacidade de escolher os gâmetas ♂ de melhor qualidade (os melhores genes) tem descendentes que produzem mais descendentes (sucesso reprodutivo acrescido). Então, a evolução de mecanismos de **seleção de gâmetas** ♂ é, potencialmente, vantajosa.

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

O mecanismo de competição do pólen é conceptualmente simples, apesar das suas bases fisiológicas e moleculares estarem por elucidar. Os grãos de pólen compatíveis, que germinem precocemente com tubos polínicos de rápido crescimento, penetram mais cedo os primórdios seminais e têm maior probabilidade de fecundar os gâmetas ♀ do que os grãos de pólen de captura tardia que geram tubos polínicos de crescimento lento. Cativar eficientemente a atenção dos polinizadores aumenta a probabilidade de atingir precocemente um estigma. A taxa de crescimento dos tubos polínicos depende das características do pólen (*e.g.*, vigor e dimensão) e sofre a interferência do pistilo (*e.g.*, a proximidade genética pólen/pistilo pode deprimir o crescimento do tubo polínico).

Foi comprovado experimentalmente que: (i) a velocidade de crescimento do tubo polínico é um indicador de quão bem a genética do indivíduo dador de pólen está a lidar com as condições ambientais em que vive; (ii) a competição intensa do pólen resulta em taxas de germinação superiores, plântulas mais vigorosas e de crescimento mais uniforme, e indivíduos adultos de maior poder competitivo; (iii) a competição do pólen é muito frequente nas angiospérmicas (Delph & Havens 1998, Skogsmyr & Lankinen 2002). Os «Mecanismos espaciais e temporais de promoção da alogamia» (*inc.* sistemas de autoincompatibilidade) e a competição do pólen são complementares, trabalham para o mesmo fim: produção de progénies superiores, fecundas.

A seleção dos melhores gâmetas é tanto mais eficaz quanto maior o número de tubos de germinação simultânea em competição. Estão publicadas evidências de seleção natural dirigida à maximização do número de doadores e de tipos de pólen em competição. O atraso da recetividade dos estigmas após a ântese detetado em algumas espécies aumenta o número de grãos de pólen aderentes ao estigma e promove a sua germinação simultânea (*cf.* Moore & Panel 2006). Nas plantas de polinização anemófila, os grãos de pólen tendem a chegar espaçados no tempo e de forma individual, enquanto na polinização entomófila o pólen é depositado agrupado. Admite-se, por isso, que a polinização entomófila favorece a competição do pólen (Mulcahy & Mulcahy 1987).

Nas gimnospérmicas, o pólen é capturado diretamente pelo primórdio seminal, não havendo grandes oportunidades evolutivas para se desenvolverem sistemas de seleção de gâmetas. Por outro lado, as gimnospérmicas têm *a priori*, salvo raras exceções, a desvantagem de serem anemófilas. A seleção dos melhores genes atua tardiamente (pós-zigótica), e ineficientemente, através da poliembrionia simples (Zavada & Taylor 1986; «Ciclo de vida das gimnospérmicas atuais»). A evolução do carpelo e a polinização por insetos aumentaram a competição do pólen e a eficácia da seleção dos gâmetas nas angiospérmicas e terão contribuído para o sucesso evolutivo deste grupo taxonómico (Mulcahy & Mulcahy 1987).

FECUNDAÇÃO

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

A penetração do primórdio seminal pelo tubo polínico faz-se, geralmente, pelo micrópilo (**porogamia**). Nas Betulaceae e nas Casuarinaceae, entre outras famílias de Fagales, o tubo polínico perfura a calaza para alcançar o saco embrionário (Sogo *et al.* 2006). Na última fase da sua caminhada, o tubo polínico é orientado em direção à oosfera pelas sinergídeas; rodeia uma das sinergídeas e rebenta pela extremidade, libertando os dois gâmetas (Dresselhaus *et al.* 2016). A fusão de um gâmeta ♂ com a oosfera, e de outro com a célula central, dá-se poucos minutos depois, praticamente em simultâneo. Novamente à escala do minuto, segue-se a **cariogamia** (fusão do material genético maternal e paternal).

A reprodução sexual nas angiospérmicas é um complexo processo com dois gâmetas ♂, dois gâmetas ♀ e duas **singamias**[20], designado por **dupla fecundação**

(Figura 337). A fusão de um núcleo espermático com a oosfera dá origem ao **zigoto**. O zigoto é a primeira célula da geração esporofítica seguinte, cujo desenvolvimento gera o embrião. A célula triploide resultante do encontro do segundo núcleo espermático com os dois núcleos polares[21] é o ponto de partida da diferenciação do endosperma[22]. Entretanto, a célula vegetativa do microgametófito perde a sua função e desorganiza-se. As restantes células do saco embrionário – as sinergídeas e as antípodas – têm o mesmo destino, servindo o seu conteúdo, provavelmente, de alimento ao embrião em formação (Chun-Gang & Xiang-Yuan 1992). A singamia provoca a libertação de moléculas repelentes que bloqueiam o crescimento de outros tubos polínicos em desenvolvimento no estilete (Dresselhaus *et al.* 2016). Se uma ou as duas fecundações falharem, um novo tubo polínico, sob o controlo da sinergídea sobrevivente (cada evento de fecundação consome uma sinergídea), pode penetrar o gametófito ♀ (Kasahara *et al.* 2012) – um mecanismo notável de maximização do sucesso reprodutivo.

O endosperma é um tecido temporário que envolve e alimenta o embrião durante a formação da semente – atua como a placenta nos animais (van Djijk 2009). Nas sementes endospérmicas, essa função mantém-se até à emergência das plântulas. O endosperma triploide é um dos muitos enigmas que envolvem as angiospérmicas. Foi sugerido que a semente ancestral produzia dois embriões de outras tantas oosferas; um dos embriões terá evoluído num endosperma estéril com a função de tecido de reserva (Sargant cit. Linkies *et al.* 2010). O porquê da evolução da triploidia do endosperma é ainda mais misterioso. O endosperma é diploide nas angiospérmicas mais antigas (angiospérmicas basais), razão pela qual Friedman & Williams (2004) admitiram que o endosperma triploide foi adquirido por um antepassado comum das magnoliídeas, monocotiledóneas e eudicotiledóneas.

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 (Bewley *et al.* 2013): **fase I, histodiferenciação** (*histodifferentiation*); **fase II, expansão celular** (*celular expansion*); **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 stresse hídrico da semente em formação – e da produtividade das culturas agrícolas dirigidas à produção de semente – é máximo. No final da histodiferenciação, estão formados os tecidos e a maior parte das células que compõem a semente madura; o embrião atingiu o estádio cordiforme (*v.i.*).

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

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

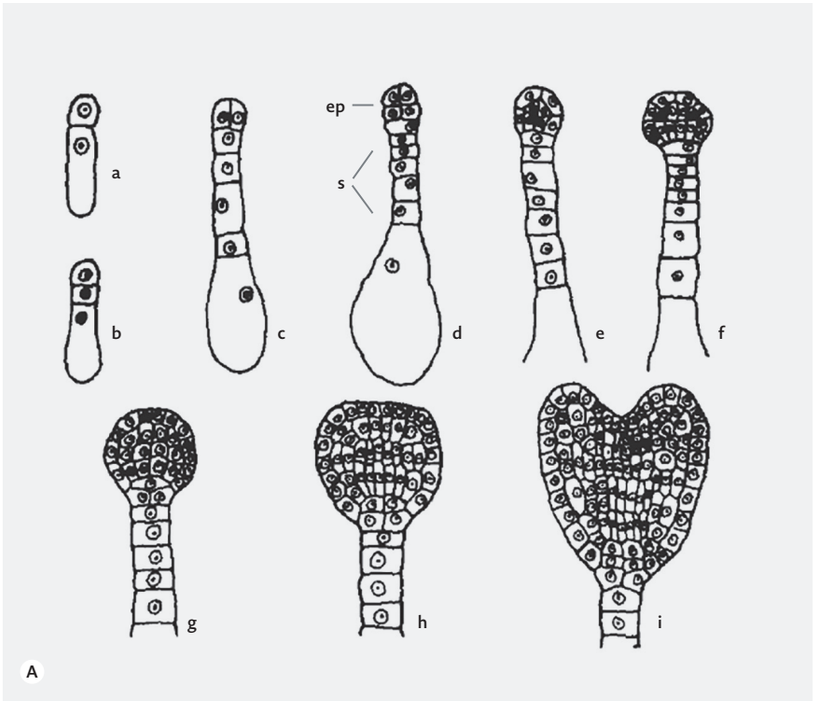
As **sementes recalcitrantes** (*recalcitrant seeds*) não entram em dormência e mantêm elevados teores em água na maturação, o que as torna sensíveis à dessecação e a temperaturas baixas (geralmente, abaixo dos 10 °C) (Vozzo 2002). E a germinação pode ocorrer sem a prévia embebição em água. A maturação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

Embriogénese

Diferenciação do embrião

O embrião diferencia-se a partir do zigoto. Os estudos de genética mostram que a diferenciação do corpo do embrião é controlada por uma elaborada rede genética que assegura uma adequada sequência de eventos

morfogenéticos (Elhiti & Stasolla 2013). Durante o seu desenvolvimento, o embrião e o endosperma são nutridos pelo nucelo, tecido que, na grande maioria das angiospérmicas, acaba por 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.



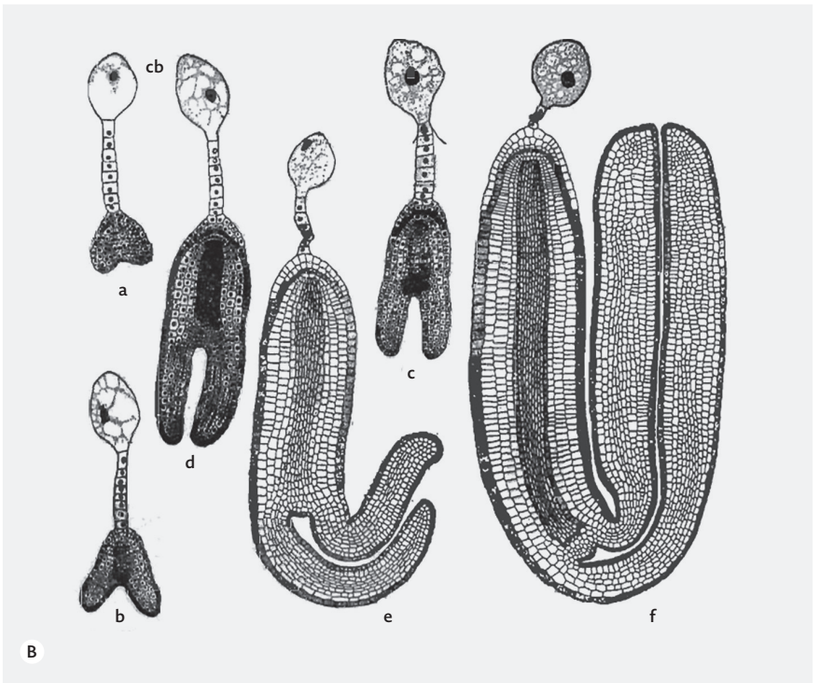


FIGURA 296
Embriogénese nas dicotiledóneas (embrião de *Capsella bursa-pastoris* [Brassicaceae]).
A) Do zigoto ao embrião cordiforme: estádio de pró-embrião (a) a (b) – o zigoto divide-se em duas células, as células basal (mais alongada) e apical (a); o suspensor (s) desenvolve-se a partir da célula-basal e o embrião a partir da célula apical; **estádios globular e cordiforme** – à medida que o embrião se desenvolve, o suspensor ganha uma forma filamentosa e o embrião passa pelos estádios globular (f, g) e cordiforme (i); as figuras (e) e (h) representam condições de transição.
B) Do estádio cordiforme ao embrião maduro: estádio cordiforme (a-b), torpedo (c-e) e embrião maduro com o suspensor em vias de degeneração (f); célula basal (cb); *n.b.*: embrião representado sem os restantes tecidos da semente. [A) cortesia de E. Yeung (Yeung & Meinke 1993); B) adaptado de Maheshwari (1950).]

O primeiro passo da embriogénese envolve uma divisão assimétrica do zigoto em duas células-filha: a **célula basal** (*basal cell*) e a **célula apical**[23] (*apical cell*), a primeira voltada para o micrópilo (polo micropilar) e a segunda para a calaza (polo calazal) (Maheshwari 1950; Figura 296-A). Logo na primeira divisão celular fica definida uma polaridade apical-basal que não mais abandona a planta.

A célula basal é substancialmente maior e mais vacuolizada do que a célula apical; dá origem ao **suspensor**, nas angiospérmicas, uma coluna com uma ou mais células que tem por função transferir nutrientes e reguladores de crescimento da planta-mãe para o embrião em formação. O suspensor empurra o embrião para a cavidade onde está alojado o endosperma, razão pela qual o embrião surge embebido neste tecido nas sementes endospérmicas (exceto nas gramíneas). O número de células do suspensor varia de espécie para espécie. Pontualmente, a célula basal pode contribuir com algumas células para o embrião. Nas monocotiledóneas, a célula basal dá origem à célula mais basal do suspensor; o embrião e as restantes células do suspensor têm origem na célula apical (Bewley *et al.* 2013). Nos 'pteridófitos' e nas gimnospérmicas, o suspensor tem um metabolismo pouco ativo.

O embrião diferencia-se a partir da célula apical. Primeiro, forma-se uma cadeia mais ou menos linear de células, característica do **estádio de pró-embrião**, que, em seguida, evolui numa forma globular de simetria radial (**estádio globular**), todavia, sem tecidos diferenciados (Figura 296-A). No final do estádio globular, ficam definidos os domínios celulares (grupos contíguos de células) que originarão os meristemas radicular e apical, e os cotilédones (Bewley *et al.* 2013). Nas plantas com dois cotilédones, o embrião toma então a forma de um coração estilizado de simetria bilateral (**estádio cordiforme**), um prenúncio da diferenciação de dois cotilédones (Figura 296-B). Nas monocotiledóneas, o embrião progride para uma forma cilíndrica (**embrião cilíndrico**) porque dispõe de apenas um cotilédone (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 embriogénese (**estádio de torpedo**), o embrião alonga-se significativamente, completa-se a diferenciação dos meristemas primários, as células do suspensor degeneram naturalmente por morte celular programada ou pelo efeito da compressão do embrião em crescimento; nas sementes cotiledonares, desenrola-se o grosso da transferência de nutrientes do endosperma para os cotilédones. A diferenciação do embrião culmina no **estádio cotiledonar**, com todos os componentes diferenciados e os tecidos vasculares bem

nítidos. A embriogénese termina, o embrião perde água e, nas sementes ortodoxas, a semente entra em quiescência/dormência. O embrião amadureceu.

Diferenciação do endosperma

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

Nas angiospérmicas, o endosperma pode (**sementes albuminosas**) ou não (**sementes exalbuminosas**) permanecer na semente madura. As monocotiledóneas são geralmente albuminosas (pontualmente perispérmicas), e as 'dicotiledóneas' exalbuminosas (com exceções) («Estrutura da semente»). A formação de cotilédones de grande dimensão com abundantes reservas faz-se, em grande parte, à custa da desmobilização de reservas acumuladas no endosperma no início da formação da semente.

As sementes cotiledonares tendem a germinar mais rapidamente do que as sementes albuminosas porque transferem mais rapidamente as suas reservas para o embrião. Esta vantagem é suficiente para explicar a evolução das sementes cotiledonares de forma independente em múltiplas linhagens de plantas. Nas angiospérmicas existe uma tendência evolutiva para as sementes cotiledonares (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006).

Diferenciação do tegumento

Recordo que os tegumentos do primórdio seminal dão origem ao episperma, *i.e.*, à «casca» que envolve e protege a semente («Episperma»). O episperma das angiospérmicas tem um ou dois tegumentos (cada um com uma ou mais camadas de células) consoante o primórdio seminal possua um ou dois tegumentos. O tegumento acompanha o crescimento da semente. A maturação e o endurecimento do tegumento decorre em simultâneo com as restantes partes da semente.

Tamanho da semente

O tamanho da semente das angiospérmicas está correlacionado com o volume de endosperma acumulado, quer ele persista ou não na semente madura (Sundaresan 2005). As sementes muito grandes geralmente têm reservas endospérmicas.

Até 30 cm de comprimento e 25 kg de peso – o coco-do-mar (*Lodoicea maldivica*, Arecaceae), uma palmeira originária do Litoral das Ilhas Seychelles, no Oceano Índico, detém o recorde da maior semente do mundo (Figura 297). No lado oposto do espectro, estão as orquídeas, com sementes de 0,2-0,8 mm. As sementes das orquídeas não têm reservas energéticas e dependem da cooperação com fungos simbióticos para germinar (Harper *et al.* 1970, Eriksson & Kainulainen 2011).

O tamanho da semente é um tema muito estudado pelos ecologistas. As sementes tendem a ser maiores nas zonas tropicais e em plantas que, pelo menos numa fase inicial do seu ciclo de vida, crescem em habitats sombrios (Moles *et al.* 2007). A explicação mais plausível é a que se segue. As florestas tropicais equatoriais e de monção são hiperdiversas e sombrias, consequentemente, as plantas atingem a autossuficiência fotossintética tardiamente, portanto, para se estabelecerem precisam de reservas energéticas abundantes. Por outro lado, as sementes grandes são dispersas por animais grandes, e, nas regiões tropicais, os dispersores são substancialmente maiores do que nas regiões extratropicais. A semente grande pode também ser uma forma de satisfazer os insetos fitófagos e ainda assim sobrar energia para germinar e atingir a fase plântula, como acontecerá com alguns carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) (Yi & Yang 2010).

As áreas tropicais (savana) e mediterrânicas com uma estação seca bem marcada são propícias a leguminosas e gramíneas de sementes grandes. Nestas ecologias é vantajoso investir em plântulas que ocupem rapidamente o espaço, construídas a partir de reservas abundantes, mal caiam as primeiras chuvas. Alguns dos cereais (*e.g.*, trigo, centeio e cevada) e as leguminosas (*e.g.*, ervilha, lentilha e faveira) mais cultivados no planeta têm origem numa destas regiões – o Sudoeste da Ásia. O potencial para a domesticação destas espécies tem uma explicação climática, assim como a emergência



FIGURA 297
Tamanho da semente. Semente de coco-do-mar (*Lodoicea maldivica*, Arecaceae), a maior semente do mundo. [Kew Gardens, Reino Unido; fotografia do autor.]

das civilizações agrícolas no Sudoeste asiático. Há um determinismo botânico da história da humanidade (*vd.* Diamond 1997).

As sementes pequenas estão mais sujeitas à contingência de encontrar um sítio seguro para germinar do que as sementes grandes. Em contrapartida, são produzidas em grande número (nas plantas, há um marcado *trade-off* entre o número de sementes/indivíduo e a sua dimensão) e o vento transporta-as com facilidade, eventualmente a longas distâncias (*vd.* Harper *et al.* 1970).

Formação do fruto

Fases da formação do fruto

A diferenciação do fruto depende de estímulos de fisiologia mal compreendida, produzidos durante a germinação do pólen, o crescimento do tubo polínico, ou, geralmente, durante ou depois da fecundação (Gillaspy *et al.* 1992). A conversão do ovário em fruto cedo se evidencia por um intumescimento visível do ovário. Regra geral, as flores não fecundadas abortam – o ovário para de crescer, a flor senesce e acaba por se desprender e cair ao solo.

A transição da flor para o fruto designa-se por **vingamento**. Muitas espécies experimentam uma queda natural, acentuada, de flores não fecundadas no vingamento. De facto, as plantas produzem mais flores do que o número de frutos que podem manter, por duas razões: (i) quanto maior o número de flores, mais atraente é a planta para os polinizadores animais; (ii) uma margem de segurança amortece os efeitos no sucesso reprodutivo de eventuais acidentes durante a ântese/fecundação (*e.g.*, erros na meiose e tempo frio). Para testar o sucesso do vingamento, após a queda das pétalas, seccionam-se longitudinalmente várias flores – os pistilos são verdes e intumescidos nas flores fecundadas, e escuros (necrosados) nas flores abortadas.

Pouco depois da iniciação do fruto, são desviadas grandes quantidades de fotoassimilados e nutrientes em direção à semente e ao fruto nascente. Quanto mais frutos tiver uma planta, mais deprimido é o crescimento vegetativo pela reprodução.

Distinguem-se três **fases de formação do fruto** (Monselise 1986):

- **Fase I/multiplicação** – caracterizada por uma intensa proliferação celular;
- **Fase II/crescimento** – a divisão celular abranda e o volume das células cresce acentuadamente;
- **Fase III/maturação** – a divisão celular e a expansão das células cessam, e alteram-se a cor, a estrutura e a composição química do fruto.

A duração das três fases varia de espécie para espécie, e entre cultivares. No tomate, por exemplo, a fase I dura 7-10 dias e a fase II 6-7 semanas, em média (Varga & Bruinsma 1986). Nas prunoídeas – fruteiras da subfamília Prunoideae (Rosaceae) –, a lenhificação do endocarpo (diferenciação do caroço) ocorre na transição entre as fases I e II, verificando-se, nessa altura, um acentuado abrandamento no crescimento do fruto (Augustí 2010). Durante a fase II, o fruto cresce à custa do aumento de volume das células, até atingir o tamanho definitivo. Durante esta fase do crescimento do fruto, o embrião geralmente evolui do estádio globular até ao estádio de torpedo.

As dimensões do fruto dependem de múltiplos fatores. Vejamos alguns dos mais importantes. Quanto mais células contiver o ovário e intensa a divisão celular na fase I, maior o fruto. Estes dois fatores têm um forte controlo genético. Quanto mais sementes e maior a superfície foliar por fruto, mais fotoassimilados este pode capturar para crescer. Por conseguinte, polinizações deficientes são uma causa frequente de vingamentos fracos e de frutos pequenos ou deformados. Para a mesma superfície foliar, a dimensão dos frutos está inversamente correlacionada com o número de flores e o vingamento – em muitas culturas, mondam-se os frutos ou eliminam-se gomos florais pela poda para obter bons calibres de maior valor comercial.

Na fase III, os frutos carnudos acumulam grande quantidade de açúcares e mudam de cor; os frutos secos perdem água e as suas células senescem. O amadurecimento dos frutos geralmente é iniciado depois das sementes terem atingido a maturação fisiológica (Gillaspy *et al.* 1992). É um processo muito distinto da senescência das folhas porque não há uma mobilização de metabolitos, antes uma conversão. Os frutos maduros (fase III) ou senescentes (após o final da fase III) destacam-se, geralmente, da planta-mãe por uma zona de abcisão, situada na base do pedúnculo do fruto, identificável através de uma pequena articulação. O desenvolvimento dos frutos tem uma forte regulação hormonal – o etileno tem aqui um papel fundamental – extensamente discutida nos livros de fisiologia vegetal.



FIGURA 298
Frutificação sincrónica. Lameiro (prado permanente seminatural) dominado por *Holcus lanatus* (Poaceae); *n.b.*: plantas em plena frutificação, imediatamente antes do corte para feno (fenação). [Fotografia do autor.]

A maturação do fruto pode ser repartida ao longo do tempo ou mais ou menos simultânea (frutificação sincrónica). Colhe-se tomate e pimento das mesmas plantas durante três meses ou mais, e o coqueiro e o cacaueiro podem produzir frutos todo o ano. As cariopses de muitas espécies de gramíneas amadurecem ao mesmo tempo às escalas da planta e da população (Figura 298; «Sistemas e síndromes de dispersão»).

Partenocarpia

Os frutos sem semente formam-se através de dois mecanismos: (i) partenocarpia ou (ii) estenospermia (Varoquaux *et al.* 2000). Na **partenocarpia**, o fruto diferencia-se sem fecundação, como acontece no ananás, na bananeira e em algumas cultivares de citrinos (*e.g.*, laranjeira 'Baía'). São partenocárpicos os pequenos bagos verdes sem semente (bagoinha verde) tão frequentes nos cachos maduros de uvas (Magalhães 2008). Algumas plantas partenocárpicas necessitam do estímulo da germinação do pólen para produzir fruto (**partenocarpia estimulada**); outras dispensam estímulos externos para iniciar a formação do fruto (**partenocarpia autónoma**).

A **estenospermia** requer a fecundação do primórdio seminal, porém, ou os embriões não se desenvolvem, ou abortam a dado momento do ciclo floral. Este fenómeno é conhecido em algumas cultivares de melancia e de videira-europeia (*e.g.*, 'Sultanina'). Na prática, raramente se distingue estenospermia de partenocarpia. Além do determinante genético, ambos os fenómenos são promovidos por temperaturas e humidades relativas elevadas. A indução da partenocarpia *s.l.*, através da aplicação de reguladores de crescimento ou de alterações genéticas, tem sido usada para aumentar a produtividade de algumas culturas em condições adversas à polinização; *e.g.*, tomate e meloa em regiões frias ou com muitos dias encobertos. A falta de sementes pode aumentar a qualidade dos frutos porque é valorizada pelos consumidores, facilita o seu processamento e, em alguns casos, aumenta a vida em prateleira (*e.g.*, beringela) (Knapp *et al.* 2017).

Frutificação sincrónica, em massa e alternante

A concentração da maturação de frutos e sementes numa curta janela temporal (**frutificação sincrónica**, *synchronous fruiting*) tem, aparentemente, uma enorme vantagem frente à frutificação escalonada no tempo: satisfaz rapidamente os fitófagos, aumentando a proporção de diásporos que escapam à herbivoria. As gramíneas pratenses seguem esta estratégia: frutificam em simultâneo em vastas áreas, ao mesmo tempo que a palatabilidade e o valor nutritivo da biomassa aérea diminuem – os fitófagos são, subitamente, saciados com grandes quantidades de alimento, pouco apetecível e de digestão lenta.

A produção simultânea de grandes quantidades de frutos (e de flores) em intervalos superiores a um ano é um fenómeno frequente nos bambus e nas plantas lenhosas, conhecido na literatura ecológica por **frutificação em massa** (*mast fruiting*) (Herrera *et al.* 1998, Kelly & Sork, 2002). A frutificação em intervalos de 1 a 13 anos das dipterocarpáceas das florestas do SO da Ásia é um dos casos mais citados na bibliografia (Sun *et al.* 2007). Nas latitudes extratropicais, a frutificação em massa é comum nos pinheiros (*Pinus*, Pinaceae) e nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae), por exemplo (Herrera *et al.* 1998).

A explicação funcional da frutificação em massa e da frutificação sincrónica são similares – ambas se enquadram na chamada **hipótese da saciação dos predadores** (*predator satiation hypothesis*). Uma e outra têm um carácter mutualista quando várias espécies produzem grandes quantidades de frutos e sementes em simultâneo.

O conceito agronómico de **alternância da frutificação** (**safra e contrassafra**; *alternate bearing*) é afim do conceito (ecológico) de frutificação em massa. Em condições naturais, a frutificação em massa é um mecanismo vantajoso de fuga aos fitófagos de frutos e sementes; as flutuações interanuais da produção, pelo contrário, são indesejáveis em agricultura. A domesticação das árvores de fruto promoveu a frutificação precoce e a regularidade interanual da frutificação. A alternância é, então, uma forma mitigada por seleção artificial da frutificação em massa (Goldschmidt 2013). Ainda assim, quase todas as árvores cultivadas pelos seus frutos demonstram alguma alternância, frequentemente em ciclos bienais. Em agricultura, usam-se várias técnicas para reduzir a alternância, como sejam a escolha de cultivares pouco alternantes, a poda, a monda manual ou química de frutos e a aplicação de reguladores de crescimento.

Os mecanismos fisiológicos e o controlo genético subjacentes à frutificação em massa e na alternância são muito debatidos. Evidências obtidas com fruteiras cultivadas mostram que frutificações abundantes causam uma exaustão das reservas de energia e nutrientes, prejudicando a diferenciação de flores e a produção de frutos no ano seguinte; as árvores regeneram as reservas num ou mais anos de baixa produção e voltam a investir na reprodução em massa (*vd.* Prasad & Sakai 2015). Outro mecanismo possível passa pela interferência da frutificação no crescimento vegetativo. Na oliveira, quando a floração é abundante (safra), os ramos do ano são curtos e, inevitavelmente, o número de gomos que podem diferenciar flores no ano seguinte escassos; no ano de contrassafra, a floração não compete com o crescimento vegetativo e não faltarão gomos florais no ano seguinte (Rodrigues & Arrobas 2010).

As variáveis ambientais podem induzir flutuações interanuais da produção de flores e frutos independentes do balanço de recursos/energia; *e.g.*, variações no teor de água e nutrientes do solo e nas condições meteorológicas (frio ou chuva na ântese). As flutuações da

disponibilidade de polinizadores têm um efeito similar. Embora mal conhecidos, acredita-se que os mecanismos hormonais de controlo da frutificação em massa/alternância (*e.g.*, produção de reguladores ao nível do fruto), induzidos ou não (de controlo endógeno) por variáveis ambientais, são de grande relevância (Pearse *et al.* 2016). Fica claro que os mecanismos fisiológicos envolvidos na frutificação em massa e na alternância não são universais (Goldschmidt 2005).

A hipótese da saciação dos predadores pressupõe que a frutificação em massa é adaptativa, *i.e.*, tenha um controlo genético e esteja sujeita a seleção. O melhoramento de plantas lenhosas cultivadas mostra que a tendência para alternância varia de cultivar para cultivar: tem uma base genética. As evidências de seleção natural são circunstanciais porque a corroboração experimental de hipóteses ecológicas é cara e morosa (*vd.* Pearse *et al.* 2016).

DISPERSÃO

Vantagens e desvantagens da dispersão

A diversidade e complexidade dos mecanismos de dispersão das angiospérmicas não têm equivalente nas plantas terrestres. Esta constatação é, por si só, uma forte evidência de que dispersão a longa distância, 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 de microssítios com os recursos esgotados (*e.g.*, nutrientes), ensombrados ou com uma grande concentração de substâncias alelopáticas;
- Permite a fuga de habitats com uma grande carga de agentes patogénicos, pragas ou uma grande 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*).

Muitos estudos teóricos e empíricos mostram 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). Por outro lado, longe dos indivíduos parentais, há, potencialmente, **sítios seguros** (*safe sites*) desocupados, livres de doenças, pragas, herbívoros e competidores, e ricos em recursos. Os descendentes que forem capazes de as descobrir prosperam.

Em alguns casos, a dispersão sintoniza a germinação com condições ambientais propícias – outra importante vantagem. Um exemplo. Nas plantas **ombrocóricas** (dispersas pela chuva) mediterrânicas (*e.g.*, numerosas gramíneas anuais) ou dos semidesertos e desertos tropicais (*e.g.*, muitas Aizoaceae do SO de África), as sementes soltam-se da planta-mãe e dispersam-se pela ação das gotas da chuva – a chuva é um evento pouco frequente e determinante no sucesso da germinação e no recrutamento de plântulas –; enquanto não chega a chuva, a elevação acima do solo e a proteção conferida pelo fruto ou pelas estruturas das inflorescências é vantajosa (Parolin 2006).

Mas a dispersão tem custos. Por exemplo, os frutos carnudos são energeticamente caros e a dispersão a longa distância em vez de oferecer o Éden pode conduzir os diásporos ao desastre (*vd.* Bonte *et al.* 2011). A dispersão a curta distância é vantajosa nas plantas especializadas, próprias de habitats circunscritos rodeados por habitats letais; *e.g.*, lagos e ilhas. Os diásporos das plantas adaptadas à dispersão a curta distância são frequentemente pesados e de tegumento liso, e dispersam-se por barocoria na vizinhança da planta-mãe. Neste caso, o *trade-off* evolutivo «dispersão a longa distância de sementes pequenas pobres em energia» *vs.* «plântulas vigorosas provenientes de sementes com grandes reservas» pendeu a favor da segunda opção.

Unidades e vetores de dispersão

A **unidade de dispersão**, *i.e.*, o que se dispersa, varia de espécie para espécie (Figura 299). Nas giestas (*Cytisus*, Fabaceae) e nos tojos (*Ulex*, Fabaceae) dispersam-se as sementes, nos carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) um fruto com uma semente inclusa, em *Coronilla* (Fabaceae) pedaços (mericarpos) de uma vagem esquizocárpica com uma semente inclusa, em *Trifolium cherleri* (Fabaceae) e no trevo-subterrâneo toda a infrutescência, em muitos alhos (*Allium*, Alliaceae) bolbilhos formados na inflorescência ou fragmentos de rizoma e nas hortênsias (*Hydrangea*, Hydrangeaceae) sementes ou fragmentos do caule (estacas). Várias árvores de mangal disseminam-se já na forma de plântula porque as sementes germinam antes da deiscência (Kathiresan & Bingham 2001). Em casos extremos, a planta, como um todo, atua como unidade de dispersão; *e.g.*, lentilha-de-água (*Lemna minor*, Araceae).

As unidades de dispersão são particularmente variáveis nas famílias das gramíneas (Figura 299-D). A maior parte das gramíneas dispersa-se na forma de infrutescência ou de partes da infrutescência, *i.e.*, um ou mais frutos aderentes a estruturas exteriores à flor (variáveis de espécie para espécie); a dispersão sob a forma de cariopse é rara na natureza[24].

Reconhecem-se dois tipos de unidades de dispersão nas plantas com semente:

- **Diásporo**[25/26] – embrião mais o conjunto das estruturas que o acompanham; *e.g.*, restantes estruturas da semente, tecidos do fruto ou da infrutescência;

- **Propágulo** – qualquer estrutura que permita a reprodução vegetativa de uma planta; *e.g.*, fragmentos de estolhos, rizomas e raízes.

A semente é o diásporo das plantas com frutos deiscentes; a infrutescência, o fruto ou as partes da infrutescência e do fruto com sementes inclusas são os diásporos dos frutos indeiscentes. As unidades de dispersão podem dispersar-se por gravidade ou serem transportadas por **vetores** ou **agentes de dispersão**; *e.g.*, animais, vento e água.

A dispersão por diásporos é largamente dominante na Natureza. A flora checa está particularmente bem estudada a este respeito: 92% das espécies de plantas terrestres disseminam-se exclusivamente por diásporos; 4,5% juntam propágulos e diásporos, 0,7% apenas produzem propágulos; 2% das espécies não produzem



FIGURA 299
Unidade de dispersão. A) Disseminação por estaca, sob o efeito do vento, de hidrângea (*Hydrangea macrophylla*, Hydrangeaceae) na Ilha das Flores (Açores). **B)** Bolbilhos diferenciados na inflorescência, prontos para se dispersarem em *Allium vineale* (Alliaceae). **C)** Vagem esquizocárpica de *Coronilla glauca* (Fabaceae): nesta espécie dispersam-se fragmentos da vagem com uma semente inclusa. **D)** Dispersão das gramíneas: a – *Aegilops geniculata*, dispersão das inflorescências completas; b – *Psilurus incurvus*, inflorescência frágil na maturação que se desarticula em fragmentos (artículos) com uma espigueta anexa; c – *Melica ciliata* subsp. *magnolii*, dispersão anemocórica sob a forma de espiguetas; d – *Bromus tectorum*, dispersam-se agregadas todas as flores da espigueta (sem glumas anexas); e – *Bromus diandrus*, tombam no solo as cariopses inclusas nas glumelas (sobram as glumas suspensas na planta-mãe, conforme se vê em «g»); f – trigo-mole, dispersa-se a espigueta completa, eventualmente tombam no solo algumas sementes nuas Dispersão ectozoocórica em «a», «d» e «e»; autocoria em «b»; anemocoria em «c»; antropocoria em «f». **E)** Cápsulas maduras de *Cistus libanotis* (Cistaceae), em breve deiscentes, fazendo-se a dispersão por semente. **F)** Os frutículos dos *Rubus* (Rosaceae) são ingeridos um a um pelas aves frugívoras. **G)** Na lentilha-de-água (*Lemna minor*, Araceae), a unidade de dispersão coincide com a planta no seu todo. [Fotografias do autor.]

diásporos nem propágulos especializados, muitas delas dependendo do homem para se dispersarem (**antropocoria**) (Sádlo *et al.* 2018).

A discussão que se segue está focada na dispersão diásporos. A dispersão por propágulos é discutida no ponto «Tipos de reprodução assexuada».

Sistemas e síndromes de dispersão

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

Estudos empíricos confirmam 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 tem grande expressão em comunidades vegetais abertas (*e.g.*, comunidades de plantas infestantes ou em solos pouco férteis) e nos locais ventosos. As formações arbóreas pioneiras que preenchem habitats perturbados são dominadas por espécies anemocóricas; *e.g.*, *Pinus*, *Betula*, *Populus* e *Salix* nas regiões extratropicais, e numerosas asteráceas

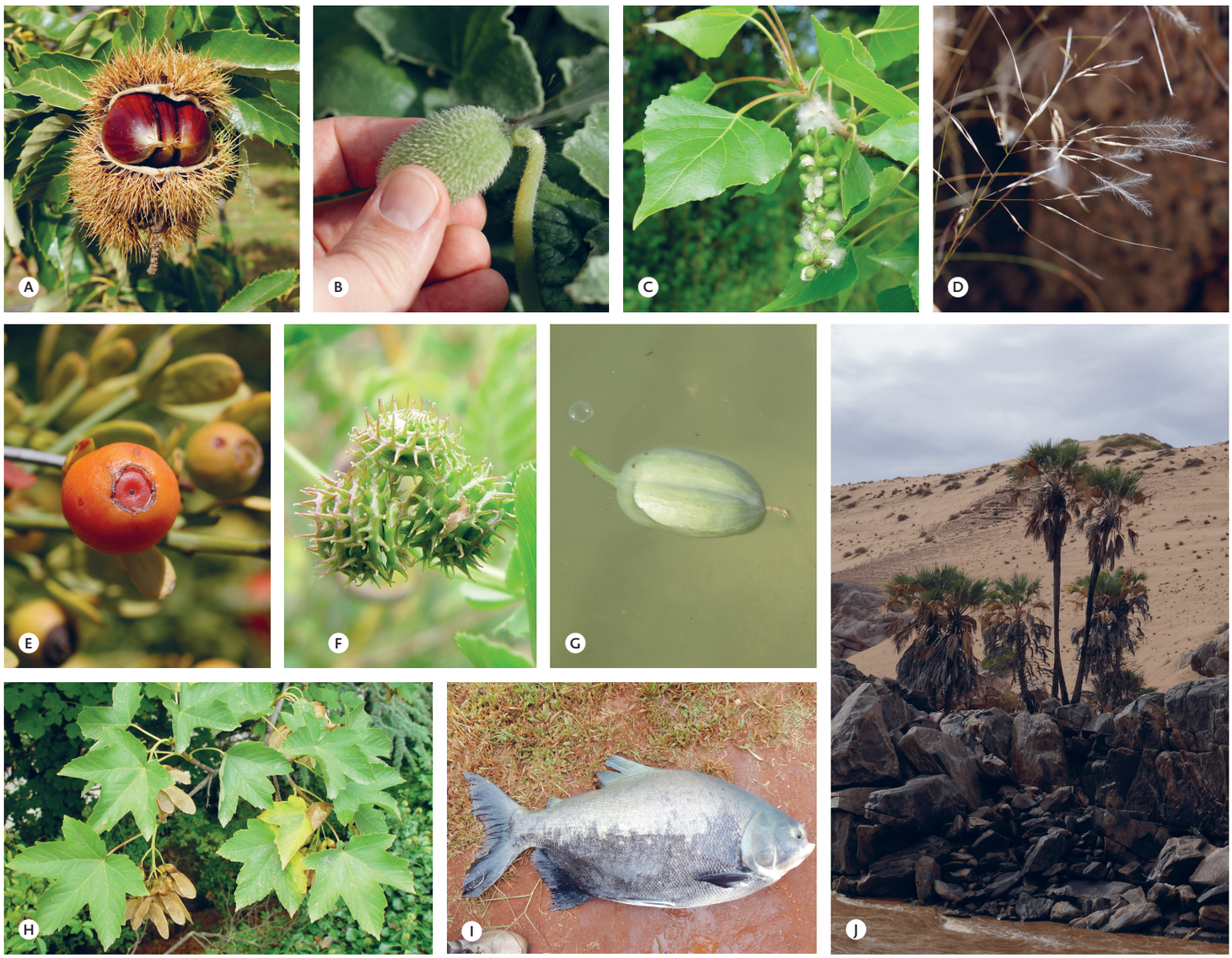


FIGURA 300
Agentes e sistemas de dispersão de diásporos. A) Barocoria (autocoria) – glandes (castanhas) de castanheiro. **B) Balocórica (autocoria)** – pepónio espermabólico de pepino-de-são-gregório (*Ecballium elaterium*, Cucurbitaceae). **C) Anemocoria** – sementes choupo-negro (*Populus nigra*, Salicaceae). **D) Anemocoria** – espiguetas anemófilas de *Aristida* sp. (Poaceae) no Deserto do Namibe (Angola). **E) Endozoocoria** – pseudofrutos carnudos (pseudobagas) de *Osyris alba* (Santalaceae); *n.b.*: cicatriz circular resultante da queda do perianto em torno da cicatriz que marca a inserção do estilete. **F) Ectozoocoria** – vagens de *Medicago polymorpha* (Fabaceae); *n.b.*, espinhos. **G) Hidrocoria** – cápsula de *Pancratium maritimum* (Amaryllidaceae). **H) Anemocoria** – dissâmaras de *Acer pseudoplatanus* (Sapindaceae). **I) Ictiocoria** – dispersão por peixes tem grande importância nas áreas tropicais permanentes ou ciclicamente inundadas, como por exemplo no Pantanal (Brasil). O tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae), um peixe indígena da bacia do Amazonas muito apreciado na culinária brasileira, pode dispersar sementes a mais de 5 km de distância (Anderson *et al.* 2011). **J) Endozoocoria** – Palmeira-marfim (*Hyphaene petersiana*, Arecaceae) nas margens do rio Cunene (Angola), uma palmeira dispersa por grandes mamíferos, comum no Sul de África, cujas sementes são comercialmente talhadas como se de marfim se tratasse. [I) Cortesia de Danyllo S. Dias; fotografias restantes do autor.]

e combretáceas nos trópicos. A anemocoria é vantajosa para as grandes árvores emergentes das florestas tropicais equatoriais, (Kubitzki 1985); *e.g.*, bombacoídeas (Malvaceae) com sementes cobertas de pelos.

A epizoocoria é mais provável em áreas de vegetação esparsa percorridas por animais (*e.g.*, savanas e outros tipos de pastagens). Nas comunidades arbóreas e arbustivas altas (matagais) abundam espécies endozoocóricas dispersas por aves ou mamíferos frugívoros. Cerca de 70% das árvores amazónicas são zoocóricas. A abundância de primatas arborícolas nas florestas tropicais da América do Sul explica por que razão neste imenso território são tão abundantes os frutos edíveis para os humanos (os macacos arborícolas e humanos têm uma ancestralidade e uma ecologia alimentar próxima). Como seria expectável, a hidrocoria aumenta de frequência na proximidade dos cursos de água.

A autocoria é pouco eficiente – a dispersão faz-se a curta distância, a poucos metros da planta-mãe. A título de exemplo, num estudo realizado no Este da Ásia, a mirmecocoria não ultrapassou os 10 m; as sementes anemocóricas, hidrocóricas e zoocóricas chegaram a dispersar a mais de 10 km. A distância de dispersão máxima da maioria das espécies caiu no intervalo dos 100-1000 m (Corlett 2009).

Dos tipos de sistema de dispersão listados no Quadro 50 pela sua frequência, significado ecológico e agronómico importa talvez aprofundar um pouco mais a dispersão zoocórica. Os diásporos zoocóricos podem ser transportados, por exemplo, no bico de uma ave ou nas maxilas de uma formiga, suspensos no corpo de um mamífero ou no interior do aparelho digestivo de uma ave. Estes exemplos enquadram-se em dois tipos fundamentais de zoocoria: ectozoocoria e endozoocoria (Figura 300, Quadro 50). A **ectozoocoria** (= **epizoocoria**) envolve o transporte de diásporos suspensos na superfície do corpo ou no aparelho bucal de animais, e a **endozoocoria** a ingestão do diásporo para posteriormente ser expelido. A zoocoria pode também ser classificada em função do grupo taxonómico a que pertence o agente de dispersão (Quadro 51).

A endozoocoria envolve, frequentemente, uma relação mutualista: as plantas pagam a dispersores animais o «serviço dispersão» com **recompensas alimentares** acumuladas nas sementes, nos frutos ou constituídas por uma fração da biomassa aérea. Um fruto carnudo com uma cor que se destaca no fundo verde ou uma semente com arilo ou sarcotesta são, certamente, endozoocóricos. Uma fração significativa da flora pratense depende da ingestão de biomassa forrageira com sementes maduras para se dispersar. Fischer *et al.* (1996) contaram mais de 8500 diásporos de 85 espécies de plantas nos excrementos de uma única ovelha. O vulgaríssimo trevo-branco é disperso por bovinos, germinando em massa nos excrementos destes animais.

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

Sistema	Estrutura geral dos diásporos (síndrome)	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 (*Quercus*, Fagaceae). **Blastocoria:** trevo-subterrâneo e muitas outras plantas reptantes. **Herpocoria:** muitas gramíneas (*e.g.*, várias *Avena*) e geraniáceas. Projeção de sementes (**balocoria**): pepino-de-são-gregório (*Ecballium elaterium*, Cucurbitaceae; Figura 300) e muitas Balsaminaceae, Geraniaceae e Euphorbiaceae.
Anemocoria – dispersão pelo vento	Sementes pequenas de tegumento intumescido (**cistometeorocoria**). Diásporos com asas (**pterometeorocoria**), pelos (**tricometeorocoria**), ou estruturas intumescidas (cálice e infrutescência) ou plantas completas que rolam pelo solo pelo efeito do vento (**chamaecoria**). 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 são uma síndrome de anemocoria, embora sejam facilmente transportados pelo vento.	**Cistometeocoria:** *Calluna vulgaris* (Ericaceae). **Pterometeorocoria:** frutos alados no ailanto (*Ailanthus altissima*, Simaroubaceae) e nos ulmeiros (*Ulmus*, Ulmaceae). **Tricometeorocoria:** sementes com pelos em *Chorisia speciosa* (Malvaceae) e salgueiros (*Salix*, Salicaceae); cálice reduzido a um papilho de pelos que funciona como um paraquedas em muitas compostas. **Chamaecoria:** cálices intumescidos com sementes inclusas (*e.g.*, *Anthyllis*, Fabaceae); infrutescência seca e destacada da planta (*e.g.*, vários *Trifolium* [Figura 166-B,C], *Eryngium* [Apiaceae] e *Carlina* [Asteraceae]); a dispersão de plantas inteiras 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; *e.g.*, o narciso-das-areias (*Pancratium maritimum*, *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 de dispersão 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, então, são viscosos ou providos de espinhos ou ganchos.	**Endozoocoria** com frutos carnudos: muitas Rosaceae e Solanaceae. **Ectozoocoria** com sementes com apêndices nutritivos: rícino. Plantas ectozoocóricas com diásporos espinhosos ou com ganchos: numerosas espécies de Apiaceae e de luzernas (*Medicago*, Fabaceae).

QUADRO 51
Tipos de zoocoria definidos em função dos agentes de dispersão

Tipo	Síndrome de dispersão, importância e exemplos
Ictiocoria – dispersão por peixes	Com alguma expressão em florestas tropicais húmidas. Mecanismo importante na dispersão da castanha-do-maranhão (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) e de outras grandes árvores amazónicas.
Mamalocoria – dispersão por mamíferos	Sobretudo mamíferos ungulados (Artiodactyla). Adaptações muito variáveis consoante os grupos taxonómicos; frequentemente envolvem a ornamentação das sementes com ganchos ou espinho, *e.g.*, *Daucus* (Apiaceae) e luzernas (*Medicago*, Fabaceae).
Ornitocoria – dispersão por aves	Muito frequente na Natureza. Frutos com frequência carnudos, verdes e ácidos enquanto imaturos (para evitar ingestão antes da maturidade das sementes), com endocarpo lenhoso (para evitar a digestão das sementes), e coloridos e nutritivos (para promover a ingestão) quando maduros (*e.g.*, drupas e nuculânio); *e.g.*, silvas (*Rubus*, Rosaceae) e *Rhamnus* (Rhamnaceae).
Mirmecocoria – dispersão por formigas	As sementes mirmecocóricas possuem excrescências nutritivas na superfície do tegumento da semente que atuam como recompensa (eleossomas); *e.g.*, muitas *Polygalaceae* e *Chelidonium majus* (Papaveraceae).
Quiropterocoria – dispersão por morcegos	Importante em áreas tropicais. Espécies tropicais com frutos carnudos dos géneros *Cecropia* (Urticaceae), *Piper* (Piperaceae) e *Ficus* (Moraceae) (Lobova & Mori 2005).

Os eleossomas são recompensas alimentares para a dispersão ectozoocórica por formigas (raramente por outra espécie de insetos) (Figura 202-B; «Apêndices nutritivos»). Os eleossomas evoluíram de forma independente pelo menos 101 vezes e mais de 11 000 espécies têm esta estrutura nas sementes, um exemplo notável de convergência evolutiva, do sucesso evolutivo do mutualismo de transporte das angiospérmicas-formigas, e de como o modo de dispersão é uma característica fundamental da biologia das plantas (Lengyela *et al.* 2010). Em todos os casos referidos na bibliografia, as formigas transportam presas nas maxilas, as sementes com eleossomas, até ao formigueiro. Aí, os eleossomas são consumidos pelas formigas ou dados às larvas em crescimento. As sementes sem eleossoma são posteriormente transportadas para as lixeiras dentro ou fora do formigueiro, onde encontram um substrato friável e rico em nutrientes, ótimo para a germinação (Lengyela *et al.* 2010). A dispersão por formigas não ultrapassa, em média, os 2 m, mas pode atingir mais de 100 m com um máximo conhecido de 180 m (Gómez & Espadaler 2013). Na Europa, é particularmente abundante entre as dicotiledóneas de sub-bosque; *e.g.*, *Anemone* (Ranunculaceae) e *Viola* (Violaceae) (Beattie cit. Gómez & Espadaler 2013).



FIGURA 301
Zoocoria por aves. A capsaicina, a substância que confere o sabor picante às plantas do género *Capsicum* (Solanaceae; *e.g.*, pimentos e malaguetas), seleciona os dispersores mais adequados – as aves – e protege as sementes dos fungos de solo do género *Fusarium*. Ao contrário dos mamíferos, as aves não são sensíveis à capsaicina (Schulze & Spiteller 2009). Por alguma razão, os tecidos da placenta em torno das sementes são a parte mais picante das malaguetas. [Fotografia do autor]



FIGURA 302
Dispersão dos carvalhos (Quercus, Fagaceae). O gaio é o principal dispersor animal dos carvalhos euroasiáticos. [Cortesia de Michael Erwin.]

Muitas sementes endozoocóricas desenvolveram tegumentos duros ou estão encapsuladas por uma armadura rígida com origem no fruto (*e.g.*, drupas), que necessitam de ser escarificadas pelo sistema digestivo dos agentes de dispersão – geralmente mamíferos ou aves – para adquirirem capacidade germinativa. Por exemplo, os elefantes vergam com o seu peso as plantas adultas de palmeira-marfim (*Hyphaene petersiana*, Arecaceae), consomem os seus frutos, digerem o pericarpo e expelem as sementes escarificadas, prontas a germinar, envoltas numa pilha de estrume (Figura 300-J; Sneed 1983). Acontece o mesmo com muitas rosáceas ornitocóricas de frutos carnudos que habitam sebes espinhosas nas áreas temperadas e mediterrânicas da Europa; *e.g.*, silvas (*Rubus*) e cerejeira.

O tamanho, a facilidade de deslocação a grande distância e as enormes necessidades energéticas fazem das aves e dos mamíferos dispersores de grande interesse. Estima-se que ⅓ das aves e ⅕ dos animais comem frutos (Linhart 2015). Os frutos carnudos e os arilos são irresistivéis para os grandes animais que incluem frutos e sementes na sua dieta. As aves preferem frutos brilhantes, negros, vermelhos ou que reflitam na banda do UV (Figura 301). Os frutos dispersos por mamíferos tendem a ter cores menos vibrantes e odores fortes, porque o sentido do olfato está muito desenvolvido nestes vertebrados.

Os carvalhos (*Quercus*, Fagaceae) euroasiáticos produzem sementes suficientemente grandes e ricas em energia para cativarem a atenção de um leque variado de mamíferos e aves. Só na América do Norte estão envolvidas pelo menos 90 espécies de mamíferos no consumo e dispersão das glandes de *Quercus* (Van Dersal 1940). As espécies mais eficientes na dispersão dos *Quercus* têm o hábito de enterrar as sementes maduras tombadas no solo para consumo posterior. Muitas destas sementes escapam ao consumo porque, entretanto, germinam ou são esquecidas pelo dispersor. Os gaios, entre os quais o gaio-euroasiático (*Garrulus glandarius*, Corvidae), são as espécies mais eficientes a dispersar os *Quercus*, por vezes, a distâncias médias das plantas-mãe superiores a 1 km (Bossema 1979, Darley-Hill & Johnson 1981) (Figura 302).

Os dispersores endozoocóricos melhoram as condições ambientais usufruídas pelas plantas germinantes e o recrutamento de plântulas através do enterramento das sementes e/ou do aumento tópico da fertilidade do solo, pela deposição simultânea de sementes e excrementos (Grice 1996). A melhoria das condições nutritivas do solo onde germina a semente através da libertação, por mineralização microbiana, dos nutrientes contidos nos seus tecidos, não é o único mecanismo de ajuda à germinação conferido pelo fruto. O coco flutua na água graças ao ar retido num mesocarpo fibroso protegido por um exocarpo impregnado de ceras. Após a deposição na praia, a água retida pelo mesocarpo facilita a germinação num ambiente salino (Barclay 2002).

Na bibliografia clássica, cada espécie de planta era atribuída a um único sistema de dispersão com base na morfologia do diásporo ou do propágulo. O mesmo erro foi cometido nos primeiros estudos sobre polinização. A maior parte das plantas combina mais do que um sistema de dispersão porque é demasiado arriscado «apostar» num único mecanismo eventualmente falível. Por exemplo, os *Quercus* são autocóricos e zoocóricos. A dispersão pela água tem o inconveniente de ser sempre no sentido da corrente, por isso, as espécies hidrocóricas somam outros sistemas de dispersão para se dispersarem para montante; *e.g.*, as sementes de salgueiro tanto flutuam no ar como na água; na Amazónia, muitas espécies hidrocóricas são também ictiocóricas (Horn *et al.* 2011). Um fruto carnudo que caia por gravidade, degrada-se, e liberta as sementes que quedam livres para germinar. Embora originário do SO da Ásia, o coqueiro tem hoje uma distribuição pantropical porque a água e o homem são excelentes meios de dispersão a longa distância (Baudouin & Lebrun 2008).

O mecanismo de dispersão do trevo-subterrâneo – a mais importante leguminosa das pastagens semeadas de sequeiro das regiões de clima mediterrânico – é particularmente interessante porque associa com particular complexidade vários tipos de dispersão. Finda a ântese, os pedúnculos infletem em direção ao solo na tentativa de enterrar as sementes retidas no interior das infrutescências, conhecidas por **glomérulos** (Figura 303). Um caso de autocoria por blastocoria, portanto. Os glomérulos são exteriormente revestidos por flores estéreis reduzidas ao cálice, fletidas para trás, com a quádrupla função de amortecer agressões físicas, e de facilitar a ectozoocoria, a ancoragem ao solo e o enterramento dos glomérulos (com frutos e sementes inclusos). Os glomérulos maduros ficam retidos com facilidade entre as unhas ou pendurados no pelo dos ungulados (*e.g.*, ovelhas e vacas), que os dispersam a longa distância (ectozoocoria). Uma parte das sementes, eventualmente ingeridas pelos animais, é devolvida inteira ao solo, escarificada (com a dureza atenuada), pronta a germinar com as primeiras águas do outono (endozoocoria). O trevo-subterrâneo tem, simultaneamente, uma dispersão autocórica (por mecanismos próprios), ectozoocórica (sementes no exterior do corpo dos animais) e endozoocórica (por ingestão e posterior expulsão pelas fezes animais).

Como seria expectável, a concentração de grandes quantidades de recursos em frutos e sementes, publicamente divulgados com cores e formas sugestivas, atraem, além de mutualistas dispersores, todo o tipo de espécies frugívoras, granívoras e parasitas. Para minimizar o seu efeito, as plantas adquiriram características tão diversas como o abortamento adaptativo precoce de sementes infestadas, pericarpos ou epicarpos duros ou tóxicos (para algumas espécies), a produção de sementes grandes («Tamanho da semente»), a maturação simultânea de grandes massas de sementes, a alternância da frutificação e a fenologia irregular de ano para ano («Frutificação sincrónica, em massa e alternante»).

O sucesso da dispersão e do recrutamento de plântulas depende da descoberta de um sítio seguro. Quanto menor a probabilidade de encontrar um local adequado à germinação, mais sementes têm de ser produzidas



FIGURA 303
Autocoria em *Trifolium subterraneum* (Fabaceae). Na fotografia, o trevo-subterrâneo prepara-se para enterrar os glomérulos no solo. N.*b.*: a posição axilar das infrutescências. [Fotografia do autor.]



FIGURA 304
Dispersão dirigida nas plantas parasitas da família das lorantáceas: *Tapinanthus* sp. em Benguela-Angola. As lorantáceas produzem sementes muito pequenas, recobertas de um material viscoso com origem na parede do fruto. Pequenas aves frugívoras alimentam-se e aproveitam a água do material que envolve a semente. Naturalmente, têm tendência para se empoleirar nos ramos jovens das árvores, o *safe site* das lorantáceas, e defecar. As sementes das lorantáceas ficam coladas aos ramos, em parte, graças à cobertura viscida das sementes. Existe evidência de coevolução de certas lorantáceas tropicais com aves frugívoras: (i) estas aves estão especializadas no consumo de frutos de lorantáceas e possuem adaptações anatómicas para o efeito; (ii) os frutos de algumas lorantáceas atraem dispersores aviários especializados (Reid, 1991). [Fotografia do autor.]

em detrimento do crescimento vegetativo. Dei alguns exemplos de dispersão não totalmente aleatória, em que a planta, através do agente de dispersão, tem algum controlo do local onde se imobiliza a semente para germinar (**dispersão dirigida**, *directed dispersal*): *e.g.*, a dispersão hidrocórica retém as plantas em ambientes húmidos; os eleossomas facilitam a germinação em microssítios de fertilidade acrescida; os gaios transportam, frequentemente, as sementes dos *Quercus* para locais não arborizados, livres da competição de outras árvores (Bossema 1979). Parece que as clareiras no meio da vegetação arbustiva geram turbulências que promovem a deposição de sementes anemocóricas (Wenny 2001). A dispersão das plantas parasitas da família das lorantáceas é um caso notável de dispersão dirigida (Figura 304).

A dispersão das plantas e o homem

As plantas cultivadas são um caso extremo na biologia da dispersão de plantas. A síndrome de domesticação envolve a substituição dos sistemas de dispersão naturais ancestrais pela **dispersão antropocórica** obrigatória. A relação entre as plantas cultivadas e o homem é um tipo de mutualismo de transporte («Interações ecológicas com plantas»).

A uva, a cereja, a maçã e tantos outros frutos carnudos cultivados descendem de ancestrais ectozoocóricos. A dimensão, o aspecto e o sabor do diásporo original foram modificados por seleção artificial ao gosto do seu novo dispersor: o homem. Quando as aves e outros animais causam estragos num pomar de cerejeiras, mais não estão do que a pôr em prática uma relação mutualista com um historial de milhões de anos.

A alteração antrópica dos ecossistemas e do biota terrestre interfere marcadamente na dispersão dos diásporos. Espécies foram beneficiadas e outras prejudicadas. A desarborização, a abertura de estradas e a turbulência provocada pela circulação automóvel aceleraram a dispersão de espécies anemocóricas, algumas das quais tomaram um carácter invasor; *e.g.*, *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae) (Kowarik & von der Lippe 2011). A destruição, degradação e fragmentação dos habitats naturais pela ação do homem são uma das maiores ameaças globais à diversidade vegetal e animal (Baur & Erhardt 1995). Nas paisagens fragmentadas, as espécies de lenta e difícil dispersão correm riscos de extinção local (Herrera *et al.* 2010) – e a restauração da vegetação após perturbação é dificultada pela falta ou pela lenta disseminação de diásporos (Howe & Miriti 2004).

A extinção dos vetores de dispersão pode colocar em causa a sobrevivência no longo prazo de plantas zoocóricas dependentes de dispersores muitos especializados. Várias espécies com grandes sementes endémicas da ilha de Madagáscar ficaram sem dispersores em consequência da extinção de pelo menos 17 espécies de lémures nos últimos milhares de anos (Federman *et al.* 2016). Muitas espécies africanas de sementes duras correm o mesmo risco. Alguns autores defendem que estamos perante uma crise global de dispersão, por enquanto atenuada pelo longo ciclo biológico das plantas perenes (Guimarães *et al.* 2008).

A expansão transatlântica da cultura europeia iniciada pelos portugueses há cerca de 500 anos, além de estar associada a uma intensa redistribuição das plantas cultivadas à escala global, envolveu a disseminação de inúmeras espécies não cultivadas, algumas das quais tomaram um comportamento invasor. O número de espécies estabelecidas cresceu acentuadamente nos dois últimos séculos (Seebens *et al.* 2017). Informalmente, consideram-se **invasoras** as plantas alóctones, escapadas de cultivo ou introduzidas acidentalmente, que se expandem sem a intervenção direta do homem em ecossistemas naturais e seminaturais, com assinalável impacto económico e/ou ecológico. As espécies indígenas que se disseminam rapidamente não são consideradas invasoras no interior da sua área de distribuição – dizem-se **agressivas**, como será o caso da grama (*Cynodon dactylon*, Poaceae). As **plantas infestantes** encontram o seu habitat nos agroecossistemas, podendo ter (*e.g.*, *Conyza* spp., Asteraceae), ou não (*e.g.*, *Agrostemma githago*, Caryophyllaceae), um carácter invasor.

O efeito das plantas invasoras na persistência de espécies indígenas, nas comunidades de polinizadores, na produtividade e na palatabilidade das pastagens ou no custo da produção de alimentos e fibras, por exemplo, está bem documentado na bibliografia. Em 2001, estimava-se que só na África do Sul, 180 espécies alóctones tinham invadido uma área igual à superfície de Portugal com um tremendo impacto económico (van Wilgen *et al.* 2001). 15% das cerca de 670 espécies casuais, naturalizadas e invasoras assinaladas em Portugal são invasoras (Almeida e Freitas 2012, Marchante *et al.*



FIGURA 305
Dispersão de plantas invasoras. *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) cultivada num jardim em Trás-os-Montes (Portugal). Plantas como estas facilmente são introduzidas em ambientes naturais. [Fotografia do autor.]

2014). Por causas ecológicas que não cabe aqui explorar, os ambientes insulares – de que os arquipélagos da Madeira e dos Açores são exemplos paradigmáticos – são particularmente suscetíveis às invasões biológicas. Alguns dos ecossistemas mais ricos em endemismos em Portugal estão ameaçados por plantas invasoras, como é o caso das dunas secundárias pela *Acacia longifolia*, das arribas litorais e dos sistemas dunares pelo chorão (*Carpobrotus edulis*, Aizoaceae), dos cursos de água do Norte e Centro pela mimosa (*Acacia dealbata*), ou as terras baixas dos Açores pelo incenso (*Pittosporum undulatum*, Pittosporaceae) e pela roca-de-velha (*Hedychium gardnerianum*, Zingiberaceae). As introduções não intencionais, tantas vezes com origem na aquariofilia, alteraram profundamente os ecossistemas aquáticos à escala global. Na lista das invasoras mais graves 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. A capacidade das plantas acompanharem as alterações climáticas globais de origem antropogénica depende, em larga medida, da eficiência da sua dispersão a longa distância (Chen *et al.* 2011).

DORMÊNCIA E GERMINAÇÃO DA SEMENTE

Tipos e vantagens da dormência

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

O recorde da duração da quiescência em sementes é detido por sementes de *Silene* sp. (Caryophyllaceae) com 32 000 anos recuperados do *permafrost* (solo congelado) siberiano em 2007 – as plantas adultas foram obtidas a partir do cultivo *in vitro* de embriões excisados de sementes (Yasina *et al.* 2012).

Consoante o momento em que se inicia a dormência, esta pode ser (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006):

- **Dormência primária** – sementes disseminadas já dormentes;
- **Dormência secundária** – dormência adquirida por exposição a condições ambientais desfavoráveis, após a disseminação.

A dormência das sementes, por sua vez, é dividida em cinco grandes tipos (Quadro 52).

QUADRO 52
Tipos de dormência da semente (Baskin & Baskin 1998)

Tipo	Mecanismos e exemplos
Dormência física (*physical dormancy*)	Dormência imposta pelo tegumento e/ou pelo fruto que inibe a absorção de água, as trocas gasosas com o exterior, ou constrange mecanicamente o embrião, impedindo a extrusão da radícula e da plúmula. E.g., Anacardiaceae, Bombacaceae, Cannaceae, Cistaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae, muitas Fabaceae e Sapindaceae.
Dormência fisiológica (*physiological dormancy*)	Com origem na presença de inibidores químicos (*e.g.*, ácido abscísico), na expressão de determinados genes, ou na ausência de promotores da germinação (*e.g.*, giberelinas). Tipo dominante nas gimnospérmicas e angiospérmicas. Comum nas Poaceae, Brassicaceae, Rosaceae, Amaranthaceae, Lamiaceae e Asteraceae.
Dormência morfológica (*morphological dormancy*)	Dormência causada pela imaturidade do embrião. Comum, entre outras famílias, nas Apiaceae, Araceae, Liliaceae, Magnoliaceae e Ranunculaceae.
Dormência morfofisiológica (*morphophysiological dormancy*)	Associa a imaturidade do embrião com mecanismos fisiológicos. Tipo pouco frequente.
Dormência combinada (*combinational dormancy*)	Combina pelo menos dois tipos de dormência. E.g., *Trifolium subterraneum* (Fabaceae).

A evolução da dormência da semente, ou da planta como um todo, permitiu que as plantas ocupassem habitats de outro modo letais. A dormência aporta três grandes vantagens: (i) evita a germinação da semente em períodos climaticamente desfavoráveis (*e.g.*, demasiado frios ou demasiado secos); (ii) permite a manutenção de um **banco de sementes** (*seed bank*) viáveis no solo quando as plantas germinadas no período favorável forem incapazes por razões climáticas, por doença ou herbivoria de se reproduzir; e (iii) alarga a janela temporal disponível para a dispersão das sementes, aumentando a probabilidade do sucesso da dispersão a longa distância e a ocupação de um microssítio favorável para a germinação.

O número de espécies com sementes dormentes aumenta com a sazonalidade climática e, necessariamente, com a latitude (Baskin & Baskin 2014). A maior parte das plantas cultivadas propagadas por semente foram artificialmente selecionadas para germinarem rapidamente e em sincronia – produzem sementes não dormentes ou dormentes durante um escasso período de tempo, como veremos em seguida. Algumas plantas pratenses melhoradas, sobretudo leguminosas, apresentam, no entanto, uma acentuada dormência. Neste caso, os melhoradores retiveram esta característica porque a dormência favorece a sua persistência no agroecossistema pastagem melhorada.

Quebra de dormência

A quebra da dormência fisiológica em condições naturais envolve, consoante o genótipo, isoladamente, ou em diferentes combinações, a exposição a temperaturas altas, temperaturas baixas, a exposição à luz, um aumento da concentração de O_2 ou de CO_2 na atmosfera

do solo, ou a lixiviação (arrastamento) de inibidores presentes no tegumento pela ação da água da chuva. A dormência morfofisiológica é pouco frequente e particularmente difícil de quebrar, e não será aqui aprofundada. Em condições de campo, as dormências fisiológica e morfofisiológica são mais prolongadas do que a dormência morfológica.

A inibição da germinação na dormência morfológica é de curta duração porque o embrião apenas precisa de tempo para maturar no interior da semente. As sementes com embriões rudimentares, como acontece nas Ericaceae e Orchidaceae, não cabem no conceito de dormência morfológica porque precisam de estímulos ambientais particulares para germinar, que não desenvolverei neste texto (*vd.* Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006).

A duração da dormência física é variável. A quebra da dormência física depende da permeabilização do tegumento à água que pode passar, consoante as espécies, por temperaturas altas, temperaturas baixas, flutuações de temperatura, ciclos de congelação/descongelação, fogo, secura, e/ou a passagem pelo trato digestivo de animais.

E, claro, o fator tempo, por si só, enfraquece a dormência e, eventualmente, promove a transição das sementes dormentes para um estado de quiescência.

Vejamos alguns exemplos concretos.

Nos climas extratropicais, boa parte das plantas anuais de outono-inverno demonstram uma dormência de tipo fisiológico quebrada por temperaturas elevadas (ou pelo menos não muito frias). As sementes das plantas anuais de germinação primaveril precisam de ser submetidas ao frio invernal para germinarem na primavera do ano seguinte à sua formação (Baskin & Baskin 2014). As sementes das rosáceas temperadas arbóreas – *e.g.*, macieira ou cerejeira – e muitas outras plantas lenhosas extratropicais são **estratificadas** antes da sementeira, *i.e.*, para germinarem ou, simplesmente, para incrementar as taxas de germinação e a homogeneidade das plântulas, têm de ser expostas ao frio (0 a 10 °C) em condições de elevada humidade durante um período variável de tempo.

A resposta das sementes à luz é outro mecanismo frequente para prevenir a germinação em sítios ou períodos do ano desfavoráveis. As sementes **fotoblásticas positivas** (*positive photoblastic seeds*) requerem luz para germinar. Este tipo de dormência fisiológica é muito frequente em plantas anuais de sementes pequenas. As sementes pequenas são facilmente deslocadas para camadas demasiado profundas do solo (a partir das quais é impossível germinar com sucesso), por exemplo, pelo pisoteio de animais, pela mobilização do solo, ou pela contração e expansão do solo em consequência dos ciclos de humedecimento/secagem ou de congelamento/descongelamento do solo (*frost heaving*). Um sensor de luz foi a grande solução encontrada pela evolução para aumentar a probabilidade das plântulas alcançarem a superfície do solo e, ao mesmo tempo, garantir um banco de sementes estável no solo. As sementes fotoblásticas positivas não germinam às escuras. Para quebrar a dormência, podem ser suficientes curtos períodos de exposição à luz, ou intensidades de radiação muito baixas (*e.g.*, o luar ou até à luz de uma noite estrelada). A luz do sol penetra poucos milímetros abaixo da superfície do solo, apenas 2-3 mm – a profundidade certa para sementes pequenas –, tanto mais profundamente quanto mais abundantes as partículas de quartzo e arenosa a textura do solo (Fenner & Thompson 2004). Algumas espécies fotoblásticas positivas têm um mecanismo adicional: a exposição direta ao sol intensifica a dormência, evitando a germinação das sementes na superfície do solo nu (Fenner & Thompson 2004). As sementes com resposta positiva ou negativa à luz parecem ser frequentes nas comunidades arbustivas e herbáceas mediterrânicas (Luna & Moreno 2009).

Antes da introdução de herbicidas, a preparação do solo para a cultura dos cereais nas regiões de clima mediterrânico seguia as práticas ancestrais da agricultura clássica grega e romana. Faziam-se duas ou três mobilizações com arado: a primeira, a decrua, no final do inverno, e a vima na primavera. As duas mobilizações tradicionais eram complementadas, se necessário, por uma outra de preparação da sementeira no outono (Aguiar & Azevedo 2012). A manutenção da superfície do solo na vinha e nos pomares seguia um calendário similar. A decrua eliminava as infestantes germinadas durante o outono antes de produzirem semente, e estimulava a germinação de outras através da exposição à luz de camadas do solo previamente mantidas às escuras. Algumas espécies fotoblásticas têm de experimentar um período às escuras para se tornarem sensíveis à luz (Milberg & Andersson 1997). A vima tinha por função destruir a segunda vaga de infestantes. Duas mobilizações na altura certa eram essenciais para controlar os estragos causados pela competição das infestantes num sistema de agricultura já de si pouco produtivo.

Nas Poaceae, a intensidade da dormência fisiológica e o número de sementes dormentes varia com a espécie, a posição das sementes nas inflorescências, a temperatura e o stresse ambiental, entre outros fatores. A quebra da dormência dos cereais de outono-inverno é conseguida após um período de armazenamento num ambiente seco à temperatura ambiente (**pós-maturação**; *afterripening*) ou pela embebição em água sob temperaturas relativamente baixas (estratificação) (Baskin & Baskin 2014). Nas sementes de gramíneas não domesticadas, quanto mais longo e quente o período de quiescência/dormência no solo por falta de humidade para germinar durante o estio, mais enérgica a quebra de dormência com a chegada das chuvas. A remoção das peças bracteolares

que envolvem a semente (glumelas) favorece a germinação de algumas espécies (*e.g.*, *Avena fatua*) (Hsiao *et al.* 1983).

Muitas leguminosas, sobretudo pratenses e árvores de origem tropical, produzem uma percentagem significativa de sementes com dormência física. Neste tipo de sementes – **sementes duras** –, o tegumento impede a absorção da água e inibe a germinação, de poucas semanas a muitos anos, consoante as espécies. A dormência física é um mecanismo particularmente apropriado para evitar que, em territórios com uma estação seca pronunciada (*e.g.*, mediterrânico e regiões tropicais com estação seca), as sementes enterradas no solo germinem com uma chuvada ocasional, insuficiente para o posterior sustento das plântulas. Em condições naturais, as sementes duras precisam de atravessar o trato digestivo de um herbívoro ou serem sujeitas a temperaturas extremas para germinar. A submersão em água quente, por vezes fervente, é um tratamento padrão na reprodução destas espécies por semente em viveiro (Figura 306). A **escarificação de sementes** pode também ser artificialmente realizada com um abrasivo (*e.g.*, areia ou lixa), pela submersão em soluções ácidas ou pela sujeição a tratamentos térmicos.

As sementes em dormência física das estevas (*Cistus*, Cistaceae) germinam rapidamente após uma queimada porque o tegumento fendilha pela ação do fogo, uma característica que contribui para explicar a sua extraordinária abundância nas terras baixas de clima mediterrânico, ciclicamente percorridas pelo fogo, na Península Ibérica (Moreira *et al.* 2010). As sementes de oliveira são tratadas com uma solução arrefecida de soda cáustica para saponificar as gorduras que impregnam e impermeabilizam o endocarpo (caroço).

O trevo-subterrâneo, uma espécie chave das pastagens semeadas de sequeiro das regiões de clima mediterrânico, reúne numa só planta muitos dos mecanismos de dormência (**dormência combinada**) e de quebra de dormência antes estudados (Smetham 2003). As cultivares comerciais de trevo-subterrâneo produzem uma elevada percentagem de sementes duras, geralmente superior a 80% no início do verão (Figura 197-B). A quebra da dormência física, medida pela redução da percentagem de sementes duras, é favorecida por variações acentuadas da temperatura diária. Os ciclos diários de contração e expansão dos tecidos da semente geram fendas no tegumento que, por sua vez, facilitam a embebição da semente em água e a germinação. A exposição a temperaturas diurnas elevadas, acima dos 50-60 °C, é particularmente eficiente na quebra da dormência física. Por conseguinte, a remoção mecânica ou o pastoreio da biomassa pratense seca no estio reduz o ensombramento do solo, incrementa a temperatura a que estão expostas as sementes e, consequentemente, diminui o número de sementes duras no final do verão-início do outono. O enterramento profundo das sementes tem um efeito inverso. As sementes de trevo-subterrâneo somam à dormência física uma dormência fisiológica governada pelos teores de CO_2 no solo, pela temperatura e pela presença de substâncias inibitórias no tegumento. Baixos teores de CO_2 na atmosfera do solo e temperaturas superiores a 20 °C prolongam a dormência. Chegado o período húmido outonal, a atividade biológica do solo aumenta e o teor de CO_2 na atmosfera do solo sobe. A temperatura desce, a água da chuva arrasta os inibidores acumulados no tegumento, e as sementes de trevo-subterrâneo com o tegumento fendilhado pelos calores do verão germinam em massa. As dormências física e fisiológica desempenham um papel essencial na regulação do ciclo biológico desta espécie pratense porque reduzem o risco de germinações estivais, por exemplo, após trovoadas intensas. A dormência física serve ainda para lidar com as flutuações climáticas interanuais porque o seu efeito prolonga-se por mais de um ano, dando origem a um banco de sementes. A germinação estival das sementes em consequência de uma trovoada, por exemplo – as chamadas falsas partidas –, representa um enorme risco porque, nesta altura do ano, as plântulas terão pela frente, com



FIGURA 306
Quebra de dormência de sementes com tratamento térmico. **A)** Sementes de *Leucaena leucocephala* (Fabaceae, Mimosoideae), uma importante leguminosa arbórea forrageira tropical, depois de quebrada a dormência com água quente. **B)** Sementeira em sacos de plástico; plantas já germinadas ao fundo. [Guiné-Bissau; fotografias do autor.]

grande probabilidade, um longo período quente e seco. A morte de plântulas no verão prejudica as emergências no outono e compromete a persistência do trevo-subterrâneo no longo prazo. Por isso, a produção de sementes duras é uma característica positivamente selecionada pelos melhoradores. Quanto maior a probabilidade de chuvas extemporâneas a meio do verão, maior a percentagem de sementes duras devem ter as cultivares semeadas.

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, a germinação estende-se até à emergência da planta acima da superfície do solo.

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

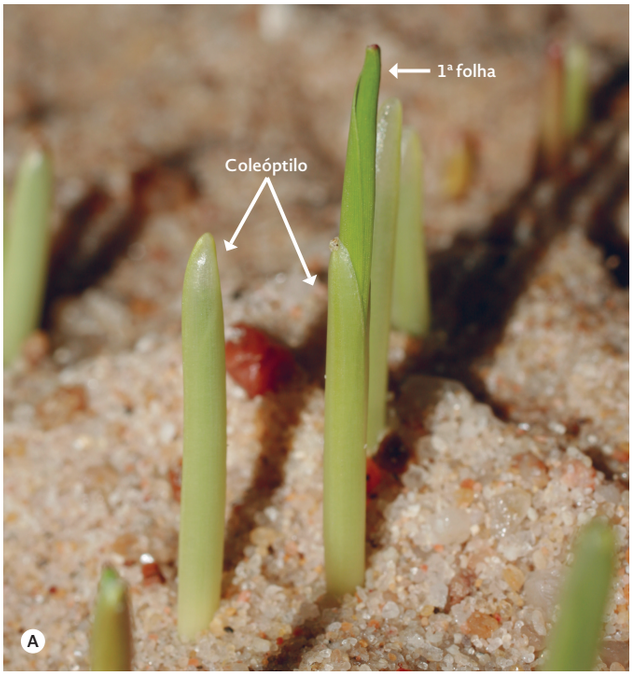
As sementes não germinam sem água, e água a mais impede a difusão do O_2, aumenta a concentração de CO_2 (um inibidor frequente da germinação) no solo e favorece ataques fúngicos ou bacterianos. As plantas aquáticas, pelo contrário, geralmente germinam submergidas em água. A luz deprime ou inibe a germinação de muitas sementes; *e.g.*, de 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 muito sensível a este fator.

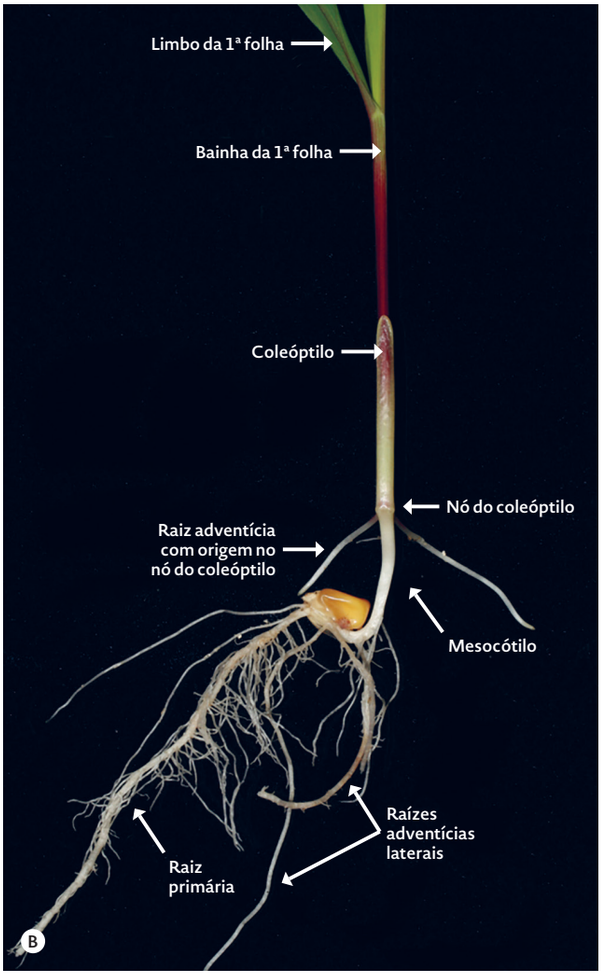
A **taxa de germinação** das sementes – número de sementes germinadas por unidade de tempo, geralmente expressa em percentagem – varia com a temperatura. Por norma, as plantas extratropicais germinam com temperaturas mais baixas do que as plantas tropicais. Em agricultura, quanto mais pequenas as sementes, menor a profundidade de sementeira, e mais importante o esmiuçamento da camada de solo onde se encontram (**cama da semente**, na terminologia agronómica) de modo a garantir um contacto estreito entre as partículas do solo e a semente. A formação de uma crosta na superfície do solo pela ação mecânica da chuva nas partículas do solo, sobretudo nos solos de textura fina, é uma importante causa de germinações deficientes em muitas culturas agrícolas (*e.g.*, milho-graúdo e feijoeiros).

Todos os eventos ocorridos ao nível da semente durante a germinação estão estreitamente coordenados. A germinação principia com a **embebição em água** (= humectação) da semente, segue-se o aumento do volume do embrião, a ativação dos meristemas embrionários e a mobilização das reservas acumuladas nos cotilédones ou em tecidos de reserva em direção ao embrião. O embrião ao aumentar de volume pressiona o perisperma e este rompe-se. Guiada por um geotropismo positivo, a raiz primária emerge da semente, geralmente pelo micrópilo, e afunda-se no solo. No extremo oposto, o meristema caulinar tem um geotropismo negativo e produz caule e folhas. O alongamento dos primeiros entrenós caulinares encaminha a plúmula para a superfície do solo. Nas espécies de **germinação epígea**, os cotilédones são arrastados para fora do solo pelo alongamento do hipocótilo. Nas sementes de **germinação hipógea**, o entrenó hipocotilar alonga-se muito pouco e os cotilédones permanecem enterrados ou à superfície do solo. São epígeos o feijão-comum, as couves, a macieira, a pereira, a cerejeira, a oliveira ou os cafeeiros; os cereais, o pessegueiro, a amendoeira, a mangueira e os citrinos são hipógeos. A manifestação das plântulas à superfície do solo designa-se por **emergência**. São **plântulas** as plantas recém-germinadas que ainda apresentam os cotilédones; depois da queda dos cotilédones, diz-se que são **plantas jovens** (L. Caixinhas, com. pess.).

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

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





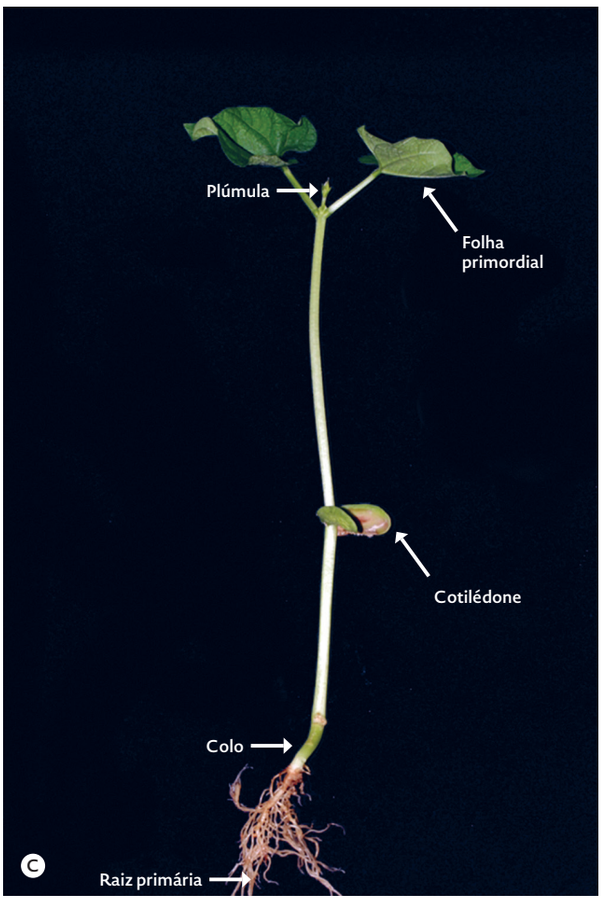


FIGURA 307
Germinação da semente em mono e dicotiledóneas. **A)** Plântulas recém-germinadas milho-graúdo. **B)** Plântula de milho-graúdo. **C)** Plântula de feijoeiro-comum. [Fotografias do autor.]

Na impossibilidade de fazer uma revisão profunda do tema germinação da semente, nas duas secções que se seguem, estudam-se duas espécies – o milho-graúdo (*Zea mays*) e o feijoeiro-comum (*Phaseolus vulgaris*) (Figura 307) – que servem de modelo para duas das mais importantes famílias de plantas cultivadas, ou não, respetivamente, as gramíneas e as leguminosas.

Semente e germinação do milho-graúdo

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

O milho-graúdo é uma espécie hipógea – a semente permanece inumada no solo. Em condições ideais, a coleorriza emerge da base da semente em poucos dias depois da embebição, protegendo, temporariamente, a radícula no seu interior. No mesmo dia, ou vários dias depois em solos frios, a raiz primária irrompe pela coleorriza. Em seguida, emerge um número variável de **raízes seminais laterais** (geralmente duas) mais o coleóptilo. As raízes seminais laterais têm uma origem adventícia no nó do escutelo estando ausentes em muitas espécies de gramíneas. A duração das raízes seminais das gramíneas varia de poucas semanas a vários meses, consoante as espécies. No milho-graúdo, a raiz primária e as raízes seminais laterais têm a particularidade de desempenhar um papel determinante da absorção de água durante uma parte significativa do ciclo de vida da espécie (Navara 1987).

O coleóptilo protege a plúmula durante o seu percurso no solo. O entrenó que liga o coleóptilo à semente – o **mesocótilo**[27] – alonga-se nas sementes muito enterradas e empurra o nó do coleóptilo em direção à superfície do solo. O comprimento do coleóptilo e do mesocótilo, e a profundidade a partir da qual uma semente é capaz de germinar, estão relacionados com a quantidade de reservas armazenadas no endosperma, ou seja, dependem do peso da semente. O milho pode ser semeado até 7 cm de profundidade.

Em condições ótimas, o intervalo de tempo entre a sementeira e a emergência ronda 1 semana. Atingida a superfície do solo, o coleóptilo cessa de se alongar, rompe-se e do seu interior emerge a primeira folha (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 depois do começo da germinação, despontam raízes adventícias no nó do coleóptilo e, em seguida, nos restantes nós subterrâneos que se lhe seguem (Nielsen 2014). Estas raízes constituirão o sistema radicular da planta jovem e adulta de milho porque tanto a raiz primária como as raízes laterais seminais acabam por morrer. As raízes escora, inseridas em nós aéreos, formam-se cerca de 6 semanas após a germinação (Feldman cit. Hochholdinger *et al.* 2004).

Semente e germinação do feijoeiro-comum

As leguminosas exigem mais água no solo para germinar e a embebição é mais lenta do que a das gramíneas. 1-2 semanas separam a sementeira e a emergência. Por isso, na horticultura familiar, para aumentar a percentagem de sementes germinadas e acelerar a emergência, mergulham-se as sementes em água algumas horas (geralmente 1 dia). O feijoeiro-comum tem uma germinação epígea; muitas outras leguminosas são hipógeas (*e.g.*, ervilheira). O sistema radicular é de tipo aprumado, estando a raiz principal já diferenciada na semente. As raízes secundárias são pós-embrionárias: diferenciam-se a partir da raiz primária. O alongamento do hipocótilo sucede a emergência da raiz. Numa fase inicial, o hipocótilo alonga-se e arqueia-se acentuadamente, formando-se um **arco hipocotilar**. Quando atinge a superfície do solo, sob a influência da luz, o arco hipocotilar apruma-se transportando os cotilédones e a plúmula para fora do solo. O arco hipocotilar protege a plúmula de eventuais danos mecânicos causados pelas partículas do solo. Atingida a superfície do solo, os cotilédones desempenham, temporariamente, a função fotossintética antes de senescerem. Nos tremoceiros (*Lupinus*, Fabaceae), os cotilédones continuam funcionais e fotossintéticos até ao princípio da primavera (Figura 6).

A germinação do feijoeiro-comum, sobretudo nos solos de textura fina, é irregular; com frequência, os cotilédones soltam-se no trajeto a caminho da superfície do solo (um cotilédone é suficiente para sobreviverem). Para obviar este problema, tradicionalmente, semeiam-se 2-4 sementes por covacho (**sementeira a golpes**; Figura 308), ou semeia-se denso, em linha, para depois desbastar. Nas plântulas de feijoeiro sobressaem duas grandes folhas primordiais opostas. Depois de uma curta paragem, o crescimento é retomado e o meristema apical começa a diferenciar nomofilos alternos.



FIGURA 308
Sementeira a golpes na ilha de Santiago, em Cabo Verde. Tradicionalmente, semeiam-se 3-4 sementes de milho-graúdo, mais 3-4 sementes de duas ou mais espécies de feijão por covacho antes da chegada das chuvas. Os covachos estão distanciados de 80 a 120 cm, de modo a concentrar a água da chuva e mitigar a erosão. Nos melhores solos associa-se o milho-graúdo com o feijão-comum, o feijão-fava (*Phaseolus lunatus*) e o feijão-congo (*Cajanus cajan*); nos solos mais secos usa-se o feijão-frade (*Vigna unguiculata*) e o feijão-pedra (*Lablab purpureus*). O milho tira algum proveito do azoto fixado pelas leguminosas. A sementeira a golpes tem várias vantagens: as sementes entreajudam-se a romper o solo na emergência; se o ano corre de feição, há mais plantas a produzir e os feijoeiros apoiam-se nas canas do milho; nos anos de seca, o número de plantas que atingem a frutificação é menor, e o feijão fica mais rasteiro. A falta de água afeta mais os feijões porque os cereais são das plantas cultivadas mais adaptadas a climas pouco chuvosos e às irregularidades interanuais da precipitação. Esta imagem é uma evidência da enorme sofisticação da agricultura tradicional cabo-verdeana. Fotografia obtida em novembro de 2017 – infelizmente, neste ano, choveu pouco e as sementeiras perderam-se. [Fotografia do autor.]

2. REPRODUÇÃO ASSEXUADA

VANTAGENS E DESVANTAGENS DA REPRODUÇÃO ASSEXUADA

A **reprodução assexuada** oferece várias vantagens frente ao seu equivalente sexuado, i.*e.*, por semente sexuada, quer em condições naturais e seminaturais, quer no âmbito dos sistemas de agricultura. Da análise do Quadro 53 depreende-se que a hipótese da segurança reprodutiva enunciada a respeito da autopolinização é generalizável à reprodução assexuada («Vantagens e desvantagens da polinização cruzada»). E tanto a autopolinização como a reprodução assexuada evitam o desmembramento de combinações genéticas favoráveis.

Algumas das vantagens enunciadas no Quadro 53 são eminentemente agronómicas. Pela sua importância, aprofundo em seguida o papel da reprodução assexuada na conservação das características genéticas do indivíduo parental em agricultura.

Os indivíduos de cultivares multiplicadas assexuadamente – **cultivares clonais**[28] – têm uma ascendência comum próxima e um genoma similar. Em contrapartida, são muito **heterozigóticos**, i.*e.*, a percentagem de genes representados com dois alelos é elevada. Nestas plantas, a reprodução sexuada dá origem a populações fenotipicamente heterogéneas, com indivíduos distintos dos indivíduos parentais, geralmente de menor interesse económico. A reprodução assexuada é usada desde os primórdios da agricultura para uniformizar e estabilizar o fenótipo, e conservar genótipos superiores de plantas heterozigóticas perenes. A lista de espécies cultivadas propagadas deste modo é enorme; *e.g.*, ananás, batateira, batateira-doce, mandioca, cana-de-açúcar e grande parte das árvores de fruto.

As vantagens da reprodução assexuada e da autopolinização são parcialmente coincidentes. Uma e outra são formas de escapar a alguns dos riscos e inconvenientes da alogamia («Vantagens e desvantagens da polinização cruzada»), por exemplo. Todavia, reduzem a variação genética – a «matéria-prima» de evolução e do melhoramento vegetal. No longo prazo, nenhuma espécie pode dispensar a sexualidade ou a alogamia sem um agravamento dos riscos de extinção (Barrett 2014). Em termos estritamente agronómicos, a reprodução assexuada tem ainda a desvantagem dos propágulos (*e.g.*, estacas, borbulhas, tubérculos e estolhos) serem mais difíceis e caros de colher, transportar e armazenar, de terem uma viabilidade temporal geralmente mais curta do que a semente e aumentarem a prevalência e os estragos de algumas doenças.

QUADRO 53
Vantagens da reprodução assexuada frente à reprodução sexuada

Vantagem	Comentários/exemplos
Dispensa polinizadores e os riscos daí inerentes	As condições climáticas adversas ao voo dos polinizadores têm, geralmente, um efeito menos negativo a neutro na reprodução assexuada.
Evita o desmembramento pela sexualidade de combinações génicas favoráveis	Em condições naturais, a recombinação genética de origem sexual pode ser contra-adaptativa em habitats muito especializados (*e.g.*, rochas ultrabásicas) ou em populações marginais, distantes do *core* da espécie. No texto, discorro sobre a importância agronómica da reprodução assexuada, tendo como ponto de partida o facto de que a maior parte das plantas propagadas assexuadamente são heterozigóticas e produzem descendência sexual muito distinta do indivíduo parental.
Possibilita a reprodução de indivíduos estéreis bem adaptados e/ou com características agronómicas desejáveis	A bananeira é um exemplo bem conhecido: as cultivares mais difundidas são triploides e estéreis.
Evita a necessidade de quebrar a dormência da semente	A quebra da dormência da semente tem custos e consome tempo. A dormência de propágulos é um fenómeno frequente, mas menos profundo do que a dormência da semente.
Permite ultrapassar limitações ambientais, bióticas e abióticas	Os porta-enxertos tolerantes a diferentes pragas e doenças são indispensáveis em citrinos ou no castanheiro. Existe toda uma panóplia de porta-enxertos de videira adaptados a diferentes condições de solo (*e.g.*, solos secos *vs.* solos húmidos, ou solos ácidos *vs.* com elevados teores de calcário ativo). A multiplicação vegetativa permite curto-circuitar estádios fenológicos iniciais da propagação por semente (*e.g.*, germinação e plântula) muito sensíveis às condições ambientais e a pragas e doenças.
Permite manipular a arquitetura das plantas	A enxertia em porta-enxertos ananicantes revolucionou a fruticultura moderna; *e.g.*, macieira, pereira e cerejeira.
Antecipa o investimento no crescimento vegetativo, com eventuais ganhos competitivos	A germinação e a plântula são estádios fenológicos demorados porque as reservas da semente são escassas, e as plântulas têm uma superfície fotossintética exígua. Uma estaca de salgueiro ou um tubérculo de batateira dispõem de mais recursos para investir em crescimento, antecipando-se aos competidores diretos.
Antecipa a floração e a produção de fruto através de um encurtamento da fase juvenil	O uso de propágulos provenientes de partes maduras da planta-mãe e de embriões agamospérmicos antecipa a floração.

A multiplicação vegetativa perpetua um vasto grupo de doenças de plantas de etiologia viral ou micoplásmica. Este inconveniente é particularmente nocivo na batateira. A multiplicação da espécie por tubérculos origina um rápido incremento da carga de vírus transmitida por afídeos que só pode ser revertida por reprodução sexuada ou através do uso de propágulos sãos, obtidos por técnicas especializadas de cultura de tecidos. Os agricultores renovam todos os anos, ou ano sim ano não, a **batata-semente** (tubérculos usados na propagação da batata) por causas sanitárias. A semente é uma alternativa interessante à propagação por tubérculos nas regiões com uma elevada incidência de doenças virais, onde os agricultores não têm capacidade para adquirir material vegetativo saudável, ou a importação de batata-semente é demasiado cara (Golmirzaie *et al*. 2004). Com poucas gramas de semente substituem-se 2t/ha de batata-semente, obtendo-se plantas saudáveis, isentas de vírus. A propagação por semente comporta vários inconvenientes. De modo a obter progénies suficientemente homogéneas e produtivas são realizados cruzamentos controlados, tecnicamente exigentes, com cultivares selecionadas. As plântulas de batateira são sensíveis à competição por infestantes, a défices de água e a alguns fungos de solo. E o ciclo da cultura aumenta 15 a 20 dias. A vinha, o morangueiro, a mandioca, e muitas outras culturas multiplicadas vegetativamente, enfrentam problemas sanitários similares aos da batateira, combatidos com o mesmo tipo de soluções.

ESTÍMULOS EXÓGENOS DA REPRODUÇÃO ASSEXUADA

Do mesmo modo que a indução e a diferenciação de flores, a reprodução assexuada em muitos casos depende de estímulos exógenos. Vejamos dois exemplos clássicos: o morangueiro e a batateira.

A maioria das cultivares de morangueiro reparte-se em dois grandes grupos: de dias curtos e remontantes. A diferenciação de flores nas cultivares de dias curtos é intensificada com dias curtos (<14h), embora estas se possam diferenciar com dias longos e temperaturas baixas (<17 °C) (Heide *et al*. 2013). As cultivares remontantes são neutrais com temperaturas <10 °C, diferenciam mais flores com dias longos no intervalo 10-27 °C, e exigem dias longos com tempo quente (>27 °C) (Heide *et al*. 2013). A produção de estolhos é estimulada com dias longos e temperaturas acima 26.º dia/22 °C noite (Manakasem & Goodwin 2001). As flores são sempre diferenciadas por meristemas apicais e os estolhos em meristemas axilares.

As primeiras batateiras introduzidas na Europa foram importadas dos Andes (América do Sul), nos meados do século XVI. As cultivares de origem andina tuberizam mal com dias longos, uma característica que limitou a sua expansão para latitudes elevadas. As cultivares europeias atuais (exceto as cultivares das Ilhas Canárias) descendem de introduções provenientes das terras baixas do Chile, realizadas nas primeiras décadas do século XIX, que tuberizam abundantemente com dias longos (Ames & Spooner 2008). A batateira é um exemplo clássico da influência do fotoperíodo na diferenciação de outros órgãos vegetais além da flor.

TIPOS DE REPRODUÇÃO ASSEXUADA

Os tipos mais importantes de reprodução assexuada entre as plantas terrestres são os seguintes:

- **Produção de esporos** – fundamental dos 'briófitos' e 'pteridófitos';
- **Apomixia**[29] (= **agamospermia**) – produção de sementes viáveis não fecundadas a partir de tecidos de origem maternal;
- **Multiplicação vegetativa** (= **reprodução vegetativa**[30]) – 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** – produção de clones *in vitro* a partir de uma única célula vegetal somática (= não reprodutiva) ou de uma porção de tecido vegetal (= **explante**).

A produção de esporos em 'briófitos' e 'pteridófitos' é abordada no próximo capítulo. As técnicas de micropropagação não são discutidas neste texto.

Apomixia

A apomixia é exclusiva dos espermatófitos. C*a*. 0,1% das angiospérmicas de mais de 40 famílias são apomíticas ou juntam a apomixia com a produção de sementes sexuadas (Mogie cit. van Dijk 2009, Carman 1997). A maioria são herbáceas perenes das famílias Asteraceae e Poaceae. As plantas apomíticas são geralmente perenes e associam a apomixia à multiplicação por via vegetativa (*e.g*., por rizomas ou estolhos) (Bicknell & Koltunow 2004). A apomixia tem várias vantagens frente à multiplicação vegetativa (Dijk 2009): (i) envolve uma fase unicelular equivalente ao zigoto 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; e (iv) mais resistente a condições adversas. À semelhança da autopolinização perfeita ou das plantas que se reproduzem exclusivamente por multiplicação da vegetação, a apomixia perfeita pode ser temporariamente vantajosa, mas deprime a variação genética e a prazo compromete a persistência das linhagens portadoras.

Referi que, 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 mecanismos que impedem ou reduzem a incidência da autogamia (*e.g.*, autoincompatibilidade, dioicia ou heterostilia) (Bicknell & Koltunow 2004). Os dentes-de-leão pertencem a um conhecido género de plantas apomíticas – *Taraxacum* (Asteraceae) – comum nos relvados urbanos extratropicais. Mesmo assim produz pólen e néctar e é visitado por insetos polinizadores. Estudos aturados vieram demostrar que os *Taraxacum* produzem, pontualmente, algumas sementes sexuais (Richards 2003). Por serem muito heterozigóticos, os indivíduos resultantes de eventos sexuais podem ser morfologicamente muito distintos dos indivíduos parentais. Por isso é que a taxonomia das planta apomíticas é tão difícil e conflituosa.

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

- Apomixia gametofítica (= **partenogénese**);
- Apomixia esporofítica (= embrionia adventícia, embrionia somática).

Na **apomixia gametofítica** desenvolve-se um saco embrionário não reduzido (2n) a partir de um esporo não reduzido (**diplosporia**) ou de uma célula do nucelo (2n) (**aposporia**) (Dijk 2009). Em ambos os tipos ocorre a formação de um saco embrionário e a formação de uma oosfera 2n. A oosfera não reduzida desempenha uma função similar ao zigoto na reprodução sexuada: dá origem a um embrião diploide, neste caso, de origem exclusivamente maternal (sem fecundação). A diferenciação de **embriões gametofíticos** (= **embriões partenogenéticos**) está estreitamente associada à poliploidia. É muito frequente tanto em mono como em eudicotiledóneas; *e.g.*, roseiras (*Rosa*, Rosaceae), silvas (*Rubus*, Rosaceae), dentes-de-leão (*Leontodon*, Asteraceae) e numerosas gramíneas (Poaceae), entre as quais as temperadas Poa e as forrageiras tropicais do género Brachiaria (Valle & Savidan 1996). Num terceiro tipo de apomixia gametofítica, a **partenogénese haploide** (*haploide parthenogenesis*) diferencia-se de embriões (e plantas) haploides a partir da oosfera não fecundada – um evento raro 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 complementares ao **embrião sexual** (= **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 apoximia esporofítica, ao contrário da apomixia gametofítica, não ocorre a formação de um gametófito e de uma oosfera. Este processo de reprodução assexuada foi identificado em cerca de 250 espécies de mais de 50 famílias. É muito frequente nos citrinos (*Citrus*, Rutaceae) e nas cultivares de mangueira provenientes do SO asiático. Nestas plantas, uma semente pode ter mais do que um embrião (**poliembrionia**) e dar origem a mais de um indivíduo (Figura 309): um dos embriões é sexual e os restantes adventícios, geneticamente idênticos à planta-mãe. Os embriões adventícios são iniciados mais cedo, consequentemente, são maiores e dão origem a plântulas mais vigorosas do que os embriões sexuados. Os embriões adventícios são geralmente usados para propagar assexuadamente porta-enxertos (as cultivares para fruto multiplicam-se sobretudo por enxertia). Os viveiristas distinguem pelo vigor os embriões sexuais e eliminam-nos manualmente para conservar as características das plantas maternais.

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

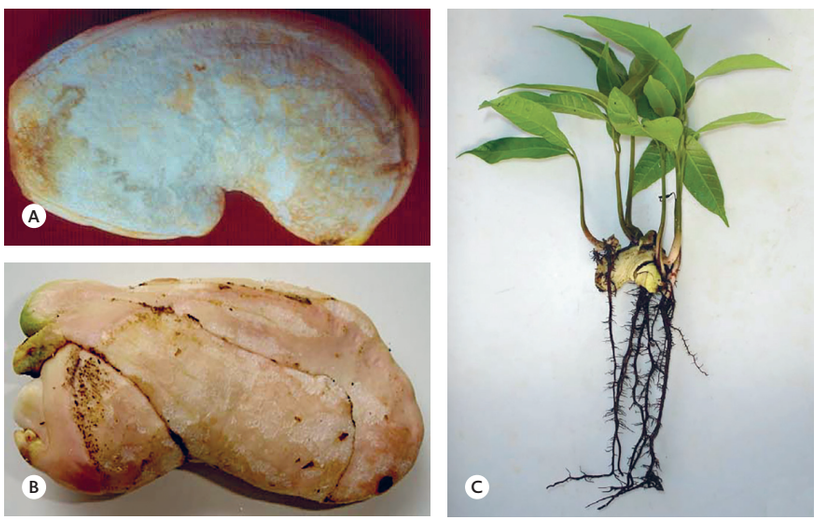


FIGURA 309
Poliembrionia em mangueira. **A)** Plântulas com origem numa semente poliembriónica. **B)** Semente com um embrião sexual. **C)** Semente poliembriónica; *n.b.*: embriões individualizados na semente. [Cortesia de C. J. Rossetto, Instituto Agronómico de Campinas.]

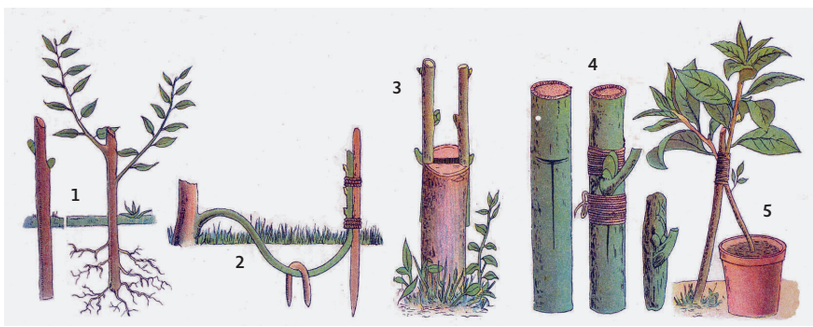


FIGURA 310
Tipos de propagação vegetativa: 1. Estacaria, 2. Mergulhia simples, 3. Enxertia de garfo, de fenda dupla. 4. Enxertia de borbulha, 5. Enxertia de encosto. [Coutinho 1898.]



FIGURA 311
Propagação por estaca de mandioca (Guiné-Bissau). As estacas são enterradas em pequenos montículos para resistirem melhor às chuvas e as raízes serem mais fáceis de desenterrar. [Fotografia do autor.]

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 (*Agave sisalana*, Asparagaceae, Agavoideae).
Divisão de rizomas	*E.g.*, *Iris* (Iridaceae) «lírios».
Divisão de estolhos	*E.g.*, morangueiro e o clorofito (*Chlorophytum comosum*, Asparagaceae, Agavoideae).
Tubérculos	Com tubérculos inteiros ou divididos; *e.g.*, batateira e inhame-da-costa (*Dioscorea alata*, 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 local definitivo (*v.i.* exemplos).
Mergulhia	Na mergulhia, promove-se a formação de raízes adventícias colocando caules jovens, não destacados da planta-mãe, em contacto com o solo ou com um substrato adequado; após enraizamento, os caules são destacados da planta-mãe («desmamados») e transplantados para local definitivo (*v.i.* exemplos).
Pôlas radiculares (= rebentões de raiz)	Envolve emissão de ramos epicórmicos resultantes do abrolhamento de gomos adventícios localizados nas raízes de plantas lenhosas (*root suckers*). Pontualmente utilizada na perpetuação de povoamentos florestais explorados em talhadia (*e.g.*, carvalhais de *Quercus* pyrenaica [Fagaceae]) e na propagação de algumas espécies ornamentais (*e.g.*, *Salix* [Salicaceae], *Acacia melanoxylon* [Fabaceae] e fiteira [*Cordyline australis*, 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; *stump sprouts*). As touças (ou toiças) são a porção remanescente após corte, regra geral, coincidente com a região do colo, do tronco das espécies lenhosas com regeneração vegetativa. As pôlas de touça são utilizadas na perpetuação de povoamentos florestais explorados em talhadia (*e.g.*, carvalhais, castinçais e eucaliptais).
Rebentos de raiz (= rebentos radiculares)	Emissão de lançamentos caulinares a partir de raízes (e seus fragmentos) em plantas herbáceas; *e.g.*, três importantes infestantes na Europa, o *Cirsium arvense* (Asteraceae), a corriola (*Convolvulus arvensis*, Convolvulaceae) e o *Rumex acetosella* (Polygonaceae). Não existe um termo em língua portuguesa, de uso estabelecido, para este tipo de multiplicação vegetativa, conhecido em francês por *drageon* e em inglês por *root shoot*; rebento de raiz ou rebento radicular são opções razoáveis.
Enxertia	Consiste em fazer desenvolver sobre uma parte de uma planta (cavalo, porta-enxerto ou hipobionte) uma outra (enxerto ou epibionte) da mesma espécie ou de outra espécie filogeneticamente próxima; *e.g.*, enxerto de pistácio (*Pistacia vera*, Anacardiaceae) sobre cornalheira (*P. terebinthus*) ou pereira sobre marmeleiro. Nas plantas enxertadas, o sistema radicular pertence ao porta-enxerto e a parte aérea ao enxerto ou é partilhada entre este e o cavalo. A enxertia é fácil de realizar em muitas dicotiledóneas através do contacto câmbio-câmbio, mas muito difícil nas monocotiledóneas (somente através do contacto entre meristemas intercalares). O sucesso da enxertia depende, em grande medida, de um bom contacto entre os câmbios do enxerto e do cavalo.
TIPOS MAIS IMPORTANTES DE PROPAGAÇÃO POR ESTACA	
Estacas folheares	*E.g.*, peperómia (*Peperomia caperata*, Piperaceae), saintpaulia (*Saintpaulia ionantha*, Gesneriaceae) e sanseviéria (*Sansevieria trifasciata*, Asparagaceae, Nolinoideae).
Estacas caulinares	O número de gomos enterrados ou emersos acima do solo varia com a espécie e cultivar. Dois critérios maiores de classificação: (a) Quanto ao tipo: as estacas caulinares podem envolver ramos inteiros (tanchões) ou fragmentos de caule. Neste último caso, distinguem-se: (i) estacas-simples – segmento de ramo da mesma ordem, *e.g.*, *Salix* (Salicaceae), *Platanus orientalis* var. *acerifolia* (Platanaceae), oliveira, crisântemos (*Chrysanthemum*, *Asteraceae*), poinsétia (*Euphorbia pulcherrima*, Euphorbiaceae), craveiro (*Dianthus caryophyllus*, Caryophyllaceae) e mandioca; (ii) estacas-talão – segmento de ramo com a casca ou parte do ramo de ordem superior onde se insere, *e.g.*, choupo-branco (*Populus alba*, Salicaceae), ulmeiros (*Ulmus*, Ulmaceae) e teixo (*Taxus baccata*, Taxaceae); (b) Quanto ao atempamento: (i) herbáceas – ramos do ano colhidos durante o período de crescimento vegetativo, *e.g.*, craveiro (*Dianthus caryophyllus*, Caryophyllaceae) e batata-doce; (ii) semilenhosas – ramos do ano colhidos próximo do final da estação de crescimento, *e.g.*, oliveira e cacaueiro; (iii) lenhosas – colhidas no período de repouso vegetativo, *e.g.*, marmeleiro, videira-europeia, macieira e mandioca.
Estacas radiculares	*E.g.*, divisão de raízes das dálias (*Dahlia*, Asteraceae).
TIPOS MAIS IMPORTANTES DE PROPAGAÇÃO POR MERGULHIA	
Simples	Caules dobrados e enterrados, mantendo acima do solo alguns gomos na extremidade distal; *e.g.*, magnólia-comum (*Magnolia grandiflora*, Magnoliaceae), 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 a extremidade distal; as gemas voltadas para cima dão origem a caules aéreos formando-se raízes na face oposta; uso pouco frequente.
Múltipla ou em serpentina	Um único caule, de grande dimensão, mergulhado por mais uma vez no solo. Usado na propagação de trepadeiras; *e.g.*, clemátides (*Clematis*, Ranunculaceae) e glicínias (*Wisteria sinensis*, Fabaceae).
Amontoa	Caules (*e.g.*, varas de uma touça) amontoados (cobertos de solo) sem torção artificial dos ramos. O enraizamento pode ser forçado com a aplicação de anéis de arame na base dos caules. Técnica aplicada a plantas difíceis de propagar por estaca; *e.g.*, *Q. suber* (Fagaceae) «sobreiro», tílias (*Tilia*, Malvaceae, Tilioideae), hibiscos (*Hibiscus*, 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; *e.g.*, pitangueiras, cameleira (*Camellia japonica*, Theaceae), litchi e jabuticabeira.
TIPOS MAIS IMPORTANTES DE PROPAGAÇÃO POR ENXERTIA	
De encosto	União lateral de duas plantas com sistemas radiculares independentes; após o pegamento, uma delas é destacada. Correntemente praticada em meloeiro; adequada a todas as espécies que se propaguem por garfo ou por borbulha.
De garfo (= ramo destacado)	Uma porção de caule (garfo), com um pequeno número de gomos, é retirado de uma planta-mãe; a extremidade proximal é, geralmente, cortada em forma de bisel e inserida num porta-enxerto; o enxerto é posteriormente envolvido por ráfia ou um substituto equivalente. Muito usada em macieira, pereira, videira-europeia e em castanheiro. Existem muitos subtipos de enxertia por garfo que não cabe aqui desenvolver; *e.g.*, enxertia de fenda simples, de fenda cheia, de fenda inglesa, de fenda dupla, em ómega, incrustração, e de coroa ou cabeça. Geralmente realizada no final do inverno-início da primavera, pouco antes do abrolhamento.
De gomo	Na chamada enxertia de borbulha (tipo mais comum) faz-se uma incisão na casca do porta-enxerto até ao câmbio, em forma de T ou de T invertido; afastam-se duas abas pelo câmbio e abre-se uma «janela» onde se insere um fragmento de casca com uma gema (borbulha); a borbulha é depois envolvida com ráfia ou um substituto equivalente. Técnica corrente em *Citrus* (Rutaceae) e prunoídeas (Rosaceae). Outras variantes da enxertia de gomo: de placa, de anel, de flauta (tradicional em castanheiro) e de gomo destacado. É realizada com o câmbio ativo. Nas regiões extratropicais do hemisfério Norte, as enxertias de gomo feitas antes do abrolhamento (de primavera, em fevereiro-março como gomos do ano anterior) e em maio-junho (com gomos do ano) abrolham no próprio ano; as enxertias de agosto e setembro (gomo dormente do ano) abrolham no ano seguinte.

Multiplicação vegetativa

A multiplicação vegetativa tem como princípio fundamental o facto de algumas células vegetais – pelo menos, as células parenquimatosas – serem totipotentes, i.*e.*, conservam a capacidade de se desdiferenciarem, retornar a uma condição meristemática e reconstruir tecidos (*e.g.*, câmbio), órgãos (*e.g.*, raízes e gemas) e, se necessário, todo o corpo da planta. No início deste volume («Estrutura modular das plantas. Totipotência celular»), defendi que a totipotência e a facilidade com que se propagam vegetativamente as plantas, com fragmentos de caules, de raízes ou folhas, com gomos isolados ou com pequenos aglomerados de células nas técnicas de micropropagação, são propriedades emergentes da estrutura modular das plantas.

Existem numerosos tipos de multiplicação vegetativa; os mais relevantes, e respetivos subtipos, com exemplos, foram resumidos no Quadro 54 (Figuras 310, 312, 311 e 313). Alguns aspectos da biologia destas estruturas foram abordados nos pontos «Tipos de caule (metamorfoses)» e «Bolbos e bolbilhos».

A multiplicação vegetativa é frequente em ecossistemas naturais e seminaturais. As plantas resultantes de propagação vegetativa dispersam-se de forma menos eficaz do que a semente e tendem a enraizar na vizinhança das plantas-mãe. Em contrapartida, têm maior probabilidade de se estabelecer em habitats colonizados por plantas muito competitivas do que as plantas de semente porque constroem a canópia rapidamente e podem, temporariamente, ser sustentadas pela planta-mãe. A multiplicação vegetativa é igualmente útil em habitats ciclicamente perturbados, por exemplo, por cheias e ventos que fragmentam (e quebram da dominância apical), transportam e enterram os propágulos. É um padrão recorrente as plantas invasoras disporem de sistemas eficientes de multiplicação vegetativa (Barrett 2011). A **enxertia natural** (sem intervenção humana) de raízes é comum nas plantas lenhosas, tanto cultivadas como silvestres.

Vejamos alguns exemplos.

Os sedimentos que marginam as linhas de água europeias são um habitat de excelência para gramíneas estolhosas e rizomatosas (*e.g.*, *Cynodon dactylon*), ou de eudicotiledóneas estolhosas (*e.g.*, *Vinca major*, Apocynaceae), rizomatosas (*e.g.*, *Cirsium arvense*, Asteraceae) e/ou que regeneram a partir de fragmentos de raiz (*e.g.*, *Convolvulus arvensis*, Convolvulaceae). Estas plantas servem-se da turbulência da água para fragmentar e disseminar propágulos. A *Ammophila arenaria* faz algo similar nas dunas primárias. Pela mesma razão, muitas árvores e arbustos ripícolas (que habitam a margem dos rios) pegam facilmente por estaca; *e.g.*, *Salix* e *Populus* na região Holártica, e *Ficus* na África Tropical. Os morangueiros-silvestres (*Fragaria vesca*, Rosaceae) espraiam-se rapidamente nas clareiras dos bosques em busca da luz com a ajuda de estolhos enraizantes nos nós. As silvas (*Rubus*, Rosaceae) e o *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) fazem o mesmo por mergulhia. Uma das mais perigosas invasoras do arquipélago dos Açores, a hortênsia (*Hydrangea macrophylla*, Hydrangeaceae), fragmenta-se pela ação do vento em pequenas estacas de fácil enraizamento (Figura 299-A).



FIGURA 312
Pôlas de touça numa talhadia de castanheiro. [Fotografia do autor.]

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 são **compatíveis** quando são capazes de estabelecer uma ligação sólida e duradoura.

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

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

MULTIPLICAÇÃO VEGETATIVA A NÍVEL ANATÓMICO

Estacaria e mergulhia

O sucesso da estacaria e da mergulhia depende da emissão de raízes adventícias a partir de caules ou, em casos muito particulares, de folhas. As raízes adventícias geralmente partem da proximidade de feixes vasculares, podendo estar pré-formadas ou a sua diferenciação ser estimulada *ad novo*, por exemplo, por feridas (*e.g.*, corte de estacas ou incisão anelar na alporquia) (mais informação em «Tipos de raízes»). A bibliografia não é clara se as técnicas usadas para estimular o enraizamento, como sejam o estiolamento (*e.g.*, amontoa com terra de rebentos), a aplicação de anéis metálicos na base dos caules na amontoa ou o uso de reguladores de crescimento, atuam em primórdios radiculares pré-formados ou estimulam a sua formação *ad novo*.

A emissão de raízes adventícias tem um forte controlo genético: varia de espécie para espécie e, no âmbito da mesma espécie, entre genótipos. Iniciada a diferenciação de raízes adventícias, estas têm de irromper pelos tecidos da planta até ao exterior. A presença de anéis de esclerênquima e de uma periderme espessa dificultam o enraizamento de estacas e mergulhões. O uso de estacas semi-lenhosas (de ramos do ano de atempamento incompleto) e a realização de feridas na base das estacas são duas técnicas para ultrapassar estas dificuldades.

Enxertia

O reconhecimento macroscópico da posição anatómica do câmbio nos caules tem um enorme interesse prático em agronomia. Nas enxertias, sejam elas de encosto, garfo ou borbulha (Quadro 54), procura-se um contacto íntimo entre o câmbio do enxerto e do porta-enxerto.



FIGURA 313
Enxertia de garfo de fenda inglesa em castanheiro.
A) Cavalo depois de atarracado.
B) Garfo com bisel já fendido.
C) Encaixe do garfo no cavalo.
D) Enxertia pronta para ser isolada com ráfia ou uma fita plástica adequada; *n.b.*: a continuidade dos câmbios obtém-se pondo em contacto a casca do porta-enxerto e do garfo num dos lados da enxertia. [Fotografias do autor.]



FIGURA 314
Incompatibilidade da enxertia. Intumescimento da zona de enxertia, um sinal de incompatibilidade frequente em macieiras enxertadas em porta-enxertos ananicantes M9. [Fotografia do autor.]



FIGURA 315
Quimeras. Quimera de folhas variegadas de *Dracaena fragrans* (Asparagaceae), uma planta ornamental de interior de origem africana. [Fotografia do autor.]

A continuidade dos câmbios consegue-se pondo em prática uma velha máxima dos enxertadores: «casca com casca», i.*e.*, forçando o contacto entre as cascas do porta-enxerto e do garfo num dos lados da enxertia (na técnica de fenda cheia, o garfo e o cavalo têm o mesmo diâmetro e a continuidade é conseguida nos dois lados da enxertia).

No período de mais intenso crescimento vegetativo (em maio, no hemisfério Norte), é tão fácil destacar o felema (e os tecidos a ele exteriores) pela felogene como a casca pelo câmbio. Abrir uma janela de enxertia pela felogene é um erro de principiante nas enxertias de borbulha (Figura 88-C).

O sucesso das enxertias entre indivíduos compatíveis depende do desenvolvimento de um câmbio e de um sistema vascular comuns. A consolidação das enxertias tem quatro etapas. Primeiro, diferencia-se um calo na superfície dos cortes, a partir de células danificadas do câmbio, de células do parênquima lenhoso ou do xilema imaturo. Em seguida, ocorre uma interpenetração das células do calo de ambos os biontes. Das células do calo localizadas na margem da ferida, inicia-se um câmbio e uma felogene. O novo câmbio começa a funcionar, produz novo tecido vascular e é estabelecida a circulação de seiva xilémica e floémica entre os simbiontes. O enxerto só pode crescer depois de construída a conexão vascular. Na primavera, bastam três dias para verificar se uma borbulha pegou com sucesso.

Nas primeiras fases da enxertia, as conexões vasculares podem ser geridas através de empa, ou com pequenos golpes ou extraindo uma pequena lentícula de casca. Na enxertia de gomo, a empa do ramo acima da enxertia ou um corte até ao lenho (ou retirar uma lentícula de casca) por cima no enxerto aumenta a probabilidade de abrolhamento porque reduz a dominância apical. As enxertias de primavera ou de gomo pronto podem ser rejeitadas se o xilema recém-diferenciado as inunda de seiva, um problema sério por exemplo na nogueira-europeia. A solução passa por fazer um corte na casca até ao lenho por baixo da enxertia.

QUIMERAS

Diz-se que uma planta é uma **quimera** quando células de pelo menos dois genótipos distintos se multiplicam lado a lado, num determinado tecido. As quimeras formam-se por mutação de células somáticas a nível meristemático, espontânea ou induzida através de radiações ionizantes ou de substâncias químicas mutagénicas. As mutações nos meristemas dos propágulos resultam em tecidos quiméricos que podem ser transmitidos ou não à progénie.

As quimeras são classificadas em função do tipo de mutação e da posição da célula mutante no meristema (Lineberger s.d). Uma quimera passa desapercebida se a mutação dá origem a células similares às células não mutantes, ocorre numa zona profunda do caule em formação (*e.g.*, no meristema fundamental), ou acontece numa célula quase diferenciada e fica, por isso, circunscrita num pequeno aglomerado de células. Se a mutação ocorre próximo do ápice do meristema, todas ou uma parte das células diferenciadas serão mutantes. As quimeras de células clorofiladas (verdes) e células sem clorofila são as mais conhecidas. As cultivares ornamentais de folhas com faixas amarelas (sem clorofila) de *Chlorophytum comosum* (Asparagaceae, Agavoideae), *Dracaena fragrans* (Asparagaceae, Nolinoideae) (Figura 315) e de *Agave americana* (Asparagaceae, Agavoideae) são extensivamente cultivadas na Europa e nos trópicos.

NOTAS

1. A transição da fase juvenil para a fase adulta e a indução e iniciação das estruturas reprodutivas ocorrem certamente nos grupos mais antigos de plantas terrestres, mas são mal conhecidos.
2. No entanto, refira-se que, na maioria das plantas perenes, as podas intensas atrasam a quebra da juvenilidade e a iniciação de flores em plantas adultas porque é estimulada a emissão de ramos ladrões em detrimento de ramos especializados na produção de frutos.
3. Também conhecida por **célula espermatogénica** (*spermatogenous cell*), célula espermática, célula germinativa ou **célula anteridial**. Este último termo deve ser rejeitado porque pressupõe uma homologia, não demonstrada, com um anterídio reduzido.
4. Traduzir *mating* por acasalamento e *mating system* por sistema de acasalamento, como se vê na bibliografia zoológica e zootécnica, não faz sentido em botânica.
5. Na bibliografia, autogamia e autopolinização são muitas vezes e erradamente usados como sinónimos.
6. Território onde um dado *taxon* encontra o seu ótimo ecológico e atinge maiores densidades populacionais.
7. Preenchimento do estigma com pólen de outras espécies ou pólen coespecífico autoincompatível que impede a adesão ou germinação de pólen viável.
8. Importo esta terminologia do português do Brasil. Por duas razões: (i) é mais breve do que «comportamento de procura de alimento»; (ii) o termo forragem é, por vezes, usado com o sentido de «alimento animal», não obrigatoriamente constituído por caules e folhas ainda verdes de plantas.
9. Num sentido clássico, a hercogamia refere-se à presença de dispositivos especiais que impedem a autopolinização.
10. As gramíneas apresentam um sistema de autoincompatibilidade gametofítica com dois *loci* (Baumann *et al.* 2000).
11. Ou compatibilidade parcial (*partial self-compatibility*).
12. Grupos coesos com 4 grãos de pólen, descendentes do mesmo microsporócito.
13. Polínicos ou de polinização.
14. Aplico o termo «abelha» aos insetos himenópteros da família Apidae e famílias próximas (*e.g.*, Andrenidae, Halictidae e Megachilidae; *vd.* Michez *et al.* 2019). A **abelha-melífera** (*Apis mellifera*) e os **abelhões** (*Bombus*) são apídeos.
15. Atenção: não confundir constância floral com a preferência de determinadas espécies de polinizadores por determinados tipos de flores.
16. A designação **fidelidade floral** é, às vezes, usada com o mesmo significado.
17. Figueiras-toque ou figueiras-de-toque, no Algarve.
18. No Algarve, fala-se em «tocar as figueiras», operação geralmente realizada no início de junho. Os figos polinizados maduros são colhidos a partir dos meados de agosto, em datas variáveis consoante as cultivares (*e.g.*, mais tardias nas cultivares do grupo S. Pedro). O voo da *B. psenes* ocorre cerca de um mês depois na região Centro-Oeste (Francisco Martins, Burgau, Algarve, com. pess.).
19. Os gâmetas das cicas e do ginkgo, dois grupos muito antigos de gimnospérmicas, são móveis. Ainda assim, são transportados até à proximidade da oosfera por um tubo polínico («Ciclo de vida dos espermatófitos atuais: estudo comparado»).
20. O termo **fertilização** é geralmente usado com este mesmo sentido.
21. Na **heterofecundação**, as duas células espermáticas têm origem em dois tubos polínicos distintos, um evento raro na biologia reprodutiva das angiospérmicas.
22. Nas angiospérmicas, poder-se-ão utilizar os termos **zigoto primário** e **zigoto secundário** para designar, respetivamente, as células resultantes da fusão do primeiro núcleo espermático com a oosfera e do segundo núcleo espermático com os dois núcleos polares.
23. Ou célula axial (*axial cell*).
24. A respeito dos cereais cultivados, no ponto «Estrutura da semente de gramíneas e leguminosas», introduzi os conceitos agronómicos de «semente» e «semente» vestida.
25. Muitos autores usam um conceito lato de diásporo que engloba o conceito de propágulo.
26. O termo diásporo aplica-se também aos esporos dos 'briófitos' e 'pteridófitos'.
27. Os *Triticum* e demais Poaceae da subfamília Pooideae não alongam o mesocótilo. Esta capacidade é exclusiva das plantas das subfamílias Chloridoideae e Panicoideae (Grass Phylogeny Working Group 2001).
28. Os **clones** são indivíduos geneticamente iguais, obtidos assexuadamente a partir de uma planta-mãe.
29. Alguns autores consideram apomixia como um sinónimo de reprodução assexuada. Esta interpretação lata de apomixia caiu em desuso.
30. A designação reprodução vegetativa é igualmente usada com o significado de reprodução assexuada ou de apomixia. Deve, por isso, ser evitada.



IV.
CICLOS
DE VIDA

1. CONCEITOS FUNDAMENTAIS

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

Assim sendo, inicio este capítulo com um resumo dos conceitos fundamentais sobre ciclos de vida. Depois, seguindo uma ordenação filogenética dos grupos mais antigos para os mais derivados, abordo em primeiro lugar o ciclo de vida das 'plantas de esporulação livre', concretamente dos 'briófitos' e 'pteridófitos'. As estruturas destes grupos serão trabalhadas com um pouco mais de detalhe no volume II. Por fim, apresento o ciclo de vida dos dois grandes grupos que constituem as plantas com semente, as gimnospérmicas e as angiospérmicas, tendo o cuidado de descrever de forma comparativa as estruturas e os processos envolvidos na reprodução das gimnospérmicas.

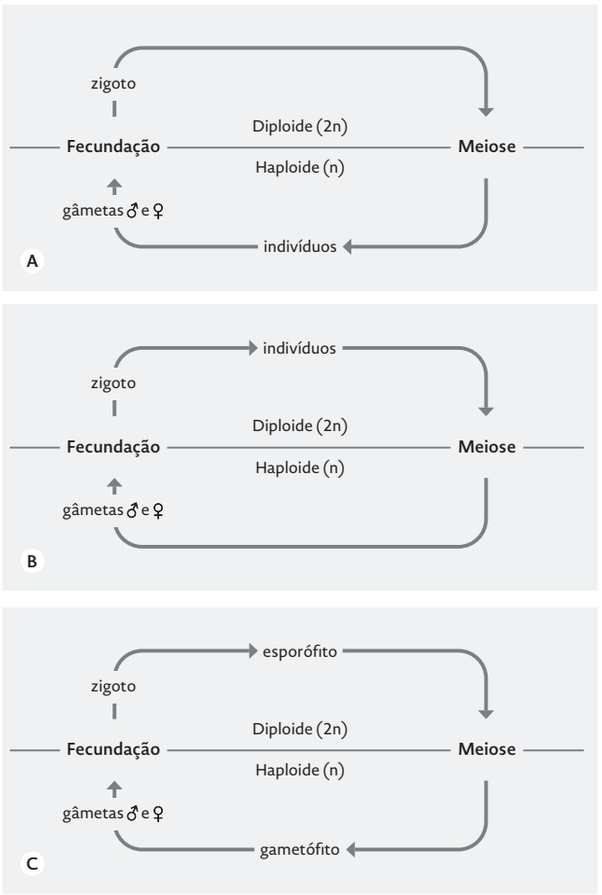


FIGURA 316
Ciclos de vida de seres eucariotas pluricelulares. Representação esquemática do ciclo de vida **A)** haplonte, **B)** diplonte e **C)** haplodiplonte. Estruturas representadas em negro e os processos em vermelho. [Original.]

TIPOS DE CICLO DE VIDA

Ciclos haplonte, diplonte e haplodiplonte

O **ciclo de vida** decorre entre a diferenciação do zigoto, ou do **propágulo**, e a produção de descendentes, por via sexuada e/ou assexuada. A extensão e a complexidade das fases diploide e haploide permitem distinguir três tipos fundamentais de ciclo de vida nos eucariotas sexuados (Figura 316): (i) haplonte, (ii) diplonte e (iii) haplodiplonte.

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

No **ciclo de vida diplonte** (Figura 316-B), a **meiose** é **pré-gamética** (= meiose gametogénica ou gamética): precede a diferenciação dos gâmetas. A fecundação sucede a gametogénese. Os gâmetas são haploides e as demais células diploides[1]. Nas espécies diplontes pluricelulares – a grande maioria dos seres com ciclo de vida diplonte –, o zigoto multiplica-se por mitose reconstruindo-se, por essa via, indivíduos pluricelulares diploides. O ciclo de vida diplonte é característico dos animais (Metazoa), de alguns fungos (*e.g.*, vários Ascomycota), dos oomicetas (Oomycota, Chromalveolata) e de muitas algas castanhas (Phaeophyceae, Chromalveolata).

O **ciclo de vida haplodiplonte** é o mais complexo (Figura 316-C). Envolve dois tipos de células reprodutoras

– esporos e gâmetas – e a alternância de dois tipos de organismos, no âmbito das plantas designadas por **gametófito** e o **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** (= meiose esporogénica) – é imediatamente sucedida pela formação de esporos. Nos **seres haplodiplontes homomórficos** (= isomórficos), os gametófitos e os esporófitos são morfologicamente iguais; *e.g.*, vários grupos de algas vermelhas (Rhodophyta) e algas verdes do género *Ulva* (Chlorophyta). Nos **seres haplodiplontes heteromórficos**, os gametófitos e os esporófitos são morfologicamente muito distintos. É importante vincar que as plantas terrestres atuais seguem este modelo, e que a evolução do seu ciclo de vida é independente do das algas vermelhas e das algas verdes haplodiplontes (Niklas & Kutschera 2010).

Os seres haplodiplontes partilham duas características fundamentais: (i) alternância de gerações e (ii) alternância de fases nucleares. A aplicação do conceito de **alternância de gerações** aos seres haplodiplontes apoia-se em duas ordens de razões: (i) os gametófitos e os esporófitos descendem de células reprodutoras especializadas distintas, esporos e gâmetas, respetivamente; (ii) após um período vegetativo mais ou menos longo, durante o qual as suas células se multiplicam por mitose, tanto os gametófitos como os esporófitos geram novas células reprodutoras diferentes das que lhes deram origem. Nos ciclos de vida haplonte e diplonte, de zigoto a zigoto, pelo contrário, existe uma única geração, respetivamente haploide ou diploide. Nos seres haplodiplontes, a alternância de gerações sobrepõe-se com uma **alternância** de duas **fases nucleares**: uma **fase haploide** (= **haplófase**) com 1n cromossomas e outra **fase diploide** (= **diplófase**) com 2n cromossomas.

Terminologias alternativas

Os termos haplonte e diplonte são usados com significados algo distintos, tanto na categoria de substantivo – *e.g.*, o haplonte ou o diplonte – como na de adjetivo – *e.g.*, indivíduos haplontes ou indivíduos diplontes. Para ultrapassar esta ambiguidade, alguns autores propõem, em alternativa, as qualificações: **haplofásico** ou **haplôntico**, para o ciclo haplonte; **diplofásico** ou **diplôntico**, para o ciclo diplonte; e **diplo-haplofásico** ou **haplodiplôntico**, para o ciclo haplodiplonte. Numa outra nomenclatura, os seres e os ciclos de vida com um único tipo de indivíduo multicelular – seres e ciclos **haplobiônticos** (*haplobiontic*) – são classificados como **haplobiônticos-haploides** (*haplobiontic haploid*) ou **haplobiônticos-diploides** (*haplobiontic diploid*), consoante a fase multicelular seja haploide ou diploide; os seres e os ciclos com dois tipos de indivíduos multicelulares (haploide e diploide) dizem-se **diplobiônticos** (*diplobiontic*) (Niklas & Kutschera 2010). Embora não consagrada pelo uso, esta terminologia é a mais precisa e recomendável. Outra alternativa ainda são as designações ciclo de vida zigótico (= haplonte), gamético (= haplonte) e espórico (= haplodiplonte), baseados nos produtos da meiose.

AS CÉLULAS REPRODUTORAS

Os dois eventos fundamentais dos ciclos haplodiplontes – fecundação e meiose – envolvem, então, dois tipos de **células reprodutoras**[2] (= células reprodutivas), em ambos os casos haploides: os gâmetas e os esporos. Os **gâmetas** são células sexuais unicelulares, componentes essenciais no processo de fecundação. Os órgãos especializados na formação de gâmetas designam-se por **gametângios**. Os *taxa* **isogâmicos** produzem gâmetas ♂ e ♀ iguais; nos *taxa* **anisogâmicos** (= heterogâmicos), os gâmetas ♂ e ♀ são distintos na forma. As plantas terrestres são todas anisogâmicas. A **oogamia** é um caso extremo de anisogamia no qual os gâmetas ♀ são desproporcionalmente maiores do que os gâmetas ♂, como acontece nos 'briófitos' e 'pteridófitos'.

O **esporo** das plantas terrestres é uma célula reprodutora unicelular produzida após meiose (meiose pré-espórica) a partir de uma célula especializada com 2n cromossomas: o **esporócito** (= **célula mãe dos esporos**). Os esporos formam-se no interior de estruturas especializadas, os **esporângios**. Os **seres homospóricos** produzem esporos iguais (*e.g.*, a maioria dos 'briófitos' e dos 'pteridófitos'); os **seres heterospóricos** produzem esporos ♂ (= **micrósporos**) e ♀ (= **megásporos**), de distinta morfologia (*e.g.*, todas as plantas com semente). Nos seres heterospóricos, os micrósporos diferenciam-se a partir de **microsporócitos** (= **células mãe dos micrósporos**) e os megásporos de **megasporócitos** (= **células mãe dos megásporos**), respetivamente, em **microsporângios** e **megasporângios** («Megasporogénese e



FIGURA 317
Diferenciação de esporos assexuais (mitósporos) em *Marchantia polymorpha* (Marchantiidae). *N.b.*: gametangióforos ♀ (na face inferior das estruturas em guarda-chuva estão incrustados gametângios ♀) e concetáculos (em forma de taça). [Fotografia do autor.]

megagametogénese»). A produção de esporos é um tipo de reprodução assexuada.

Em biologia, o termo esporo é empregado num leque alargado de células reprodutivas quiescentes, sem uma ancestralidade comum, de origem sexual ou não, geralmente resistentes a condições ambientais adversas, diferenciadas nos mais variados grupos de organismos. Fala-se em esporos de bactérias, fungos ou de algas zignematofíceas, por exemplo. A diversidade morfológica dos esporos sexuados e assexuados nos fungos é assombrosa e, por isso, essencial para a sua identificação. Embora questionável, é igualmente prática corrente qualificar como esporos as células resultantes de meiose nos seres haplônticos. Algumas plantas terrestres, além dos esporos procedentes de meiose – os **meiósporos** (*meiospores*) –, produzem esporos por mitose, *i.e.*, **mitósporos** (*mitospores*). A hepática talosa *Marchantia polymorpha* (Marchantiidae) diferencia mitósporos (= gemas) em estruturas especializadas em forma de taça conhecidas por **concetáculos** (volume II) (Figura 317).

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 da *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, esporofilo, esporos, gâmetas, esporângios e gametângios – e os processos – *e.g.*, fecundação, meiose, gametogénese e esporogénese – envolvidos na alternância de gerações, descritos ao pormenor pelos botânicos alemães na segunda metade do século XIX, foram entendidos como homólogos («Homologia e analogia. Princípio da homologia»), e comparados entre os grupos taxonómicos que compõem o reino Plantae. A perceção de uma origem evolutiva comum das estruturas e processos implicados na alternância de gerações permitiu o desenvolvimento de novos conceitos essenciais para a descrição detalhada da estrutura e da evolução dos ciclos de vida das plantas terrestres – *e.g.*, retenção dos gâmetas, retenção dos esporos, e retenção e redução do gametófito – a desenvolver no 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.



FIGURA 318
Wilhelm Hofmeister (1824-1877). Hofmeister era vendedor de pautas de música e botânico amador quando descobriu a alternância de gerações e que, nas angiospérmicas, a geração produtora de gâmetas está oculta no interior da flor. Não teve uma educação formal universitária, mas terminou a sua carreira como catedrático de botânica. [Wikimedia Commons.]

Como referi anteriormente, as plantas terrestres possuem um ciclo de vida haplodiplonte, no qual, sob o controlo da meiose e da fecundação, alternam duas gerações – gerações gametofítica e esporofítica – coincidentes com duas fases nucleares – fase haploide (n cromossomas) e fase diploide (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 na formação dos gâmetas, no interior dos gametângios ♂ e ♀. Todas as plantas terrestres são anisogâmicas: os gâmetas ♂ são pequenos, móveis nos grupos mais antigos; os ♀, maiores, ficam retidos no interior do gametófito ♀. A geração esporofítica começa no zigoto e termina nas células mãe dos esporos. Os 'briófitos' são homospóricos a ligeiramente heterospóricos[3]. Os espermatófitos (gimnospérmicas + angiospérmicas) e quatro[4] pequenas famílias de 'pteridófitos' atuais – Marsileaceae, Isoetaceae, Salviniaceae e Selaginellaceae – são heterospóricos, *i.e.*, produzem micrósporos e megásporos.

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



FIGURA 319
Gametófito *vs.* esporófito. **A)** Esporófito (visíveis cápsula e eixo) 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.]

2. CICLOS DE VIDA DAS 'PLANTAS DE ESPORULAÇÃO LIVRE'

Os 'briófitos' são o grupo mais antigo de plantas terrestres. As plantas invadiram a *terra firma* no Câmbrico Superior ou no Ordovícico inferior, há mais de 480 M.a. (Morris *et al.* 2018). Em condições naturais, a biomassa dos 'briófitos' é largamente dominada pelo gametófito: o esporófito resume-se a um esporângio (cápsula) e à seda que o suporta, de curta existência (Figuras 319-A e 320).

Nos 'pteridófitos' sucede o inverso: 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 a função fotossintética, ou alimentar-se saprofiticamente de matéria orgânica em decomposição com a colaboração de simbiontes fúngicos. O ciclo de vida é dominado pelo esporófito.

Nos 'briófitos', a meiose desenrola-se no interior da cápsula a partir da qual, após a maturação, se dispersam os esporos. Embora os 'briófitos' sejam homospóricos, mais de 50% dos musgos e cerca de ⅔ das hepáticas são dioicas, *i.e.*, produzem gametófitos unissexuais (Wyatt & Anderson 1984).

Os esporângios dos 'pteridófitos' diferenciam-se geralmente na base (*e.g.*, *Isoetes*, Lycopodiidae) ou na página inferior (*e.g.*, maioria das Polypodiidae) de folhas. Qualquer folha com esporângios é um **esporofilo**. Os esporângios inserem-se diretamente nos caules nos *Psilotum* (Ophioglossidae) e em estruturas de origem caulinar nos equisetófitos. Nos escassos grupos de 'pteridófitos' heterospóricos, megásporos e micrósporos dão origem a 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 ventre – parte basal, de maior diâmetro – um gâmeta ♀, a oosfera. Os gametângios ♂ – os **anterídios** – são globosos. Os anterídios maduros rebentam e libertam gâmetas ♂ flagelados e móveis – os **anterozoides**. Os 'briófitos' e os 'pteridófitos', assim como algumas 'algas verdes' (*e.g.*, Charophyta), apresentam um caso extremo de anisogamia, designado por **oogamia**, caracterizado pela presença de gâmetas ♀ muito maiores, e mais ricos em reservas do que os gâmetas ♂. As oosferas aguardam pelos gâmetas ♂ retidas no interior do gametófito. Em ambos os grupos, o movimento dos gâmetas ♂ e, implicitamente, a fecundação dependem da presença de água. Admite-se que a distância percorrida pelos gâmetas ♂ dos 'briófitos' e dos 'pteridófitos' é, em geral, diminuta. O zigoto forma-se no interior do arquegónio após o encontro dos gâmetas (fecundação). Nos 'briófitos', o esporófito «parasita» permanentemente o gametófito; nos 'pteridófitos', o esporófito torna-se rapidamente independente e supera em biomassa o gametófito.

A Figura 320 e a Figura 321 resumem o ciclo de vida de 'briófitos' e 'pteridófitos', respetivamente, tomando como modelos dois géneros cosmopolitas, *Polytrichum* (Polytrichaceae) e *Polypodium* (Polypodiaceae).

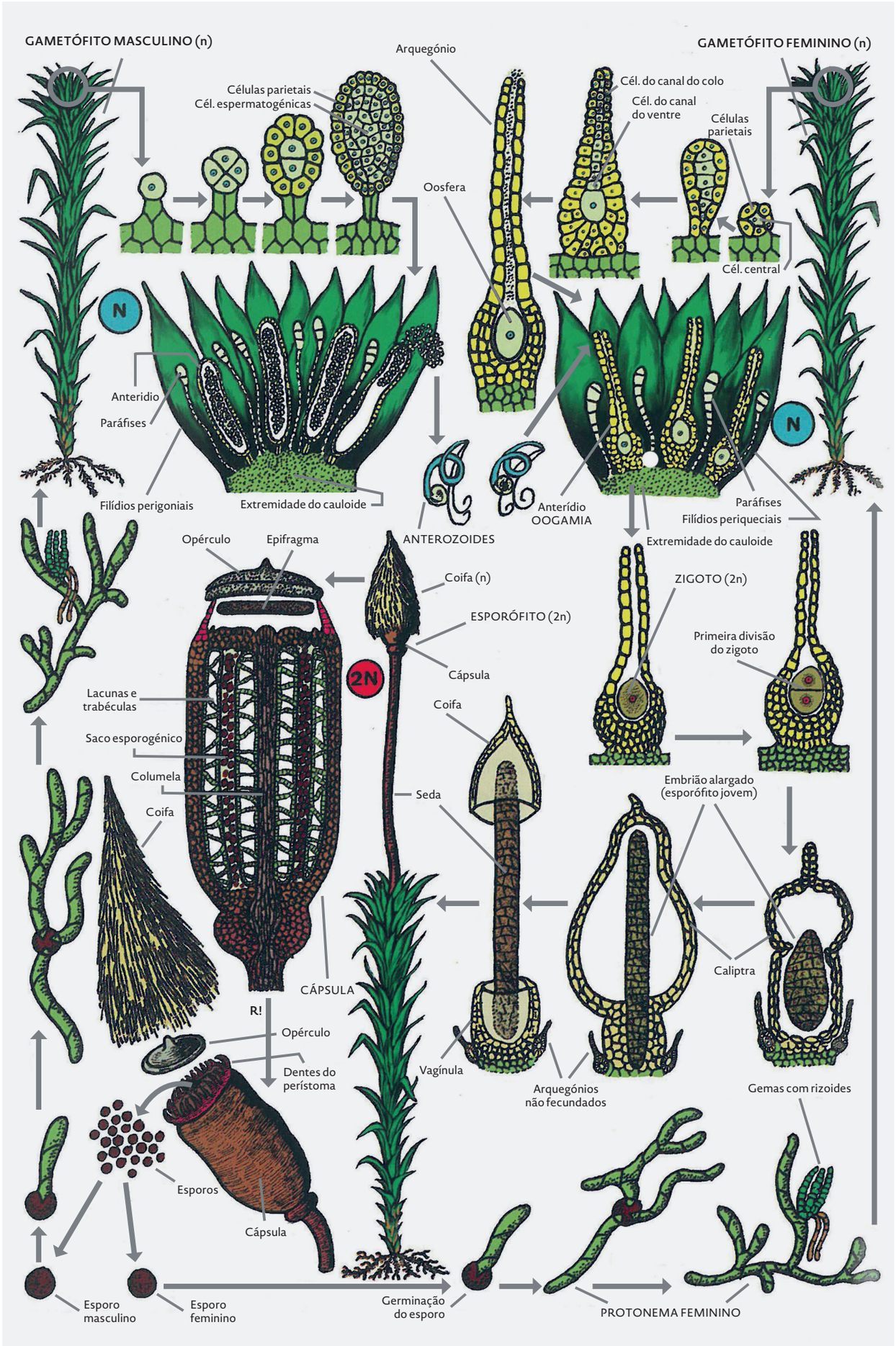
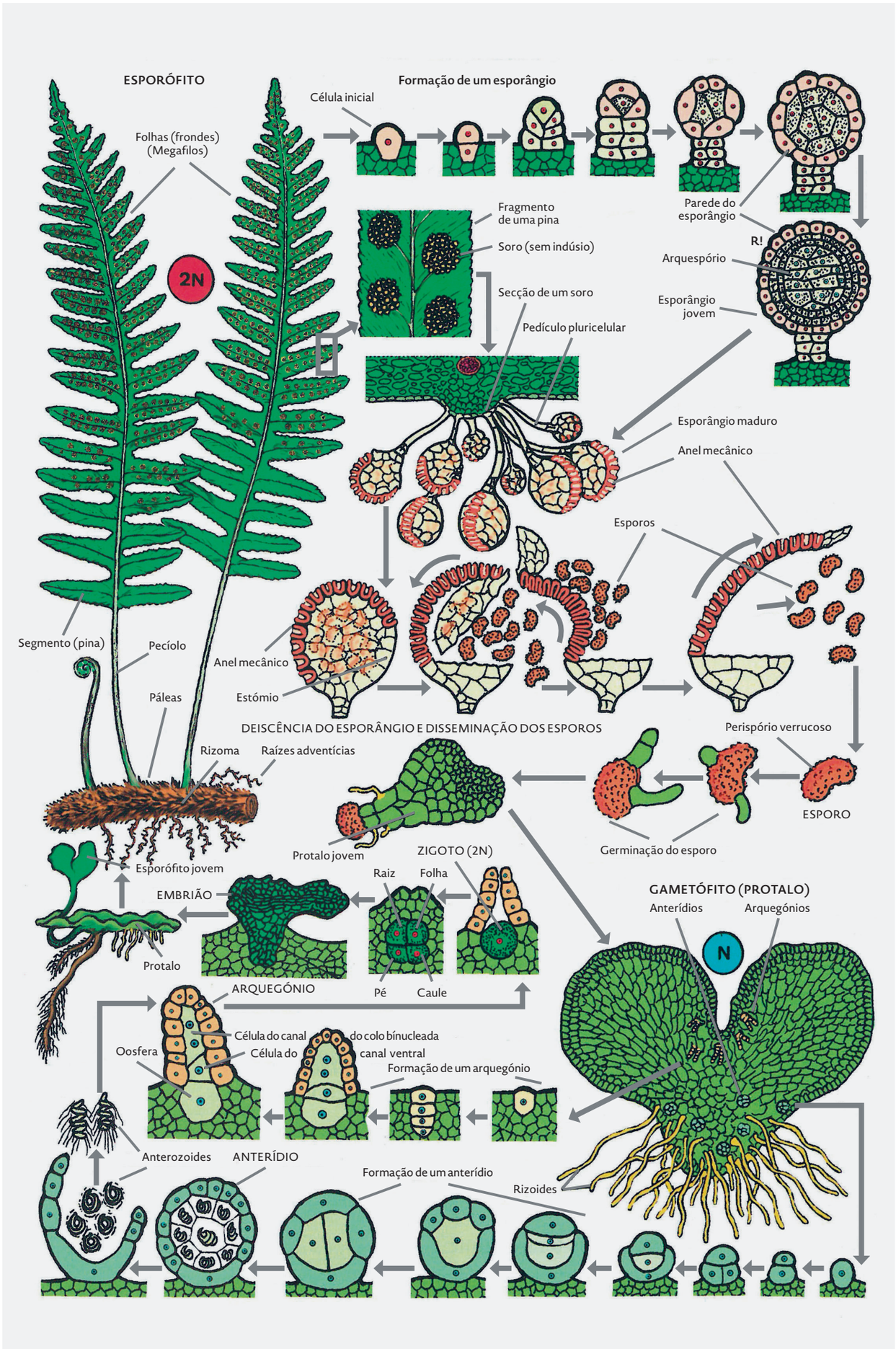


FIGURA 320
Ciclo de vida de um musgo dioico (*Polytrichum* sp., Polytrichaceae, Bryidae). Legenda: R! – meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha.]

FIGURA 321
Ciclo de vida de um feto homospórico (*Polypodium vulgare*, Polypodiaceae, Polypodiidae). Legenda: R! – meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha.]



3. CICLOS DE VIDA DAS PLANTAS COM SEMENTE

As gimnospérmicas e as angiospérmicas são espermatófitos, *i.e.*, plantas com semente. As primeiras gimnospérmicas evoluíram no final do Devónico (*ca.* 385 M.a.) (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 viveu 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 a nível reprodutivo e na estrutura do ciclo de vida. As acrogimnospérmicas e as angiospérmicas divergem há muito, muito tempo.

CICLO DE VIDA DOS ESPERMATÓFITOS ATUAIS: ESTUDO COMPARADO

As plantas com semente herdaram de uma gimnospérmica ancestral desconhecida características essenciais do seu ciclo de vida, entre as quais destaco: (i) o ciclo haplodiplonte com dominância acrescida do esporófito, (ii) a heterosporia, (iii) gametófitos unissexuais muito simplificados, a retenção do (iv) esporo ♀ (**endosporia**) e do (v) gametófito ♀ (**endoprotalia**) no interior de um primórdio seminal, (vi) o pólen, (vii) a independência da fertilização da água e, claro, (viii) a semente.

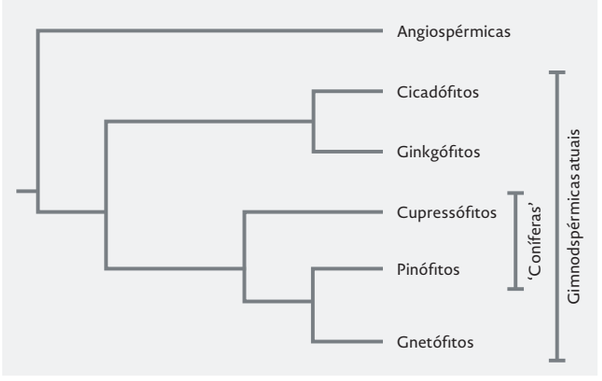


FIGURA 322
Relações evolutivas entre os 6 grandes grupos de plantas-com-semente. A posição dos gnetófitos não é consensual; a figura expressa uma das duas hipóteses com maior apoio molecular – a hipótese das gnepinas (*gnepine hypothesis*). *N.b.*: o ancestral comum das angiospérmicas e das acrogimnospérmicas é anterior à evolução das angiospérmicas; as angiospérmicas são substancialmente mais recentes do que as acrogimnospérmicas. [Filogenia baseada em Ran *et al.* (2018).]

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 a nível reprodutivo.

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

Etapa	Descrição
Esporogénese	Diferenciação de micrósporos e megásporos, no interior de sacos polínicos (microsporângios) e de primórdios seminais (megasporângios), respetivamente.
Gametogénese	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 o nucelo nas gimnospérmicas, e os tecidos do estilete nas angiospérmicas.
Fecundação (=fertilização)	Inclui a libertação dos gâmetas ♂ pelo tubo polínico e a fusão gamética.
Embriogénese	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, culminando este processo com a entrada num estado de quiescência ou dormência.

* Processo ausente nas 'plantas de esporulação livre'.

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

nas angiospérmicas. O primórdio seminal deve então ser entendido como um megasporângio tegumentado. A maior parte da bibliografia é menos precisa e confunde o megasporângio com o primórdio seminal. Sigo esta aproximação para não complexificar excessivamente o texto.

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

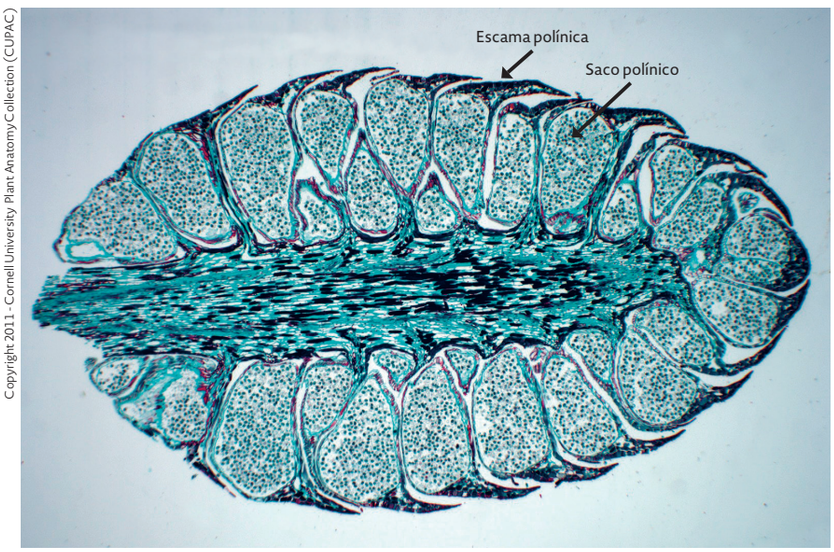
Os gametófitos das 'plantas de esporulação livre' têm uma vida terrestre autónoma, ainda que, por vezes, dependente de associações simbióticas com fungos. Nas plantas com semente, a sua diferenciação e manutenção dependem da geração esporofítica: antes da deiscência, o gametófito ♂ é sustentado pelos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

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

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

Após a polinização, as gimnospérmicas mais avançadas ('coníferas' e Gnetidae) e todas as angiospérmicas produzem um tubo polínico pluricelular que conduz os gâmetas ♂, *i.e.*, as **células espermáticas**, ao encontro da célula gamética ♀, a oosfera. Este processo de reprodução designa-se por **sifonogamia**. Os grupos mais antigos de gimnospérmicas – Ginkgoidae e Cycadidae – seguem um modelo de reprodução intermédio entre a oogamia e a sifonogamia, a chamada **sifonogamia imperfeita**: produzem um tubo polínico que rebenta na vizinhança dos arquegónios, libertando gâmetas ♂ flagelados (anterozoides), autónomos na sua deslocação ao encontro da oosfera. Supõe-se que a sifonogamia evoluiu de forma independente nas gimnospérmicas mais avançadas e nas angiospérmicas a partir de um ancestral com sifonogamia imperfeita.

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



Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

FIGURA 323
Estrutura do estróbilo ♂ das Pinaceae. Cone ♂ de *Pinus* sp. (Pinaceae). N.b.: sacos polínicos preenchidos com grãos de pólen inseridos na face adaxial de escamas polínicas. [Cortesia da Cornell University Plant Anatomy Collection.]

A fecundação determina a síntese do esporófito. Nos espermatófitos, o esporófito recém-diferenciado, *i.e.*, o **embrião**, desenvolve-se encapsulado no primórdio seminal fecundado, sendo alimentado pelo esporófito materno até à maturação da semente. As reservas nutritivas injetadas pelo esporófito materno na semente garantirão a sobrevivência do embrião até que este, depois da germinação e da emergência, dê origem a uma plântula autotrófica autónoma. A semente é um esporófito imaturo quiescente/dormente, com tecidos de reserva e envolvido por uma estrutura protetiva – o tegumento – com origem nos tegumentos do primórdio seminal. Como veremos, as sementes das gimnospérmicas e das angiospérmicas têm várias diferenças, sendo a mais relevante a ploidia do endosperma: haploide nas gimnospérmicas, triploide nas angiospérmicas.

Os espermatófitos dispersam-se em dois momentos muito precisos do seu ciclo de vida: enquanto pólen (**mobilidade do gametófito** ♂) ou semente (**mobilidade do esporófito imaturo**). Os grupos mais antigos de plantas terrestres ('briófitos' e 'pteridófitos') deslocam-se sob a forma de esporos (**mobilidade espórica**) e, de forma muito limitada, sob a forma de gâmetas ♂ (**mobilidade gamética**).

As gimnospérmicas são genericamente anemófilas e anemocóricas. As interações mutualistas com animais são secundárias e residuais. A diversidade das relações mutualistas com animais é um dos maiores trunfos evolutivos das angiospérmicas.

CICLO DE VIDA DAS 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 espécies (615). Os três grupos de «não coníferas» compreendem: 317 espécies de cicadófitos em 10 géneros repartidos por 3 famílias; um único ginkgófito (*Ginkgo biloba*); e 112 gnetófitos em três famílias monogenéricas (Ephedraceae, Welwitschiaceae e Gnetaceae).

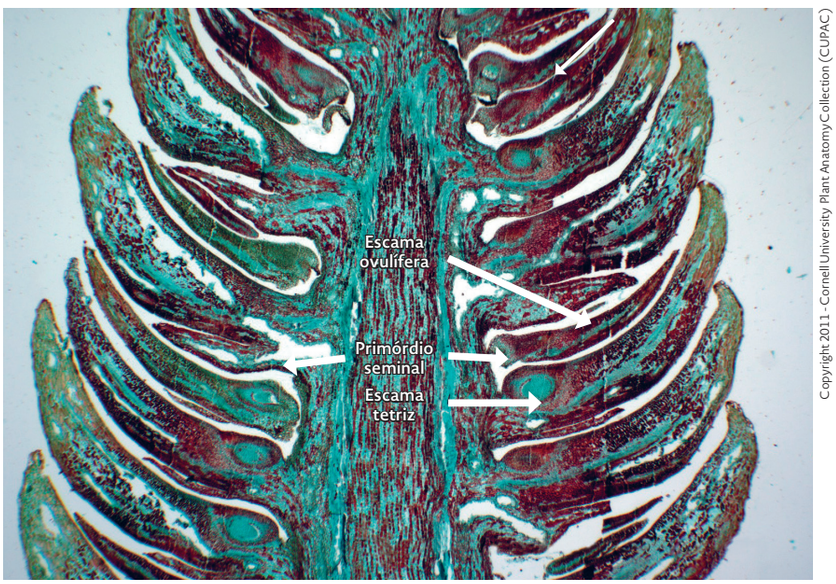
Órgãos de suporte, estruturas reprodutivas e estróbilos

Nas gimnospérmicas, os fenómenos relacionados com a reprodução sexuada decorrem em **estruturas reprodutivas**[5] (*reproductive structures*) unissexuais. As angiospérmicas têm um órgão especializado na reprodução sexual, originalmente hermafrodita: a flor. Nas gimnospérmicas monoicas, a condição mais frequente, cada indivíduo possui, em diferentes pontos da copa, estruturas reprodutivas ♂ e ♀; *e.g.*, pinheiros (*Pinus*, Pinaceae) e abetos (*Abies*, Pinaceae). Nas espécies dioicas, numa mesma população coexistem indivíduos ♂ e ♀; *e.g.*, ginkgo e *Taxus baccata* (Taxaceae) (Figura 335-A). Apesar dos *Pinus* – o género mais diverso de gimnospérmicas – serem monoicos, a dioicia é dominante. Nas espécies monoicas, para reduzir os riscos de autopolinização, as estruturas reprodutivas femininas estão inseridas nos ramos por cima (e a cotas mais altas) das estruturas masculinas (Niu *et al.* 2016).

Nas gimnospérmicas atuais, os **órgãos de suporte** surgem, salvo raras exceções, agregados. As estruturas reprodutivas unissexuais resultantes desta agregação designam-se genericamente por **estróbilo** (= **cone**; *strobil*, *cone*) (Figuras 323 e 324). Duas exceções: não são estróbilos as estruturas reprodutivas ♀ das Taxaceae e do *Ginkgo* (Figuras 335-A e 326).

Como explicarei no volume II, nas plantas com semente, o saco embrionário (gametófito ♀) resulta da germinação de um megásporo confinado pelas paredes do esporo (**endomegasporia**). Por seu turno, o gametófito ♀ fica retido (**endoprotalia** ♀) no interior do megasporângio (nucelo), sendo este uma elaboração evolutiva da parede de um esporângio. Como se não bastasse, o primórdio é envolvido por um ou dois tegumentos, o primeiro dos quais certamente de origem caulinar. A proteção crescente dos primórdios seminais e ou dos óvulos é uma tendência comum nas plantas e nos animais (Grant 1950).

Nas angiospérmicas ocorre ainda uma outra camada de proteção do gametófito ♀ e do gâmeta ♀: o carpelo. A solução encontrada nas gimnospérmicas é distinta porque o primórdio seminal (pelo menos, o micrópilo) tem de estar exposto ao exterior durante a polinização. Em grupos avançados como as araucariáceas,



Copyright 2011 - Cornell University Plant Anatomy Collection (CUPAC)

FIGURA 324
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.]

as 'coníferas' e as zamiáceas, o primórdio está inserido (parcialmente fundido) numa escama ou numa bráctea no âmbito de um estróbilo lenhoso e protetor. Esse mesmo estróbilo, já maduro, foi posteriormente aproveitado para proteger, e eventualmente auxiliar na dispersão da semente.

O termo **estróbilo** (*strobilus*) refere-se, originalmente, a estruturas reprodutivas em forma de cone constituídas por escamas ou brácteas, lenhosas na maturação, inseridas num eixo caulinar. Com este sentido, o termo é aplicado tanto às gimnospérmicas como a alguns fetos (*e.g.*, *Equisetum*). Na bibliografia atual, constata-se a tendência de aplicar o termo estróbilo a todas as estruturas reprodutivas que aglomeram órgãos de suporte de microsporângios e/ou de primórdios seminais. Por conseguinte, também a flor das angiospérmicas é um estróbilo, neste caso, geralmente bissexual.

Nas plantas com semente, o pólen forma-se e matura no interior de **sacos polínicos**. Nas gimnospérmicas, os sacos polínicos dispõem-se em grupos de 2-12 na face abaxial (inferior) de microsporofilos especializados – as **escamas polínicas** (Figuras 323 e 329-A). Estes órgãos de suporte estão, por sua vez, e em número variável, sempre organizados em **estróbilos ♂**. Os estróbilos ♂ da maioria das acrogimnospérmicas são simples (não ramificados) (Schulz *et al.* 2014).

Os primórdios seminais das gimnospérmicas atuais contactam diretamente com o exterior – não estão encerrados num pistilo como nas angiospérmicas. Consoante o grupo, os primórdios seminais das gimnospérmicas apresentam-se:

- Solitários, envolvidos por uma estrutura carnuda de origem foliar, nas Taxaceae (com exceções) (Figura 335-A);
- Aos pares (raramente solitários ou em grupos de três), na extremidade de um curto ramo fértil, no *Ginkgo* (Figura 326);
- Na margem de megasporofilos pouco modificados, aglomerados em estróbilos ♀ laxos (não compactos), em *Cycas* (Cycadaceae) (Figura 325-A,B);
- Em estróbilos ♀ congestos, geralmente lenhosos, de estrutura muito variável («Interpretação evolutiva do estróbilo feminino»; Figuras 325-C,D, 327-B,D, e 329-C,D).

Na maior parte das espécies atuais – excetuando *Cycas*, *Ginkgo* e a maioria das Taxaceae –, após a polinização, os primórdios fecundados cedo são envolvidos por estruturas várias provenientes do estróbilo ♀ que os isolam do exterior e protegem de agentes bióticos e abióticos (Figura 327).

A disseminação das gimnospérmicas faz-se sob a forma de semente ou de estróbilo com sementes inclusas («Frutificações e sementes»). No primeiro caso, o estróbilo já maduro tem de reabrir ao exterior para libertar as sementes.









FIGURA 325
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 ♂, respetivamente. [A e B) fotografia do autor; C e D) Moçambique, cortesia de Pedro Capela.]

Interpretação evolutiva do estróbilo feminino

A interpretação evolutiva do estróbilo ♀ nos cinco grandes grupos de acrogimnospérmicas é complexa e controversa. Embora não se tenha atingido uma interpretação de consenso, é hoje claro que os estróbilos, e respetivas componentes, nem sempre são homólogos.

Nas Cycadaceae (Cycadidae), a família de acrogimnospérmicas que retém mais características ancestrais (plesiomorfias), os primórdios seminais estão localizados na margem megasporofilos que mantêm uma morfologia foliar. Estes megasporofilos, por sua vez, agrupam-se no topo dos caules diferenciando um estróbilo ♀ laxo (Figura 325-A,B). Os primórdios seminais estão totalmente a descoberto antes da polinização, uma exposição que só tem equivalente no *Ginkgo*. Nas Zamiaceae, a família mais avançada da subclasse Cycadidae, os megasporofilos estão metamorfoseados em escamas lenhosas, organizadas em estróbilos semelhantes aos cones de algumas pináceas, com os primórdios seminais resguardados no seu interior (Figura 325-C). Os **estróbilos** ♀ dos cicadófitos dizem-se **simples** porque se circunscrevem a um eixo com folhas modificadas (megasporofilos) apensas – não são ramificados. Wang & Luo (2013) questionaram esta interpretação ao defenderem que o órgão de suporte de megasporângios nas cicas é, na realidade, um caule modificado.

O *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoidae) segue um modelo completamente distinto: as estruturas reprodutivas resumem-se a um ramo fértil bifurcado (ou trifurcado), com apenas 2(3) primórdios seminais na extremidade distal, em maior número em algumas espécies fósseis de ginkgófitos. Supõe-se que este ramo fértil resulte da simplificação de um estróbilo ♀.

No eixo do estróbilo ♀ das pináceas, a única família do clado dos pinófitos, inserem-se dois tipos de componentes: **brácteas (ou escamas) tetrizes**[6] (*bract*) e **escamas ovulíferas**[7] (*ovuliferous scale*) (Figuras 324 e 335-B,C). Cada bráctea tetriz axila uma escama ovulífera; na face adaxial de cada escama ovulífera repousam 2 primórdios seminais (Figura 335-B). O botânico sueco C. R. Florin (1894-1965) propôs que bráctea tetriz tem origem foliar – é uma bráctea –, sendo a escama ovulífera um caule modificado (Florin 1951). Portanto, o estróbilo ♀ das pináceas é um sistema de caules, i.*e.*, um **estróbilo composto**, muito simplificado, sem megasporofilos (Figura 328-A). O desenho e a dimensão relativa da bráctea e da escama são muito valorizados na segregação dos géneros de pináceas (Figura 335-C).



FIGURA 326
Estruturas reprodutivas ♀ de Ginkgo biloba (Ginkgoaceae, Ginkgoidae). N.*b.*: ramos férteis ♀ com dois primórdios seminais, inseridos na base de folhas em forma de leque. [Fotografia do autor.]

FIGURA 326



FIGURA 327
Estruturas reprodutivas de Pinaceae (Pinidae). A) Estróbilos ♂ de *Pinus pinaster* aglomerados em grande número ao longo de um ramo do ano. **B)** Estróbilo ♀ da mesma espécie pouco depois da polinização, com os primórdios seminais isolados do exterior em consequência do crescimento intercalar das escamas ovulíferas. **C)** Estróbilos ♂ de *Cedrus atlantica*, *n.b.*: separação das escamas polínicas e deiscência do pólen de cima para baixo. **D)** Na mesma espécie, estróbilos ♀; *n.b.*: grãos de pólen aderidos às escamas ovulíferas. [Fotografias do autor.]

Os cupressófitos são morfologicamente mais diversos do que os pinófitos. Comportam cinco famílias: Araucariaceae, Podocarpaceae, Sciadopityaceae, Cupressaceae (*inc.* Taxodiaceae) e Taxaceae. Na família das cupressáceas, a mais diversa do grupo, as escamas ovulíferas estão reduzidas a uma pequena protuberância (invisível nas frutificações maduras) nos géneros basais (em parte das antigas taxodiáceas, *e.g.*, *Sequoia* e *Cryptomeria*). Este resquício evolutivo desaparece por completo nos grupos mais avançados da família (Cupressaceae *s.str.*). Em ambos os casos, os estróbilos ♀ são constituídos por um eixo, por vezes muito curto, revestido por **brácteas**, homólogas das brácteas tetrizes dos pinófitos – de natureza foliar, portanto (Figura 330). Estas brácteas são **férteis**[8] ou **estéreis** (*fertile vs. sterile bracts*) consoante suportem, ou não, primórdios seminais[9]. Por sua vez, as brácteas podem ser lenhosas (*e.g.*, *Cupressus* e *Chamaecyparis*) ou carnudas (*e.g.*, *Juniperus*), numa adaptação à dispersão por animais. Nas antigas taxodiáceas, os primórdios estão localizados na axila ou na base das brácteas: as brácteas são férteis (Tomlinson & Takaso 2002). Nas cupressáceas mais evoluídas (*e.g.*, *Cupressus*), os primórdios seminais inserem-se, em várias camadas, diretamente no eixo dos estróbilos: as brácteas são estéreis (Figura 329-B). Conclui-se, então, que os estróbilos ♀ são compostos (ramificados) nas antigas taxodiáceas, e secundariamente simples nas Cupressaceae *s.str.* Nas Araucariaceae, uma família basal de cupressófitos de grande importância no Sul da América do Sul, os estróbilos ♀ têm apenas brácteas férteis, na superfície das quais se inserem os primórdios seminais (Conway 2013).

Os estróbilos ♀ das pináceas e das cupressáceas mostram, então, uma morfologia distinta (Figura 328) e, provavelmente, nem sequer partilham uma ancestralidade comum. Alguns autores estendem o conceito de megasporofilo às brácteas férteis das cupressáceas e outras famílias de cupressófitos, outros consideram que não há evidências destas estruturas nas gimnospérmicas atuais. O debate continua. Para evitar inconsistências, só aplico o termo megasporofilo aos cicadófitos.

A tendência para a simplificação do estróbilo ♀ ocorreu de forma independente em várias linhagens de 'coníferas'. O estróbilo dos *Juniperus* tem 1 a poucos primórdios. As Podocarpaceae, uma família com alguma expressão na África tropical, têm apenas um órgão de suporte de primórdios seminais homólogo da escama ovulífera das pináceas – o **epimácio** (*epimatium*) –, por baixo do qual se insere um número variável de brácteas estéreis, algumas das quais carnudas (Conway 2013; Figura 332). As Taxaceae, uma família avançada de cupressófitos, são

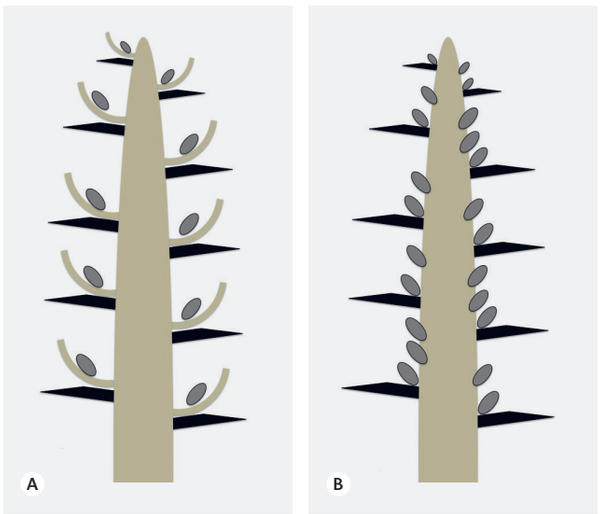


FIGURA 328
Representação diagramática do estróbilo ♀ composto e secundariamente simples nas coníferas (em corte longitudinal). **A)** Estróbilo ♀ composto de Pinaceae. **B)** Estróbilo ♀ secundariamente simples de Cupressaceae *s. str.*; brácteas em negro. As estruturas caulinares em castanho; em negro, estruturas foliares; primórdios seminais em cinzento. [Original.]



FIGURA 329
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 335-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 335-E). [Fotografias do autor.]

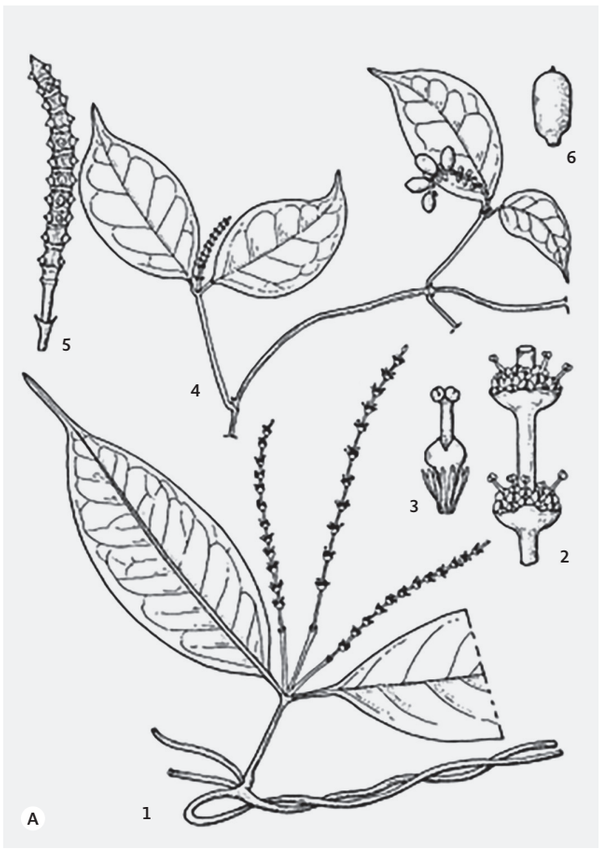
um caso extremo de simplificação do estróbilo ♀: por exemplo, nos teixos (*Taxus*), diferenciam-se primórdios seminais solitários encapsulados por um arilo, na extremidade de ramos curtos.

Os estudos filogenéticos mostram que os ancestrais das Taxaceae, assim como os do *Ginkgo*, tinham estróbilos complexos. Por essa razão, muitos autores preferem designar as suas estruturas reprodutivas por estróbilo. Assim sendo, todas as estruturas reprodutivas das gimnospérmicas, femininas ou masculinas, são estróbilos.

O grupo mais derivado das acrogimnospérmicas, os gnetófitos, reparte-se por três famílias de plantas dioicas (com exceções) de morfologia díspar. Os gnetófitos têm estróbilos compostos unissexuais, que não serão aqui discutidos ao pormenor (Figura 331). Pontualmente, algumas espécies de *Gnetum* (Gnetaceae) produzem estróbilos bissexuais funcionalmente ♂ constituídos por anéis com vários verticilos de microsporofilos distalmente rematados por verticilos de primórdios seminais estéreis. A gota de polinização dos primórdios estéreis evoluiu numa recompensa açucarada para insetos polinizadores (Figura 331-B; Endress 1996). A tendência para aproximar os esporângios ♀ e ♂, embora sem a



FIGURA 330
Natureza foliar das brácteas do estróbilo ♀ das Cupressaceae: gálbulos teratogénicos de *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae, Cupressidae). O meristema que deu origem a este gálbulo reverteu a uma condição vegetativa depois de diferenciar as brácteas estróbilo ♀. Provavelmente, manteve-se funcional até que a morte programada das células do estróbilo maduro interrompessem as suas conexões vasculares com o ramo onde se insere. [Ilha S. Miguel, Açores; fotografia do autor.]





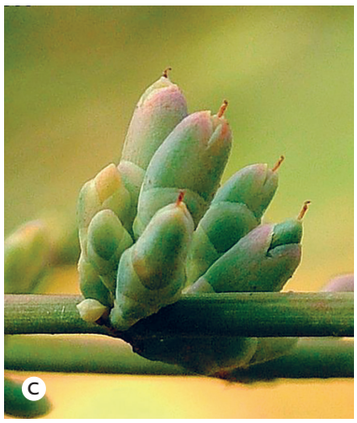




FIGURA 331
Estruturas reprodutivas dos gnetófitos. A) *Gnetum africanum* (Gnetaceae): 1 e 4 – hábito; 2 – pormenor do estróbilo ♂; 3 – microsporofilo com várias brácteas na base; 5 – estróbilo ♀, 6 – semente. **B)** *Gnetum gnemon*: estróbilo ♂ com verticilos de microsporofilos encimados por verticilos de primórdios seminais estéreis que, apesar de tudo, produzem gota de polinização (visíveis na figura). **C)** *Ephedra fragilis* subsp. *fragilis* (Ephedraceae): pormenor de estróbilo ♀ com primórdios seminais revestidos com brácteas; a hipótese de que as peças bracteolares de uma gnetácea estão na origem do perianto é tentadora, mas falsa (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.]

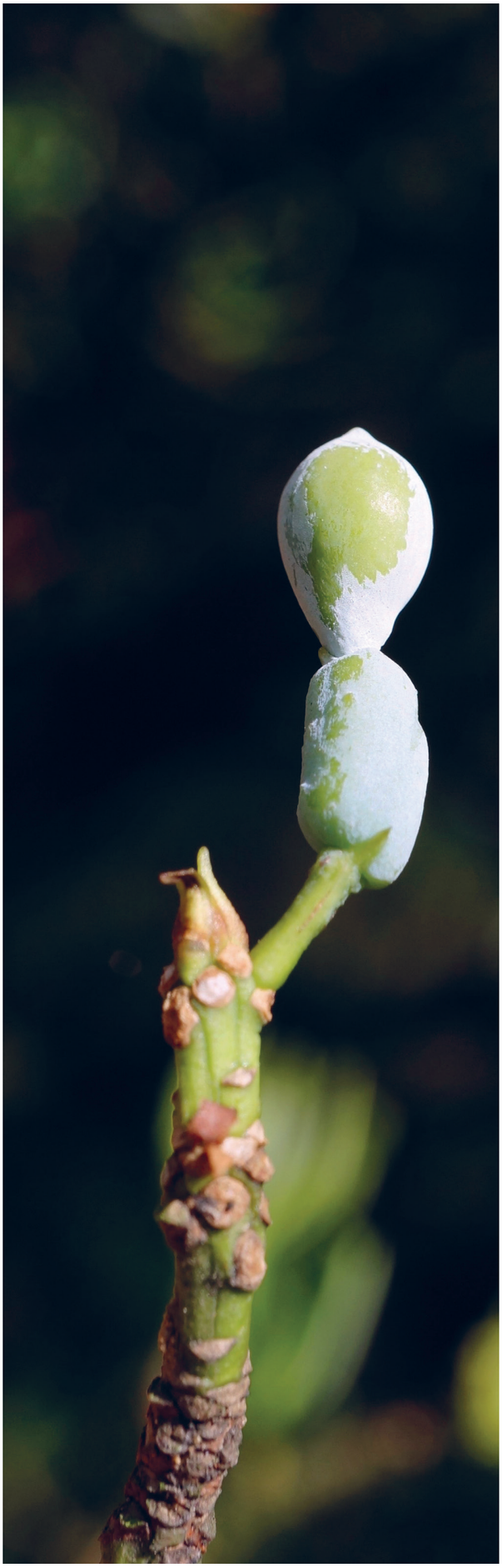


FIGURA 332
Cone ♀ de Podocarpaceae (Pinidae). Cone maduro de *Podocarpus angustifolius*, uma árvore endémica de Cuba. O cone das podocarpáceas tem geralmente apenas 1 primórdio; cada primórdio está envolvido por uma escama ovulífera carnuda, o epimácio. Algumas brácteas situadas na base do cone são carnudas na maturação, muitas vezes vermelhas, para atraírem dispersores. [Fotografia do autor.]

criação de verdadeiros estróbilos bissexuais, repete-se nas Welwitschiaceae (Endress 1996). Os estróbilos ♀, porém, têm sempre e apenas verticilos de primórdios seminais. Nos gnetófitos, tanto as estruturas de suporte dos sacos polínicos como os primórdios seminais têm na base brácteas formando uma estrutura análoga a um perianto (Kubitzki 1990).

As múltiplas convergências evolutivas dos gnetófitos com as angiospérmicas – as flores são um estróbilo bissexual – foram durante quase um século uma fonte de equívocos. Entretanto, a genética mostrou que os gnetófitos, ao contrário do que supunha, não são evolutivamente próximos das angiospérmicas (Ran *et al.* 2018).

Pólen e primórdios seminais

A morfologia do pólen das gimnospérmicas é muito variável. O pólen tem um sulco no *Ginkgo* e nas Cycadiidae, e é esférico e sem aberturas nas Cupressaceae (Cupressidae). Nas podocarpáceas e na maioria das pináceas, o pólen apresenta **sacos aeríferos** (*saccus*), com duas funções (Figura 333). Por um lado, facilitam a dispersão pelo vento. Funcionam ainda como boias: mantêm o grão de pólen na superfície da gota de polinização, agilizando o seu movimento em direção aos sacos embrionários quando a gota é reabsorvida (Lunau 2002). Nas pináceas, o número de sacos aeríferos varia de 1 a 3: as *Tsuga* têm 1 saco e os géneros *Abies*, *Picea* e *Pinus* 2 (**pólen bissacado**, por exemplo [Armstrong & Brasier 2005]). No ponto «Pólen» foi feita uma análise comparativa da estrutura da esporoderme de angiospérmicas e gimnospérmicas.

O primórdio seminal das gimnospérmicas tem um único tegumento e um espesso nucelo diploide (2n) que será consumido durante a formação da semente. O primórdio das Gnetidae está envolvido por uma ou duas estruturas de origem bracteolar que funcionam como outros tantos tegumentos (Kubitzki 1990). Numa das extremidades do primórdio seminal das gimnospérmicas existe uma abertura para o exterior – o **micrópilo** – por onde penetra, diretamente, o grão de pólen. Entre o tegumento e o nucelo desenvolve-se uma pequena câmara: a **câmara polínica**. O nucelo envolve com várias camadas de células o saco embrionário que têm de ser vencidas pelo tubo polínico para ocorrer fecundação.

Os gametófitos das gimnospérmicas, e em particular o megagametófito, têm mais células e são mais complexos do que os gametófitos das angiospérmicas. A variação destas estruturas entre e dentro das 5 subclasses de gimnospérmicas é assinalável.

Polinização e fecundação

O ciclo de vida das plantas do género *Pinus* é, muitas vezes, erradamente assumido como referência para todas as gimnospérmicas (Figura 333). É importante

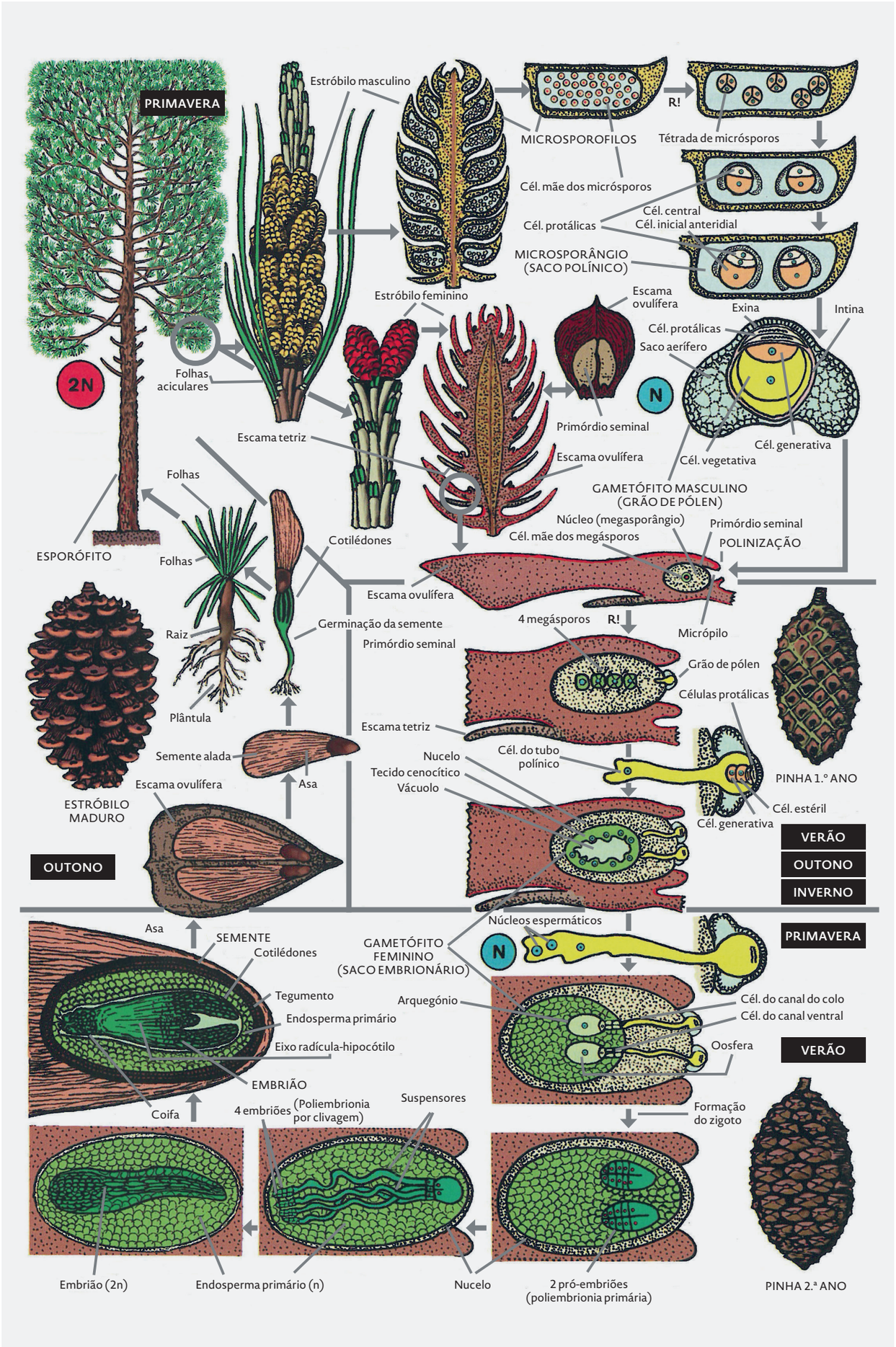


FIGURA 333
Ciclo de vida das gimnospérmicas (*Pinus pinaster*, Pinaceae, Pinidae). Nomenclatura das células do gametófito ♂ de acordo com Fernando *et al.* (2009). Legenda: R! – meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha.]

ter presente que, embora monofiléticas, as gimnospérmicas atuais são um grupo heterogéneo e muito antigo de plantas com semente, anterior à emergência das plantas com flor, com clados que divergem entre si há centenas de milhões de anos. Nos parágrafos que se seguem, resumo algumas das diferenças no ciclo de vida que separam os cinco grandes grupos de gimnospérmicas atuais: Cycadidae, Ginkgoidae, Cupressidae, Pinidae e Gnetidae. Mas antes de começar, recomendo uma leitura atenta da Figura 333.

Os grãos de pólen (n) diferenciam-se por meiose e em grande número a partir de microsporócitos (2n), no interior de sacos polínicos. Nas angiospérmicas, o micrósporo sofre duas mitoses, o pólen é libertado com 2 ou 3 células, e, no ato da fecundação, o gametófito ♂ tem 3 células. As contas são mais complexas nas gimnospérmicas porque o gametófito ♂, pelo menos no momento da fecundação, é menos reduzido do que nas angiospérmicas. O pólen é libertado com 1 a 5 células, com a exceção das podocarpáceas que pode ultrapassar as 40 células. O grão de pólen das Taxaceae tem uma célula; para todos os efeitos, é um micrósporo, caso único entre as plantas com semente (Anderson & Owens 2000). No momento da libertação dos gâmetas, às portas dos arquegónios, o microgametófito maduro tem, por exemplo, 3 células nas Cupressaceae, 4 nas Taxaceae, 5 nas Cycadidae, 6 no Ginkgo e nas Pinaceae, e dezenas nas Podocarpaceae (Fernando *et al.* 2009). Ao invés das angiospérmicas, os especialistas reconhecem no gametófito das gimnospérmicas (exceto nas cupressáceas) resíduos do protalo (1 ou 2 células protaliais) e do anterídio (1 célula anteridial). Como nas angiospérmicas, ocorre uma célula do tubo e uma célula generativa que dará origem, depois da polinização, a 2 gâmetas (com raras exceções) (Fernando *et al.* 2009).

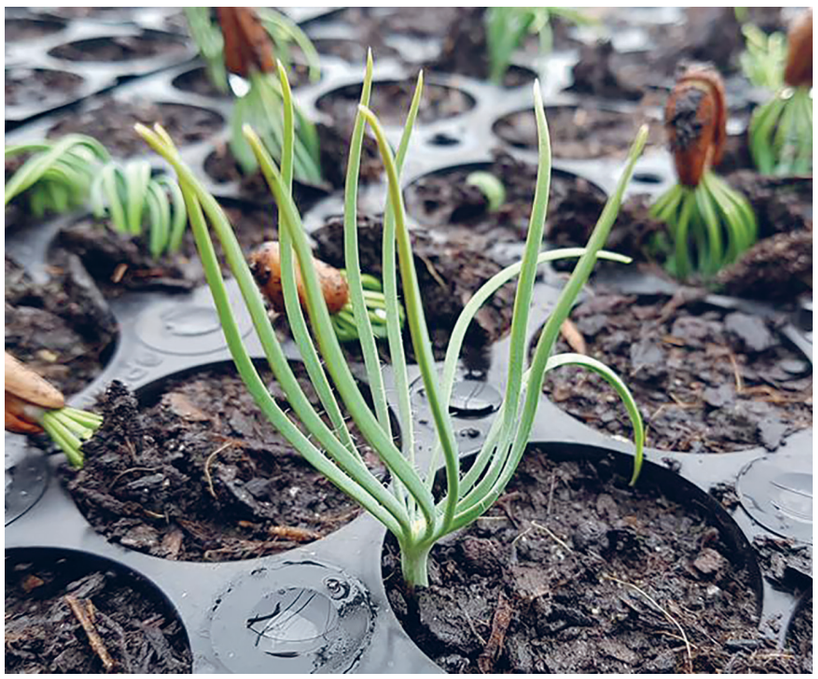


FIGURA 334
Cotilédones nas gimnospérmicas. Plântula de pinheiro-bravo com 11 cotilédones. [Cortesia de Nuno Gomes.]

Ao contrário das angiospérmicas, nas gimnospérmicas a diferenciação de megasporócitos (2n) depende do estímulo da polinização: é posterior à polinização. O megasporócito gera, por meiose, 4 megásporos (n), um dos quais, o mais afastado do micrópilo, germina e dá origem ao gametófito ♀. O gametófito ♀ das gimnospérmicas contém milhares de células e múltiplos arquegónios: 2-5 nas 'coníferas', geralmente em maior número nas Ginkgoidae e Cycadidae, e 1-3 em *Ephedra*, o mais basal dos 3 géneros de Gnetidae (Fernando *et al.* 2009). Curiosamente, as células do gametófito ♀ das Ginkgoidae são clorofiladas. Cada arquegónio tem à sua custódia uma oosfera. O desenvolvimento de arquegónios não é claro em dois géneros de Gnetidae: *Welwitschia* (Figura 7) e *Gnetum*, como, aliás, acontece nas angiospérmicas (Carmichael & Friedman 1995).

Os grãos de pólen são transportados pelo vento (polinização anemófila), sendo diretamente capturados pelos primórdios seminais, que, para o efeito, secretam para o exterior do micrópilo uma **gota de polinização** (Figura 327-A,B,C), visível a olho nu[10]. Nas 'coníferas', a conjugação de ramos, folhas e estróbilos gera movimentos do ar que conduzem os grãos de pólen em direção ao micrópilo dos primórdios seminais (Niklas 1984). As Cycadidae e as Gnetidae são secundariamente polinizadas por insetos. Em algumas espécies destes dois grupos, a gota de polinização funciona como recompensa alimentar.

Os açúcares dissolvidos na gota de polinização reduzem as perdas de água por evaporação e, ao aumentarem a viscosidade do líquido, diminuem a probabilidade da gota se soltar dos primórdios pela ação direta do vento e da agitação dos ramos (Lunau 2002). Ainda assim, a folhagem dos *Chamaecyparis* e *Cupressus* fica pegajosa pela acumulação de gotas destacadas dos primórdios seminais no período da polinização. Os grãos de pólen afundam-se na gota de polinização ou são arrastados quando esta é absorvida, e entram no primórdio. Em seguida, a porção da gota exposta ao exterior seca e sela o micrópilo, ficando o microgametófito protegido no interior da câmara polínica (Chamberlain 1935), num ambiente mais ou menos assético pela ação de proteínas antimicrobianas dissolvidas na gota de polinização (Poulis *et al.* 2005).

No interior da câmara polínica, o pólen germina na superfície do nucelo, rompe a exina e diferencia um tubo polínico. O tubo penetra o nucelo intercelularmente ao mesmo tempo que o gametófito vive uma sequência de mitoses que desembocam na formação dos gâmetas. O tubo tem de vencer 0,1-3 mm de espessura de nucelo, algo que não acontece nas angiospérmicas (Williams 2008). O tubo polínico das gimnospérmicas mantém uma continuidade citoplásmica entre a sua extremidade e o grão de pólen, por essa razão é muito mais curto do que o tubo das angiospérmicas (Fernando *et al.* 2009). No tubo polínico das angiospérmicas diferenciam-se,

a cada passo, tampões de calose (uma proteína) que mantêm as células espermáticas sequestradas na extremidade distal do tubo e que permitem que estes atinjam comprimentos assinaláveis (Lord 2000).

Nas Ginkgoidae e nas Cycadidae, o tubo polínico rompe-se na proximidade dos arquegónios: cada tubo polínico liberta dois gâmetas flagelados (anterozoides) que nadam ao encontro das oosferas (sifonogamia imperfeita). A observação de gâmetas ♂ flagelados estabeleceu uma conexão evolutiva entre 'pteridófitos' e gimnospérmicas, sendo considerada uma das mais importantes descobertas botânicas do século XIX. Nas Cupressidae, Pinidae e nas Gnetidae, i.e., no grosso das gimnospérmicas, o tubo polínico coloca as células espermáticas em contacto direto com as oosferas (sifonogamia). No ginkgo, entre a polinização e a fecundação medeiam 4-5 meses, caindo em seguida os primórdios ao solo (Treici 2007). Este intervalo ronda os 6-12 meses nas Cycadidae, e 3 meses a 24 meses nas 'coníferas' (Singh 1978 cit. Williams 2009). Nas Gnetidae é tudo muito rápido: apenas 1 semana em *Gnetum* e 10-36h em *Ephedra* (Fernando *et al.* 2009). Cada oosfera é fecundada por um núcleo espermático. Em dois géneros de Gnetidae – *Gnetum* e *Ephedra* – foi descoberto um esboço de dupla fecundação permanecendo, de qualquer modo, o endosperma haploide, como nos restantes grupos de gimnospérmicas (Carmichael & Friedman 1995, Friedman 2014).

A existência de múltiplos arquegónios gera mais de um embrião por megagametófito (**poliembrionia simples**; *simple polyembryony*) e, implicitamente, em cada primórdio seminal. Este fenómeno é quase universal nas gimnospérmicas. Sobretudo em alguns géneros de Pinaceae, ocorre frequentemente um outro tipo de embrionia, a **poliembrionia por clivagem** (*cleavage polyembryony*), quando um embrião se cinde em vários outros. Em *Pinus*, é comum a formação de 8 embriões. Em ambos os sistemas, geralmente, apenas um embrião sobrevive – as sementes maduras de gimnospérmicas raramente contêm mais de um embrião.



FIGURA 335
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 excertas na axila das quais se inserem escamas ovulíferas arredondadas, cada uma com duas sementes apensas (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 bacifornes de sabina-das-praias (*Juniperus turbinata*, Cupressaceae). [Fotografias do autor.]

Não se conhecem nas gimnospérmica sistemas de autoincompatibilidade pré-zigótica (antes da fecundação) nem um sistema de seleção de gâmetas (competição de tubos polínicos no estilete) similar ao das angiospérmicas («Sistemas de autoincompatibilidade», «Competição do pólen. Seleção de gâmetas»). Foi proposto que a embrionia simples funciona como um mecanismo de seleção (pós-zigótico) da melhor descendência (Zavada & Taylor 1986). Este sistema de triagem atua enquanto os embriões são pequenos, mas, ainda assim, é menos eficiente do que os sistemas pré-zigóticos das angiospérmicas e tem custos energéticos superiores para a planta maternal.

As reservas nutritivas das sementes de gimnospérmicas resumem-se a um **endosperma primário** haploide, formado antes da fecundação, constituído por tecido gametofítico (haploide) de origem maternal (células haploides do saco embrionário). O endosperma primário é um gametófito ♀ muito modificado, uma estrutura sem paralelo das angiospérmicas. Nas Ginkgoidae e nas Cycadidae, o primórdio seminal atinge a dimensão da semente depois da polinização, mas ainda antes da fecundação. Este investimento envolve grandes riscos porque o primórdio pode abortar e deitar a perder todo o investimento em matéria e energia. As 'coníferas' (Cupressidae + Pinidae) são mais eficientes porque o crescimento dos primórdios ocorre após a fecundação, e são capazes de realocar parte da energia dos primórdios não fecundados. As angiospérmicas otimizaram este processo porque só começam a acumular reservas no endosperma se a fecundação for bem-sucedida.

O intervalo entre a polinização e a maturação das sementes ronda 1 ano na grande maioria das gimnospérmicas. Um pouco menos no ginkgo (Treici 2007). Em algumas *Cycas* (Cycadidae), estende-se por 2,5 anos (Pant 2002). As sementes dos pinheiros (*Pinus*) amadurecem em 2 (*e.g.*, pinheiro-bravo) ou 3 anos (*e.g.*, pinheiro-manso). É frequente as sementes caírem ao solo ainda imaturas (*e.g.*, ginkgo, cicas e *Gnetum*). Como vimos, as angiospérmicas reproduzem-se com enorme rapidez. No ginkgo e nas Cycadidae, ao contrário das 'coníferas', as sementes não se desidratam – são recalcitrantes. As sementes das gimnospérmicas geralmente têm dois cotilédones (numerosos em *Pinus*; Figura 334) e são ricas em lípidos e proteínas.

Frutificações e sementes

As sementes do ginkgo (*Ginkgo biloba*, Ginkgoaceae) e dos teixos (*Taxus*, Taxaceae) diferenciam-se sem proteção estrobilar. As sementes de ginkgo têm uma sarcotesta espessa de odor desagradável – por essa razão, se evitam as árvores ♀ nas plantações urbanas da espécie. Os ginkgos foram certamente dispersos por dinossáurios no Mesozoico e pela megafauna pleistocénica (Del Tredici 1989). Hoje em dia, o *G. biloba*, a única espécie atual da família (e da subclasse), depende do homem para se dispersar (antropocoria). Nos teixos (*Taxus*, Taxaceae), as sementes surgem envolvidas por uma estrutura carnuda, comestível (embora a semente seja tóxica mortal) que atua como recompensa na dispersão endozoocórica (Figura 335-A). Esta estrutura tem origem foliar – resulta da fusão de duas folhas – não cabendo, num sentido estrito, no conceito de arilo (Dörken *et al.* 2019).

Designa-se por **frutificação** (Figura 335) o estróbilo ♀ maduro, mono ou plurispérmico, das gimnospérmicas. O fruto, num sentido estrito, resulta do desenvolvimento de um ovário após a fecundação: o fruto é exclusivo das angiospérmicas. As frutificações são, portanto, análogas (e não homólogas) aos frutos das plantas com flor.

Nas 'coníferas' com estróbilos ♀[11] reconhecem-se dois tipos de frutificações:

- **Gálbulos** (= **gálbulas**) – estróbilo de forma globosa com brácteas, normalmente, peltadas (em forma de guarda-chuva) inseridas mais ou menos no mesmo ponto; *e.g.*, frutificações dos ciprestes (*Cupressus*, Cupressaceae). Com um tipo particular: **gálbulos baciformes** – gálbulos de brácteas carnudas, semelhantes a uma drupa, característico dos zimbros (*Juniperus*, Cupressaceae) e das Podocarpaceae;
- **Pinhas** – estróbilo de forma alongada com escamas ovulíferas (*e.g.*, pinhas de pinheiro [*Pinus*, Pinaceae]) ou brácteas (*e.g.*, araucárias [*Araucaria*, Araucariaceae]) inseridas num eixo.

A dispersão das 'coníferas' faz-se, sobretudo, sob a forma de semente a partir de estróbilos deiscentes. Nos *Abies* e nos *Cedrus*, os estróbilos maduros desintegram-se, libertando-se, em simultâneo, as escamas ovulíferas e as sementes. Nas outras espécies, as escamas ou brácteas do estróbilo abrem na maturação para que a semente possa ser arrastada pelo vento. Algumas frutificações de gimnospérmicas são **serotinas**, *i.e.*, abrem e dispersam as sementes em resposta a um estímulo externo, concretamente pela ação do fogo, como acontece com os cones de pinheiro-bravo (Tapias *et al.* 2001). As *Araucaria*, *Agathis*, *Pinus*, *Cedrus*, *Truga*, *Abies* e *Picea* e tantos outros géneros de coníferas têm sementes aladas, com uma asa resultante da expansão lateral do tegumento.

Nas 'coníferas' de frutificações carnudas dispersa-se a frutificação com sementes inclusas pela intervenção de dispersores animais (zoocoria); *e.g.*, *Juniperus* (Cupressaceae), *Cephalotaxus* (Taxaceae) e nas Podocarpaceae. Estruturas carnudas de origem foliar de ajuda à dispersão zoocórica ocorrem também nos gnetófitos dos géneros *Ephedra* e *Gnetum* (a *Welwitschia mirabilis* é anemocórica). As sementes dos cicadófitos têm uma sarcotesta, sendo a sua dispersão realizada por mamíferos ou flutuantes na água (hidrocoria) (Dehgan & Yuen 1983).

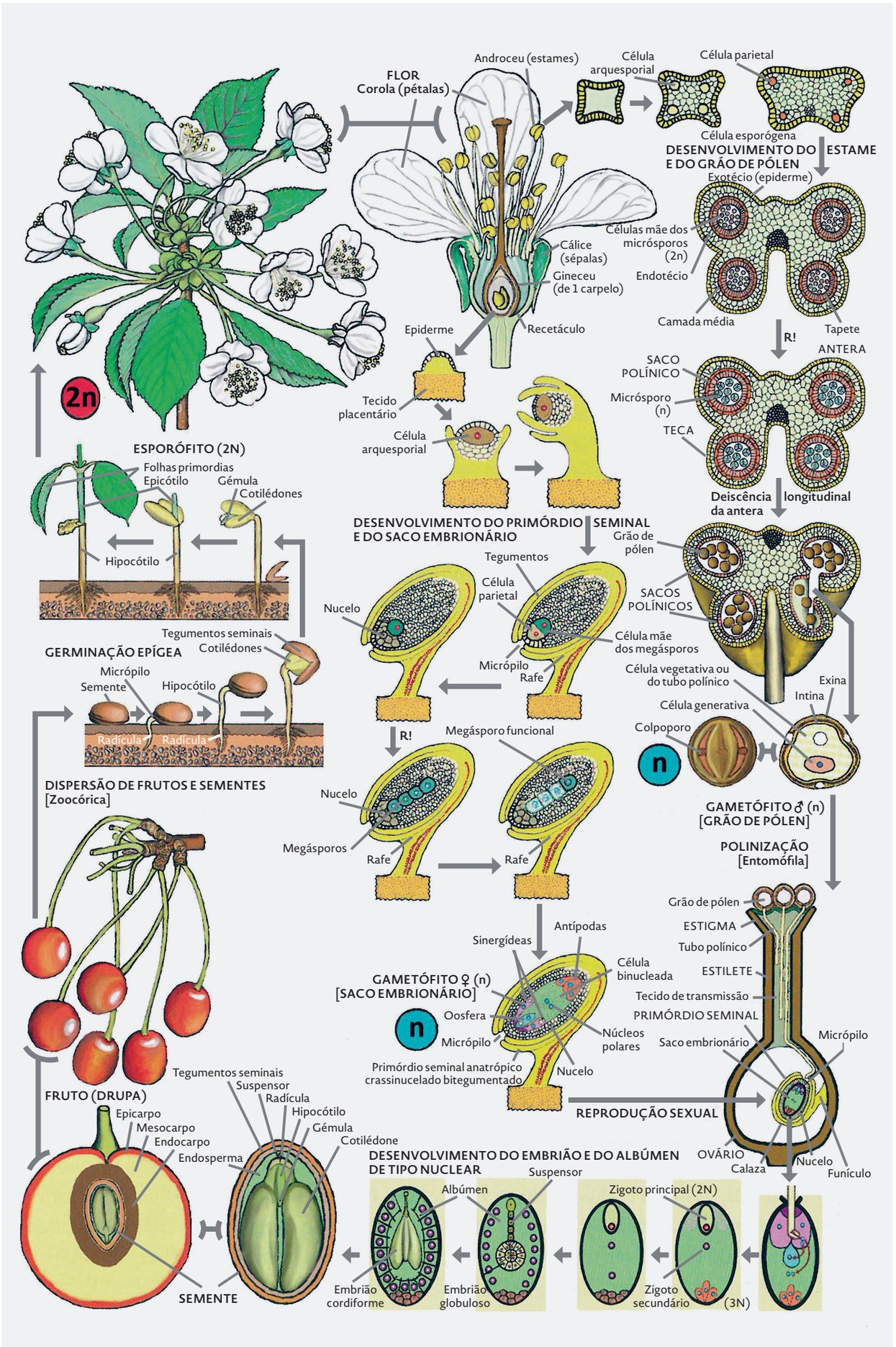


FIGURA 336
Ciclo de vida das angiospérmicas (*Prunus avium*, Rosaceae). Legenda: R! – meiose. [Tradução e adaptação autorizada de um original de Tomás Dias González, Univ. Oviedo, Espanha.]

CICLO DE VIDA DAS ANGIOSPÉRMICAS

O ciclo de vida das angiospérmicas está explicitado na Figura 336 e Figura 337. As estruturas foram apresentadas nas secções «Androceu», «Pólen», «Gineceu» e «Primórdio seminal», os processos envolvidos foram escalpelizados no primeiro ponto do capítulo «Reprodução sexuada nas angiospérmicas». Insisto apenas na assinalável simplificação dos gametófitos das angiospérmicas frente aos gametófitos das gimnospérmicas, e nessa enorme novidade evolutiva que é a dupla fecundação. Este processo envolve dois gâmetas ♂ e duas singamias (Figura 337). A fusão de um núcleo espermático com a oosfera dá origem ao zigoto, o outro gâmeta fecunda a célula central (n+n) formando-se um endosperma triploide.

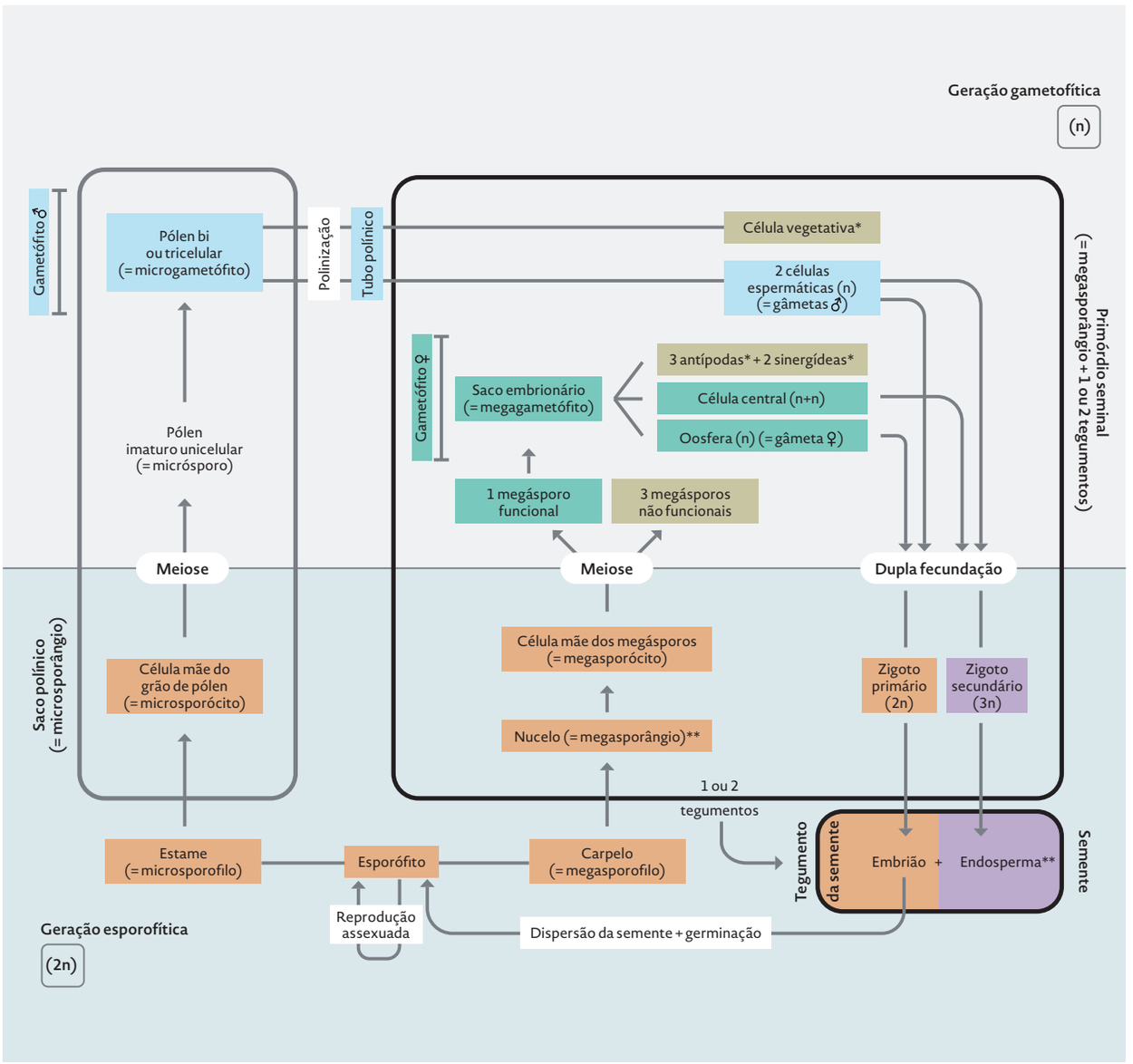


FIGURA 337
Representação esquemática do ciclo de vida das angiospérmicas. Legenda: caixas brancas – processos; caixas azuis-claras – estruturas gametofíticas ♂; caixas verdes – estruturas gametofíticas ♀; caixas cor de laranja – estruturas esporofíticas diploides; caixas lilases – estruturas esporofíticas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

NOTAS

1. Eventualmente, em alguns grupos taxonómicos, as células haploides produzidas por meiose podem sofrer várias mitoses antes de se diferenciarem em gâmetas, sem a formação de um gametófito multicelular.
2. As células não reprodutoras de um ser multicelular designam-se **células somáticas** (= células vegetativas).
3. Os especialistas em 'briófitos', os briólogos, preferem designar esta condição por **anisosporia**.
4. Algumas Equisetaceae são também heterospóricas.
5. Um termo genérico que engloba quer os estróbilos, quer as estruturas onde se desenrola a reprodução sexuada nas plantas não estrobiladas.
6. Ou **bráctea** (ou **escama**) **estéril**.
7. Outras designações: **escama fértil** e **escama seminífera**.
8. Ou **brácteas ovulíferas**.
9. A bibliografia é, a este respeito, pouco consistente.
10. São raras as gimnospérmicas sem gota de polinização: Araucariaceae, *Abies* e algumas *Tsugas* (Williams 2009).
11. As Taxaceae (exceto *Cephalotaxus*) são, coníferas, não estrobiladas [*vd.* Ghimire *et al.* (2018).]



REFERÊNCIAS
ANEXO
ÍNDICE REMISSIVO

REFERÊNCIAS

- Adl S, Simpson A, Farmer M, Andersen R, Anderson O, *et al*. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. J. Eukaryot. Microbiol. 52(5):399–451
- Adl S, Simpson A, Lane C, Lukes J, Bass D, *et al*. 2012. The revised classification of eukaryotes. J. Eukaryot. Microbiol. 59(5):429–93
- Aerts R. 1995. The advantages of being evergreen. Trends Ecol. EVol. 10:402–407
- Aguiar C. 2017. Fenologia, dormência e biologia da reprodução. In Amendoeira: Estado da Produção, ed. M Rodrigues, pp. 42–97. Bragança: CNCFS
- Aguiar C, Azevedo J. 2012. A floresta e a restituição da fertilidade do solo nos sistemas de agricultura orgânicos tradicionais do NE de Portugal. In Florestas do Norte de Portugal. História, Ecologia e Desafios de Gestão, eds. JP Tereso, J Honrado, AT Pinto, F Castro Rego, pp. 100-117. Porto: INBIO - Rede de Investigação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva. E-book.
- Aguiar C, Monteiro-Henriques T. 2019. Proposta de uma metodologia de classificação do grau de conservação dos Lameiros portugueses. Livro Resumos Da XL Reun. Primav. da SPPF. São Miguel, Açores: SPPF-Sociedade Portuguesa de Pastagens e Forragens
- Albre J, Quilichini A, Gibernau M. 2003. Pollination ecology of Arum italicum (Araceae). Bot. J. Linn. Soc. 141:2005–2214
- Almeida JD, Freitas H. 2012. Exotic flora of continental Portugal – a new assessment. Bocconea. 24:231–37
- Alonso J, Ansón J, Espiau M, Socias i Company R. 2005. Determination of endodormancy break in almond flower buds by a correlation model using the average temperature of different day intervals and its application to the estimation of chill and heat requirements and blooming date. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 130:308–18
- Amador GJ, Matherne M, Waller D, Mathews M, Gorb SN, Hu DL. 2017. Honey bee hairs and pollenkitt are essential for pollen capture and removal. Bioinspiration and Biomimetics. 12:026015
- Amasino R. 2004. Vernalization, competence, and the epigenetic memory of winter. Plant Cell. 16(10):2553–59
- Ambrose B, Lerner D, Ciceri P, Padilla C, Yanofsky M, Schmidt R. 2000. Molecular and genetic analyses of the silky1 gene reveal conservation in floral organ specification between eudicots and monocots. Mol. Cell. 5(3):569–79
- Ames M, Spooner DM. 2008. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. Am. J. Bot. 95(2):252–57
- Ammar ED, Richardson ML, Abdo Z, Hall DG, Shatters RG. 2014. Differences in stylet sheath occurrence and the fibrous ring (sclerenchyma) between xCitroncirus plants relatively resistant or susceptible to adults of the Asian citrus psyllid diaphorina citri (Hemiptera: Liviidae). PLoS One. 9(10):
- Anderson ED, Owens JN. 2000. Microsporogenesis, pollination, pollen germination and male gametophyte development in Taxus brevifolia. Ann. Bot. 86(5):1033–42
- Andrews DJ, Kumar KA. 1992. Pearl millet for food, feed, and forage. Adv. Agron. 48:89–139
- Angiosperm Phylogeny Group. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 141:399–436
- Antunes T, Sevinate Pinto I. 2006. Botânica. A Passagem à Vida Terrestre. Lisboa: Lidel
- Argüello A, O'Brien M, van der Heijden M, Wiemken A, Schmid B, Niklaus P. 2016. Options of partners improve carbon for phosphorus trade in the arbuscular mycorrhizal mutualism. Ecol. Lett.
- Armbruster W, Debevec E, Wilson M. 2002. Evolution of syncarpy in angiosperms: Theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality. J. EVol. Biol. 15:657–72
- Armbruster WS. 1984. The role of resin in angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. Am. J. Bot. 71:1149–60
- Armbruster WS, Pélabon C, Bolstad GH, Hansen TF. 2014. Integrated phenotypes: Understanding trait covariation in plants and animals. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 369:20130245
- Armstrong J. 2014. How the Earth Turned Green. A Brief 3.8-Billion-Year History of Plants. Chicago: The University of Chicago Press
- Artschwager E. 1918. Anatomy of the potato plant, with special reference to the ontogeny of the vascular system. Jour. Agr. Res. 14:221–52
- Ascensão L. 2007. Estruturas secretoras em plantas: uma abordagem morfoanatómica. In Potencialidades e Aplicações Das Plantas Aromáticas e Medicinais. 3a Ed., eds. AC Figueiredo, JG Barroso, LG Pedro, pp. 19–28. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Centro de Biotecnologia Vegetal
- Ashman T-L. 1994. A dynamic perspective on the physiological cost of reproduction in plants. Am. Nat. 144(2):300–316
- Augustí M. 2010. Fruticultura. Madrid: Mundi-Prensa
- Australian Centre for International Agricultural Research, Unkovich M, Herridge D, Peoples M, Cadisch G, *et al*. 2008. Measuring Plant-Associated Nitrogen Fixation in Agricultural Systems. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR)
- Baggiolini M. 1952. Les stages repères dans le développement annuel de la vigne et leur utilisation pratique. Revue romande d'agriculture et de viticulture. Rev. Rom. d'agriculture Vitic. 8:4–6
- Baker HG. 1955. Self-Compatibility and Establishment After «Long-Distance» Dispersal. Evolution. 9:347–48
- Barba-Montoya J, dos Reis M, Schneider H, Donoghue PCJ, Yang Z. 2018. Constraining uncertainty in the timescale of angiosperm evolution and the veracity of a Cretaceous Terrestrial Revolution. New Phytol. 218(2):819–34
- Barclay G. 2002. Plant Anatomy. In Encyclopedia of Life Sciences. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.
- Barkman J. 1988. New system of plants growth forms and phenological plant types. In Plant Form and Vegetation Structure, eds. M Werger, P van der Aart, H During, T Verhoeven, pp. 9-14. The Hague: Academic Publishers
- Barrett SCH. 1983. Crop mimicry in weeds. Econ. Bot. 37:255–282
- Barrett SCH. 2011. Why reproductive systems matter for the invasion biology of plants. Diversity. 195–210
- Barrett SCH. 2014. Evolution of mating systems: outcrossing versus selfing. In The Princeton Guide to Evolution, ed. J Losos, pp. 356–62. Princeton: Princeton University Press
- Barros e Cunha J. 1892. As Ultimas Theorias Biologicas. Coimbra: Imprensa da Universidade
- Barth FG. 1991. Insects and Flowers: The Biology of a Partnership. Princeton: Princeton University Press
- Barthelemy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. Ann. Bot. 99(3):375–407
- Baskin C, Baskin J. 2014. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. San Diego: Academic Press
- Baskin J, Baskin C, Xiaojie L. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancyin seeds. Plant Species Biol. 15:139–52i
- Bateman RM, Hilton J, Rudall PJ. 2011. Spatial separation and developmental divergence of male and female reproductive units in gymnosperms, and their relevance to the origin of the angiosperm flower. In Flowers on the Tree of Life, eds. L Wanntorp, LPR de Craene, pp. 8–48. Cambridge: Cambridge University Press
- Baudouin L, Lebrun P. 2009. Coconut (Cocos nucifera L.) DNA studies support the hypothesis of an ancient Austronesian migration from Southeast Asia to America. Genet. Resour. Crop EVol. 56:257–62
- Baur B, Erhardt A. 2017. Habitat Fragmentation and Habitat Alterations: Principal Threats to Most Animal and Plant Species. GAIA - Ecol. Perspect. Sci. Soc. 4:221–26
- Baürle I, Laux T. 2003. Apical meristems: the plant's fountain of youth. Bioessays. 25:961–70
- Bean WJ. 1981. Trees and Shrubs Hardy in Great Britain. London: John Murray
- Beattie AJ. 1972. The pollination ecology of Viola. 2, Pollen loads of insect-visitors. Watsonia. 9:13–25
- Beck C. 2010. An Introduction to Plant Structure and Development: Plant Anatomy for the Twenty-First Century. Cambridge, New York: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Beentje H, Williamson J. 2010. The Kew Plant Glossary: An Illustrated Dictionary of Plant Terms. Richmond, Surrey: Kew
- Beerling D. 2007. The Emerald Planet: How Plants Changed Earth's History. Oxford; New York: Oxford University Press

- Bell A. 2008. Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Portland, Or.: Timber Press. New ed.
- Bellini E. 1993. Behaviour of some genetic characters in olive seedlings obtained by cross-breeding. Acta Hort. 317:197–208
- Belzung E. 1900. Anatomie et Physiologie Végétales à L'usage des Étudiants en Sciences Naturelles des Universités, des Élèves à l'Institut Agronomique, des Ecoles D'agriculture, Etc. Paris,: F. Alcan
- Bengtson S, Sallstedt T, Belivanova V, Whitehouse M. 2017. Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae. PLoS Biol. 15(3):e2000735
- Bergmann D, Zehfus M, Zierer L, Smith B, Gabel M. 2009. Grass Rhizosheaths: Associated Bacterial Communities and Potential for Nitrogen Fixation. West. North Am. Nat. 69:105–14
- Bergonzi S, Albani M. 2011. Reproductive competence from an annual and a perennial perspective. J. Exp. Bot. 62(13):4415–22
- Betts MG, Hadley AS, Kress WJ. 2015. Pollinator recognition by a keystone tropical plant. Proc Natl Acad Sci USA. 112(11):3433-3438
- Bewley D, Bradford K, Hilhorst H, Nonogaki H. 2013. Seeds Physiology of Development, Germination and Dormancy. New York: Springer. 3a ed.
- Beyl C, Sharma G. 2015. Plant physiology concepts important for propagation success. In Plant Propagation Concepts and Laboratory Exercises, eds. C Beyl, R Trigiano, p. xv, 498 pages. 2nd ed.
- Bicknell RA. 2004. Understanding apomixis: recent advances and remaining conundrums. Plant Cell Online. 16(suppl_1):S228–45
- Bingre P, Aguiar C, Espírito-Santo D, Arsénio P, Monteiro-Henriques T. 2007. Guia de Árvores e Arbustos de Portugal Continental, Vol. 9. Lisboa: Jornal Público/ Fundação Luso-Americana para o Desenvolvimento/ Liga para a Protecção da Natureza
- Blackwell M. 2011. The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 Million Species? Am. J. Bot. 98(3):426–38
- Blondel J, Aronson J, Bodiou J-Y, Boeuf G. 2010. The Mediterranean Region. Biological Diversity in Space and Time. Oxford: Oxford University Press
- Blümel K, Chmielewski F-M. 2012. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them. Agric. For. Meteorol. 164:10–19
- Bohinc T, Ban SG, Ban D, Trdan S. 2012. Glucosinolates in plant protection strategies: A review. Arch. Biol. Sci. 64:821–828
- Bond WJ, Keeley JE. 2005. Fire as a global «herbivore»: the ecology and evolution of flammable ecosystems. Trends Ecol. EVol. 20(7):387–94
- Bonn S, Poschlod P, Tackenberg O. 2000. «Diasporus» – a database for diaspore dispersal. Concept and applications in case studies for risk assessment. Z. Ökologie u. Naturschutz. 9:85–97
- Bonnier G, Douin R. 1911-1934. Flore Complète Illustrée en Couleurs de France. Neuchâtel: Delachaux et Niestlé
- Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, Coulon A, Delgado M, *et al.* 2012. Costs of dispersal. Biol. Rev. 87(2):290–312
- Borchert R, Calle Z, Strahler AH, Baertschi A, Magill RE, *et al.* 2015. Insolation and photoperiodic control of tree development near the equator. New Phytol. 205:7–13
- Borchert R, Rivera G. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. Tree Physiol. 21(4):213–21
- Bossema I. 1979. Jays and oaks: An eco-ethological study of a symbiosis. Behaviour. 70:1–117
- Boutilier M, Lee J, Chambers V, Venkatesh V, Karnik R. 2014. Water Filtration Using Plant Xylem. PLoS One. 9:e89934
- Bouteillé M, Rolland G, Balsera C, Loudet O, Muller B. 2012. Disentangling the intertwined genetic bases of root and shoot growth in Arabidopsis. PLoS One. 7(2):e32319–e32319
- Boyce CK, Brodribb TJ, Feild TS, Zwieniecki MA. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. Proc Biol Sci. 276(1663):1771–76
- Boyce C, DiMichele W. 2016. Arborescent lycopsid productivity and lifespan: Constraining the possibilities. Rev. Palaeobot. Palynol. 227:97–110
- Brandão Oliveira JN. 2011. Anatomia das Plantas Superiores. Ponta Delgada: Ed. do Autor
- Breckle S. 2002. Walter's Vegetation of the Earth : The Ecological Systems of the Geo-Biosphere. Berlin ; New York: Springer. 4th, compl ed.
- Briggs D, Walters SM. 2016. Plant Variation and Evolution. New York: Cambridge University Press. 4th ed.
- Brito V, Weynans K, Sazima M, Lunau K. 2015. Trees as huge flowers and flowers as oversized floral guides: the role of floral color change and retention of old flowers in Tibouchina pulchra. Front Plant Sci. 6:362
- Bronstein J. 2015. The study of mutualism. In Mutualism, ed. J Bronstein, pp. 20–34. Oxford: Oxford University Press
- Brooker I. 2002. Botany of the eucalypts. In Eucalyptus: The Genus Eucalyptus, ed. J Coppen, pp. 14–46. London: Taylor & Francis
- Brougham RW. 1958. Leaf development in swards of white clover (Trifolium repens L.). New Zeal. J. Agric. Res. 1:707–718
- Brown J, Caligari P, Campos H. 2014. Plant Breeding. Chichester: Wiley-Blackwell. 2nd ed.
- Buchholz J. 1926. Origin of cleavage polyembryony in conifers. Bot. Gaz. 81:55–71
- Buitenwerf R, Rose L, Higgins S. 2015. Three decades of multi-dimensional change in global leaf phenology. Nat. Clim. Chang. 5:364–68
- Burrill R, Dietz A. 1981. The response of honey bees to variations in solar radiation and temperature. Apidologie. 12:319–28
- Calle Z, Strahler AH, Borchert R. 2009. Declining insolation induces synchronous flowering of Montanoa and Simsia (Asteraceae) between Mexico and the Equator. Trees 23:1247–54
- Campitelli BE, Stehlik I, Stinchcombe JR. 2008. Leaf variegation is associated with reduced herbivore damage in Hydrophyllum virginianum. Botany. 86:306–13
- Carlquist S. 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. J. Torrey Bot. Soc. 134:301–32
- Carlquist S. 2009. Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. Bot. J. Linn. Soc. 161(1):26–65
- Carman JG. 1997. Asynchonous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. Biol. J. Linn. Soc. 61(1):51–94
- Carmona M, Chaïb J, Martínez-Zapater J, Thomas M. 2008. A molecular genetic perspective of reproductive development in grapevine. J. Exp. Bot. 59(10):2579–96
- Carvalho M. 2009. Material de apoio às aulas de Agricultura de Conservação. Curso de Especialização em Tecnologia Agrária. Évora
- Castro C, Sequeira M. 1995. O Linho e a Sua Cultura. Vila Real: Universidade de Trás-os- Montes e Alto Douro
- Castro S, Loureiro J, Santos C, Ater M, Ayensa G, Navarro L. 2007. Distribution of flower morphs, ploidy level and sexual reproduction of the invasive weed Oxalis pes-caprae in the western area of the Mediterranean region. Ann. Bot. 99:507–17
- Chamberlain C. 1935. Gymnosperms Structure and Evolution. Chicago: The University of Chicago Press
- Champagne C, Sinha N. 2004. Compound leaves: equal to the sum of their parts? Development. 131(18):4401–12
- Chano V, Lopez R, Pita P, Collada C, Soto A. 2015. Proliferation of axial parenchymatic xylem cells is a key step in wound closure of girdled stems in Pinus canariensis. BMC Plant Biol. 15:64
- Charlesworth D. 1979. The Evolution and Breakdown of Tristyly. Evolution. 33:486–98
- Chase MW, Reveal JL. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161(2):122–27
- Chaudhary LB, Sudhakar JV, Kumar A, Bajpai O, Tiwari R, Murthy GVS. 2012. Synopsis of the genus Ficus L. (Moraceae) in India. Taiwania. 57:193–216
- Chemisquy MA, Giussani LM, Scataglini MA, Kellogg EA, Morrone O. 2010. Phylogenetic studies favour the unification of Pennisetum, Cenchrus and Odontelytrum (Poaceae): A combined nuclear, plastid and morphological analysis, and nomenclatural combinations in Cenchrus. Ann. Bot. 106:107–30
- Chen BJW, During HJ, Anten NPR. 2012. Detect thy neighbor: Identity recognition at the root level in plants. Plant Sci. 195:157–67
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. Science. 333:1024–26
- Cherubini P, Gartner BL, Tognetti R, Bräker OU, Schoch W, Innes JL. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 78:119–48
- Chittka L, Raine N. 2006. Recognition of flowers by pollinators. Curr. Opin. Plant Biol. 9:428–35
- Chittka L, Thomson J, Waser N. 1999. Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. Naturwissenschaften. 86:361–77
- Chittka L, Waser NM. 1997. Why red flowers are not invisible to bees. Isr. J. Plant Sci. 45:169–83
- Choat B, Cobb AR, Jansen S. 2008. Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function. New Phytol. 177(3):608–26
- Chomicki G, Coiro M, Renner SS. 2017. Evolution and ecology of plant architecture: Integrating insights from the fossil record, extant morphology, developmental genetics and phylogenies
- Christenhusz MJM, Reveal JL, Farjon A, Gardner MF, Mill RR, Chase MW. 2011. A new classification and linear sequence of extant gymnosperms. Phytotaxa. 19:55–70
- Christenhusz M, Fay M, Chase MW. 2017. Plants of the World: An Illustrated Encyclopedia of Vascular Plant Families. Chicago: Richmond & Chicago University Press
- Chun-Gang W, Xiang-Yuan X. 1992. Structure of embryo sac before and after fertilization and distribution of transfer cells in ovules of green gram. Acta Bot. Sin. 34:496–501
- Citerne H, Jabbour F, Nadot S, Damerval C. 2010. The evolution of floral symmetry. In Advances in Botanical Research, Vol. 54, eds. K Jean-Claude, D Michel, pp. 85–137. Academic Press

- Claßen-Bockhoff R. 2001. Plant morphology: The historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. Ann. Bot. 88:1153–72
- Claßen-Bockhoff R, Bull-Hereñu K. 2013. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. Ann. Bot. 112(8):1523–42
- Claßen-Bockhoff R. 2015. The shoot concept of the flower: Still up to date? Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants. 221:46–53
- Claßen-Bockhoff R, Speck T, Tweraser E, Wester P, Thimm S, Reith M. 2004. The staminal lever mechanism in Salvia L. (Lamiaceae): A key innovation for adaptive radiation? Organisms Diversity & Evolution. 4(3):189–205
- Cline MG, Harrington CA. 2007. Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. Can. J. For. Res. 37(1):74–83
- Cnaani J, Thomson JD, Papaj DR. 2006. Flower choice and learning in foraging bumblebees: Effects of variation in nectar volume and concentration. Ethology. 112:278–285
- Colmer TD. 2003. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. Plant, Cell Environ. 26:17–36
- Colmer TD, Winkel A, Pedersen O. 2011. A perspective on underwater photosynthesis in submerged terrestrial wetland plants. AoB Plants. 2011:plr030
- Columella LM. 1941. De Re Rustica. Vol. 1-4. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press
- Condit I. 1955. Fig varieties: a monograph. Hildgardia. 23:323–539
- Connell JH. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. Am. Nat. 661–696
- Considine M, Considine J. 2016. On the language and physiology of dormancy and quiescence in plants. J. Exp. Bot. 67(11):3189–3203
- Conway S. 2013. Beyond pine cones: an introduction to gymnosperms. Arnoldia. 70:2–14
- Cooley AM, Reich A, Rundel P. 2004. Leaf support biomechanics of neotropical understory herbs. Am. J. Bot. 91:573–81
- Corlett RT. 2009. Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. Biotropica. 41:592–98
- Correa DF, Álvarez E, Stevenson PR. 2015. Plant dispersal systems in Neotropical forests: Availability of dispersal agents or availability of resources for constructing zoochorous fruits? Glob. Ecol. Biogeogr. 24:203–14
- Cosgrove DJ. 2016. Catalysts of plant cell wall loosening. F1000Research. 5:F1000 Faculty Rev-1119
- Costes E, Crespel L, Denoyes B, Morel P, Demene M-N, *et al.* 2014. Bud structure, position and fate generate various branching patterns along shoots of closely related Rosaceae species: a review. Front Plant Sci. 5:666
- Coutinho AXP. 1898. Atlas de Botânica: para Uso dos Lyceus (I, II, III E IV Classes). Lisboa: Companhia Nacional Editora.
- Coutinho AP, Aguiar CF, da Bandeira DS, Dinis AM. 2011. Comparative pollen morphology of the Iberian species of Pulicaria (Asteraceae, Inuleae, Inulinae) and its taxonomic significance. Plant Syst. EVol. 297(3–4):171–83
- Cox PA. 2003. Hydrophilous pollination. Annu. Rev. Ecol. Syst. 19:261–79
- Crang, R., Lyons-Sobaski, S., & Wise, R. 2018. Plant Anatomy. A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants. Cham: Springer International Publishing
- Crofts HJ. 1989. On defining a winter wheat. Euphytica. 44(3):225–34
- Cronin TW, Bok MJ. 2016. Photoreception and vision in the ultraviolet. J. Exp. Biol. 219:2790–2801
- Cronquist A. 1988. The Evolution and Classification of Flowering Plants. Bronx, N.Y., USA: New York Botanical Garden. 2nd ed.
- Crowther TW, Glick HB, Covey KR, Bettigole C, Maynard DS, *et al.* 2015. Mapping tree density at a global scale. Nature. 525:201–5
- Culley T, Klooster M. 2007. The cleistogamous breeding system: A review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. Bot. Rev. 73:1–30
- Culley TM, Weller SG, Sakai AK. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. Trends Ecol. EVol. 17(8):361–69
- Curtis JD, Lersten NR, Nowak MD. 2002. Photographic Atlas of Plant Anatomy. https://botweb.uwsp.edu/Anatomy/
- Dadpour M, Grigorian W, Nazemieh A, Valizadeh M. 2008. Application of epi-illumination light microscopy for study of floral ontogeny in fruit trees. Int. J. Bot. 4:49–55
- Dafni A, Firmage D. 2000. Pollen viability and longevity: Practical, ecological and evolutionary implications. Plant Syst. EVol. 222:113–32
- Dahlgren R, Clifford H, Yeo P. 1985. The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution, and Taxonomy. Berlin ; New York: Springer-Verlag
- Darley-Hill S, Johnson WC. 1981. Acorn dispersal by the blue jay (Cyanocitta cristata). Oecologia. 50:231–32
- Darwin C. 1826. Dissection of Strelitizia flower. NS I Chap 3-97 Drawings. The Darwin Manuscripts Project (DMP) at the American Museum of Natural History in New York. https://www.amnh.org/our-research/darwin-manuscripts-project/pocket-diaries/diary-1826
- Darwin C. 1876. The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom. London: John Murray
- Darwin C. 1862. On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilised by Insects. London: John Murray
- Davenport TL. 1986. Avocado Flowering 1. Hortic. Rev. (Am. Soc. Hortic. Sci). 8:257–89
- David T, Pinto C, Nadezhdina N, Kurz-Besson C, Henriques M, *et al.* 2013. Root functioning, tree water use and hydraulic redistribution in Quercus suber trees: A modeling approach based on root sap flow. For. Ecol. Manage. 307:136–46
- Dawson L, Duff E, Campbell C, Hirst D. 2001. Studies of root competition in a poor pine forest by supply of labelled nitrogen and phosphorus. Plant Soil. 231:11–19
- Dawson JH, Musselman LJ, Wolswinkel P, Dörr I. 1994. Biology and control of Cuscuta. Rev. Weed Sci. 6:265–317
- Dehgan B, Yuen CKKH. 1983. Seed morphology in relation to dispersal, evolution, and propagation of Cycas L. Bot. Gaz. 144:412–18
- de Jong TJ, Waser NM, Klinkhamer PGL. 1993. Geitonogamy: The neglected side of selfing. Trends Ecol. EVol. 8:321–25
- de Laulanié H. 2011. Intensive rice farming in Madagascar. Tropicultura. 29:183–87
- de Vos J, Evers JB, Buck-Sorlin GH, Andrieu B, Chelle M, de Visser PHB. 2010. Functional-structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. J. Exp. Bot. 61(8):2101–15
- Del Tredici P. 1989. Ginkgos and multituberculates: Evolutionary interactions in the Tertiary. BioSystems. 22:327–339
- Del Tredici P. 2007. The Phenology of Sexual Reproduction in Ginkgo biloba: Ecological and Evolutionary Implications. Bot. Rev. 73(4):267–78
- Delph L. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants, eds. D Lloyd, S Barrett, pp. 217–40. New York: Chapman & Hall
- Delph L, Havens K. 1998. Pollen competition in flowering plants. In Sperm Competition and Sexual Selection, eds. TR Birkhead, AP Møller, pp. 150–73. London: Academic Press
- DeMason D. 1983. The primary thickening meristem - definition and function in monocotyledons. Am. J. Bot. 70(6):955–62
- Dennett D. 2017. From Bacteria to Bach and Back. London: Penguin Books
- Denney J, Martin G. 1990. Xenia and metaxenia: definitions and other boundaries. HortScience. 25(9):1169
- Denney JO. 1992. Xenia Includes Metaxenia. HortScience. 27(1976):722–28
- Deschepper P, Brys R, Jacquemyn H. 2018. The impact of flower morphology and pollinator community composition on pollen transfer in the distylous Primula veris. Bot. J. Linn. Soc. 186:414–24
- Deysson G. 1965. Éléments d'Anatomie des Plantes Vasculaires. Paris: Société d'Édition d'Enseignement Supérieur
- Diamond J. 1997. Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies. New York: W.W. Norton & Company
- Díaz Gonzalez T, Fernandez-Carvajal Alvarez M, Fernandez Prieto J. 2004. Curso de Botánica. Gijón: Ediciones Treaa-Ciencia
- Dickison W. 2000. Integrative Plant Anatomy. San Diego: Harcourt/Academic Press
- Dietz A. Honey bees. In Social Insects, ed. H Hermani, pp. 323–60. Academic Press
- Dinis C. 2014. Sistema Radical do Sobreiro (Quercus suber L.): Uma Abordagem Estrutural-Funcional 3D. Universidade de Évora
- Dodd RJ, Linhart YB. 1994. Reproductive consequences of interactions between Yucca glauca (Agavaceae) and Tegeticula yuccasella (Lepidoptera) in Colorado. Am. J. Bot. 81:815–25
- Donald C. 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica. 17:385–403
- Dörken VM, Nimsch H, Rudall PJ. 2019. Origin of the taxaceae aril: evolutionary implications of seed-cone teratologies in pseudotaxus chienii. Ann. Bot. 123:133–43
- dos Santos P, Matias H, Deus E, Águas A, Silva JS. 2015. Fire effects on capsules and encapsulated seeds from Eucalyptus globulus in Portugal. Plant Ecol. 216(12):1611–21
- Douady S, Couder Y. 1996. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process .1. The spiral modes resulting from time-periodic iterations. J. Theor. Biol. 178(3):255–74
- Doyle J. 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 40(1):301–26
- Dresselhaus T, Sprunck S, Wessel GM. 2016. Fertilization mechanisms in flowering plants
- Dubrovsky D, Rost T. 2012. Pericicle. eLS. Chichester: John Wiley & Sons Ltd
- Durner E. 2013. Principles of Horticultural Physiology. Wallingford, Boston: CABI
- Dussourd DE, Eisner T. 1987. Vein-cutting behavior: Insect counterploy to the latex defense of plants. Science. 237:898–901

- Edwards PJ, Fleischer-Dogley F, Kaiser-Bunbury CN. 2015. The nutrient economy of lodoicea maldivica, a monodominant palm producing the world's largest seed. New Phytol. 206:1–10
- Eggli U, Nyffeler R. 2009. Living under temporarily arid conditions - succulence as an adaptive strategy. Bradleya. 27:13–36
- Elhiti M, Stasolla C. 2013. Plant Embryogenesis, Genetics of. Brenner's Encycl. Genet. 343–45
- Ellenberg H, Mueller-Dombois D. 1967. A key to Raunkiaer plant life-forms with revised subdivisions. Ber. Goebot. Inst. ETH. Stiftg Rubel. Zurich. 37:56–73
- Endress P. 1982. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms. Taxon. 31:48–52
- Endress P. 1987. Floral phyllotaxis and floral evolution. Bot. Jahrb. Syst. 108:417–438
- Endress PK. 1996. Structure and function of female and bisexual organ complexes in Gnetales. Int. J. Plant Sci. 157:S113–25
- Endress P, Matthews M. 2006. Elaborate petals and staminodes in eudicots: Diversity, function, and evolution. Org. Divers. EVol. 6(4):257–93
- Eriksson O, Kainulainen K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds. Perspect. Plant Ecol. EVol. Syst. 13(2):73–87
- Esau K. 1977. Anatomy of Seed Plants. New York: Wiley. 2nd ed.
- Etter AG. 1951. How Kentucky bluegrass grows. Ann. Missouri Bot. Gard. 38:293–375
- Fabião M. 2007. Árvores e Florestas. Mem-Martins: Publicações Europa-América
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. New Phytol. 108:229–57
- Federman S, Dornburg A, Daly D, Downie A, Perry G, *et al.* 2016. Implications of lemuriform extinctions for the Malagasy flora. Proc. Natl. Acad. Sci. 113:5041-5046
- Fenner M, Thompson K. 2005. The Ecology of Seeds. Cambridge: Cambridge University Press
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. Annu. Rev. Ecol. EVol. Syst. 35:375–403
- Fernandes R. 1972. Glossário de termos botânicos. Anuário da Soc. Broteriana. 38:181–292
- Fernando DD, Quinn CR, Brenner ED, Owens JN. 2010. Male gametophyte development and evolution in extant gymnosperms. Int. J. Plant Dev. Biol. 4:47–63
- Ferreirinha M. 1958. Elementos de anatomia das madeiras. Folhosas portuguesas. Memórias da Junta Investig. do Ultramar. 3
- Ferrer MM, Good-Avila S V. 2007. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. New Phytol. 173:401–14
- Figueroa-Martinez F, Jackson C, Reyes-Prieto A. 2019. Plastid genomes from diverse glaucophyte genera reveal a largely conserved gene content and limited architectural diversity. Genome Biol. EVol. 11:174–188
- Finet C, Timme R, Delwiche C, Marletaz F. 2012. Erratum: Multigene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants. Curr. Biol. 22(15):1456–57
- Fischer S, Poschlod P, Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. J. Appl. Ecol. 33(5):1206–22
- Fisher JB, French JC. 1978. Internodal meristems of monocotyledons: further studies and general taxonomic summary. Ann. Bot. 42:41–50
- Fitting H, Jost L, Schenck H, Karsten G. 1921. Strasburger's Text-Book of Botany. London: Macmillan and Co.
- Fleckinger J. 1948. Les stades végétatifs des arbres fruitiers, en rapport avec le traitements. Pomol. Fr. (Supplément):81–93
- Florin R. 1951. Evolution in cordaites and conifers. Acta Horti Bergiani. 15:285–388
- Foley J, Ramankutty N, Brauman K, Cassidy E, Gerber J, *et al.* 2011. Solutions for a cultivated planet. Nature. 478(7369):337–42
- Font Quer P. 1985. Diccionario de Botánica. Barcelona: Editorial Labor
- Francisco A. 2015. Micromorphology of the labellum and structure of the osmophore in a group of closely related species of the sexually deceptive orchid genus Ophrys (Orchidaceae). Universidade de Lisboa
- Francisco A, Ascensão L. 2013. Structure of the osmophore and labellum micromorphology in the sexually deceptive orchids Ophrys bombyliflora and Ophrys Tenthredinifera (Orchidaceae). Int. J. Plant Sci. 174:619–36
- Fraunhofer. 2014. New World record for solar cell efficiency at 46%. Presseinformation. (26/14):1–4
- Friedman WE. 2015. Development and evolution of the female gametophyte and fertilization process in Welwitschia mirabilis (Welwitschiaceae). Am. J. Bot. 102(2):312–24
- Friend D. 1965. Interaction of red and far-red radiations with the vernalization process in winter rye. Can. J. Bot. 43:161–70
- Friis E, Crane P, Pedersen K. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge: Cambridge University Press
- Frost SK, Frost PGH. 1981. Sunbird pollination of Strelitzia nicolai. Oecologia. 49(3):379–84
- Furukawa T, Itagaki T, Murakoshi N, Sakai S. 2019. Inherited dimorphism in cleistogamous flower production in Portulaca oleracea: a comparison of 16 populations growing under different environmental conditions. Ann. Bot.
- Futuyma D. 2005. Evolution. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates
- Ganders FR. 1979. The biology of heterostyly. New Zeal. J. Bot. 17:607–35
- Gaskett AC. 2011. Orchid pollination by sexual deception: Pollinator perspectives. Biol. Rev. 86:33–75
- Geber MA, Dawson TE, Delph LF. 1999. Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants. Berlin: Springer
- Geeta R, Davalos L, Levy A, Bohs L, Lavin M, *et al.* 2012. Keeping it simple: flowering plants tend to retain, and revert to, simple leaves. New Phytol. 193(2):481–93
- Gerrienne P, Dilcher DL, Bergamaschi S, Milagres I, Pereira E, Rodrigues MAC. 2006. An exceptional specimen of the early land plant Cooksonia paranensis, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes. Rev. Palaeobot. Palynol. 142(3–4):123–30
- Gerrienne P, Gensel PG, Strullu-Derrien C, Lardeux H, Steemans P, Prestianni C. 2011. A simple type of wood in two Early Devonian plants. Science. 333:837
- Gerrienne P, Meyer-Berthaud B, Fairon-Demaret M, Streel M, Steemans P. 2004. Runcaria, a middle devonian seed plant precursor. Science. 306:856–58
- Ghimire B, Jeong M-J, Lee C, Heo K. 2018. Inclusion of Cephalotaxus in Taxaceae: Evidence from morphology and anatomy. Korean J. Plant Taxon. 48:109–14
- Gianoli E, Carrasco-Urra F. 2014. Leaf mimicry in a climbing plant protects against herbivory. Curr. Biol. 24:1–4
- Gibson AC. 1996. Structure-Function Relations of Warm Desert Plants (Adaptations of Desert Organisms). Berlin: Springer
- Gibson TM, Shih PM, Cumming VM, Fischer WW, Crockford PW, *et al.* 2017. Precise age of Bangiomorpha pubescens dates the origin of eukaryotic photosynthesis. Geology. DOI 10.1130/G39829.1
- Gil-Albert F. 1995. Tratado de Arboricultura Frutal, Vol. I. Madrid: Mundi-Prensa. 4a ed.
- Gillaspy G, Ben-David H, Gruissem W. 1993. Fruits: a developmental perspective. Plant Cell. 5:1439–51
- Gilman EF. 2003. Branch-to-stem diameter ratio affects strength of attachment. J. Arboric. 29(5):291–93
- Godfrey-Smith P. 2001. Three kinds of adaptationism. In Adaptationism and Optimality, eds. SH Orzack, E Sober, pp. 335–57. Cambridge: Cambridge University Press
- Goldschmidt EE. 2005. Regulatory aspects of alternate bearing in fruit trees. Italus Hortus. 12:11–17
- Goldschmidt EE. 2013. The Evolution of Fruit Tree Productivity: A Review. Econ. Bot. 67:51–62
- Goldsmith GR, Matzke NJ, Dawson TE. 2013. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. Ecol. Lett. 16(3):307–14
- Golmirzaie A, Buendia S, Espinoza J, Ortiz R. 2004. Open pollinated offspring for producing potatoes from true seed. Tropicultura. 22:191–98
- Gómez C, Espadaler X. 2013. An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. Ecography (Cop.). 36:1193–1201
- Gond SK, Verma VC, Mishra A, Kumar A, Kharwar RN. 2010. Role of fungal endophytes in plant protection. In Management of Fungal Plant Pathogens, eds. A Arya, AE Perelló, pp. 183–197. Wallingford: CAB International
- Gong P, Wang J, Yu L, Zhao Y, Zhao Y, *et al.* 2013. Finer resolution observation and monitoring of global land cover: First mapping results with Landsat TM and ETM+ data. Int. J. Remote Sens. 34:2607–54
- Gonzalez-Terrazas TP, Martel C, Milet-Pinheiro P, Ayasse M, Kalko EKV, Tschapka M. 2016. Finding flowers in the dark: Nectar-feeding bats integrate olfaction and echolocation while foraging for nectar. R. Soc. Open Sci. 3:160199
- Goodwillie C, Kalisz S, Eckert CG. 2005. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: Occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. Annu. Rev. Ecol. EVol. Syst. 47–79:
- Gordon D, Damiano C, DeJong TM. 2006. Preformation in vegetative buds of Prunus persica: factors influencing number of leaf primordia in overwintering buds. Tree Physiol. 26(4):537–44
- Götmark F, Götmark E, Jensen AM. 2016. Why Be a Shrub? A Basic Model and Hypotheses for the Adaptive Values of a Common Growth Form. Front. Plant Sci. 7:1–14
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. Paleobiology. 8(1):4–15
- Graham L, Cook M, Busse J. 2000. The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation. Proc. Natl. Acad. Sci. 97(9):4535–40
- Grant V. 1950. The Protection of the Ovules in Flowering Plants. Evolution (N. Y). 4:179–201
- Gregory P, Squire G. 1979. Irrigation Effects on Roots and Shoots of Pearl Millet (Pennisetum typhoides). Exp. Agric. 15:161–68
- Grice AC. 1996. Seed production, dispersal and germination in Cryptostegia grandiflora and Ziziphus mauritiana, two invasive shrubs in tropical woodlands of northern Australia. Austral Ecol. 21:324–31
- Grime JP. 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Proprerties. Chichester: John Wiley & Sons. 2a ed. ed.
- Grisvard P. 1994. La Poda de Los Árboles Frutales. Madrid: Mundi-Prensa

- Groff PA, Kaplan DR. 1988. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants. Bot. Rev. 54:387–422
- Gu D, Zhen F, Hannaway DB, Zhu Y, Liu L, *et al.* 2017. Quantitative classification of rice (Oryza sativa L.) root length and diameter using image analysis. PLoS One. 12:e0169968
- Guillon JM. 1905. Étude Générale de La Vigne: Historique, Les Vignobles et Les Crus, Anatomie et Physiologie, Sol et Climat. Paris: Masson
- Guimarães PR, Galetti M, Jordano P. 2008. Seed dispersal anachronisms: Rethinking the fruits extinct megafauna ate. PLoS One. 3:e1745
- Gullone E. 2000. The Biophilia Hypothesis and Life in the 21st Century: Increasing Mental Health or Increasing Pathology? J. Happiness Stud. 1:293–321
- Haber WA. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree Plumeria rubra L. (Apocynaceae). Biotropica. 16(4):269–75
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J. 2004. Analysis of circular bordered pit function - II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. Am. J. Bot. 91(3):386–400
- Hagerup O. 1950. Thrips pollination in Calluna. Biol. Meddelelser. 18:1–16
- Heide OM, Prestrud AK. 2005. Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. Tree Physiol. 25:109–14
- Hallé F. 2002. In Praise of Plants. Portland: Timber Press
- Hallé F, Oldeman R, Tomlinson P. 1978. Tropical Trees and Forests : An Architectural Analysis. Berlin: New York : Springer-Verlag
- Hallé F, Martin R. 1968. Etude de la croissance rythmique chez Hevea brasiliensis Müll. Arg (Euphorbiaceae – Crotonoïdées). Adansonia, Série 2. 8:475–503
- Hamilton W, Axelrod R, Tanese R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). Proc. Natl. Acad. Sci. 87(9):3566–73
- Hanke M, Flachowsky H, Peil A, Hattasch C. 2007. No flower no fruit - genetic potentials to trigger flowering in fruit trees. Genes Genomes Genomics. 1:1–20
- Hanley ME, Franco M, Pichon S, Darvill B, Goulson D. 2008. Breeding system, pollinator choice and variation in pollen quality in British herbaceous plants. Funct. Ecol. 22:592–96
- Harder LD, Wilson WG. 1998. A clarification of pollen discounting and its joint effects with inbreeding depression on mating system evolution. Am. Nat. 152:684–95
- Harper JL, Lovell PH, Moore KG. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1:327–56
- Hartmann, Kester D, Davies Jr. F, Geneve R. 2014. Seed Propagation. In Hartmann & Kester's Plant Propagation: Principles and Practices, pp. 148–70
- Hartmann, Kester D, Davies Jr. F, Geneve R. 2014. Principles of propagation by cuttings. In Hartmann & Kester's Plant Propagation: Principles and Practices, eds. H Hartmann, D Kester, F Davies Jr., R Geneve, pp. 296–359. Harlow: Pearson Education Limited
- Hattersley P, Watson L, Osmond C. 1977. In situ immunofluorescence labelling of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase in leaves of C3 and C4 plants. Aust. J. Plant Physiol. 4:523–539
- Heide OM, Stavang JA, Sønsteby A. 2013. Physiology and genetics of flowering in cultivated and wild strawberries - A review. J. Hort. Sci. Biotechnol. 76:629–635
- Henderson A. 2002. Evolution and Ecology of Palms. Bronx, NY: New York Botanical Garden Press
- Herrera CM. 1987. Components of Pollinator «Quality»: Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage. Oikos. 50:79–90
- Herrera JM, García D. 2010. Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. Conserv. Biol. 24:149–58
- Herrera CM, Jordano P, Guitián J, Traveset A. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. Am. Nat. 152:576–94
- Heywood VH. 1993. Flowering Plants of the World. New York: Oxford University Press. Updated ed.
- Hewson HJ. 2019. Plant Indumentum. A Handbook of Terminology. Australian Biological Resources Study, Commonwealth Department of the Environment and Energy. Revised ed.
- Hibberd JM, Sheehy JE, Langdale JA. 2008. Using C-4 photosynthesis to increase the yield of rice - rationale and feasibility. Curr. Opin. Plant Biol. 11(2):228–31
- Hickey L. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In Anatomy of the Dicotyledons, Vol. 1, eds. CR Metcalfe, L Chalk, DF Cutler, M Gregory, pp. 25–39. Oxford: Clarendon Press. 2d ed.
- Hyde MA, Wursten BT, Ballings P, Coates Palgrave M. 2019. Flora of Zimbabwe: Species information: Adenia digitata. Flora of Zimbabwe. https://www.zimbabweflora.co.zw/speciesdata/species.php?species_id=141040
- Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP. 2005. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. Funct. Plant Biol. 32(8):737–48
- Hochholdinger F, Park WJ, Sauer M, Woll K. 2004. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. Trends Plant Sci. 9(1):42–48
- Hochuli PA, Feist-Burkhardt S. 2013. Angiosperm-like pollen and Afropollis from the Middle Triassic (Anisian) of the Germanic Basin (Northern Switzerland). Front Plant Sci. 4:344
- Hodge A, Berta G, Doussan C, Merchan F, Crespi M. 2009. Plant root growth, architecture and function. Plant Soil. 321(1–2):153–87
- Hojsgaard D, Hörandl E. 2019. The rise of apomixis in natural plant populations. Front. Plant Sci. 10:358
- Hollister J, Greiner S, Wang W, Wang J, Zhang Y, *et al.* 2014. Recurrent loss of sex is associated with accumulation of deleterious mutations in Oenothera. Mol. Biol. EVol. 32:896–905
- Holman R, Robbins W. 1939. A Textbook of General Botany for Colleges and Universities. New York: J. Wiley & sons, Inc. Chapman & Hall, limited. 4th ed.
- Hoover R. 2001. Composition, molecular structure, and physicochemical properties of tuber and root starches: A review. Carbohydr. Polym. 45:253–67
- Hopper S, Lambers H. 2009. Darwin as a plant scientist: a Southern Hemisphere perspective. Trends Plant Sci. 14(8):421–35
- Horn MH, Correa SB, Parolin P, Pollux BJA, Anderson JT, *et al.* 2011. Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: The growing evidence. Acta Oecologica. 37:561–77
- Howard WL. 1911. The rest period in plantas. Proc. Soc. Hort. Sci. 7:33–46
- Howe HF, Miriti MN. 2004. When Seed Dispersal Matters. Bioscience. 54:651–660
- Hu Y-S, Yao B-J. 1981. Transfusion tissue in gymnosperm leaves. Bot. J. Linn. Soc. 83(3):263–72
- Hudson J. 1959. Effects of environment on Rubus idaeus L. I. Morphology and development of the raspberry plants. J. Hortic. Sci. 34:163–69
- Hutchinson G. 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22:415–27
- Ichihashi Y, Tsukaya H. 2015. Behavior of leaf meristems and their modification. Front. Plant Sci. 6:1060
- Ingrouille M, Eddie B. 2006. Plants : Diversity and Evolution. Cambridge, UK ; New York: Cambridge University Press
- Irwin RE. 2003. Impact of nectar robbing on estimates of pollen flow: Conceptual predictions and empirical outcomes. Ecology. 84:485–449
- Irwin RE, Adler LS, Brody AK. 2004. The dual role of floral traits: Pollinator attraction and plant defense. Ecology. 85:1503–11
- Jackson J. 1996. Gene flow in pollen in commercial almond orchards. Sex. Plant Reprod. 9:367–69
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED. 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. PNAS. 94(14):7362–66
- Janzen DH. 1981. Patterns of Herbivory in a Tropical Deciduous Forest. Biotropica. 13(4):271–82
- Jenik PD, Gillmor CS, Lukowitz W. 2007. Embryonic patterning in Arabidopsis thaliana. Annu. Rev. Cell Dev. Biol. 23:207–36
- Jensen WA, Kavaljian LG. 1958. An Analysis of Cell Morphology and the Periodicity of Division in the Root Tip of Allium-Cepa. Am. J. Bot. 45(5):365–72
- Jersakova J, Johnson S, Kindlmann P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 81(2):219–35
- Johnson SD, Brown M. 2004. Transfer of pollinaria on birds' feet: A new pollination system in orchids. Plant Syst. EVol. 244(3–4):181–88
- Johnson SD, Moré M, Amorim FW, Haber WA, Frankie GW, *et al.* 2017. The long and the short of it: a global analysis of hawkmoth pollination niches and interaction networks. Funct. Ecol. 31:101–115
- Judd W, Campbell C, Kellog E, Stevens P, Donoghue M. 2007. Plant Systematics : A Phylogenetic Approach. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. 3rd ed.
- Junqueira N, Veras M, Nascimento A, Chaves R, Matos A, Junqueira K. 2001. A Importância Da Polinização Manual Para Aumentar a Produtividade Do Maracujazeiro, Vol. 41. Planaltina DF: Embrapa Cerrados
- Jura-Morawiec J, Tulik M, Iqbal M. 2015. Lateral Meristems Responsible for Secondary Growth of the Monocotyledons: A Survey of the State of the Art. Bot. Rev. 81:150–61
- Kaczorowski RL, Seliger AR, Gaskett AC, Wigsten SK, Raguso RA. 2012. Corolla shape *vs.* size in flower choice by a nocturnal hawkmoth pollinator. Funct. Ecol. 26:577–87
- Kadmon R, Shmida A. 1992. Departure rules used by bees foraging for nectar: A field test. EVol. Ecol. 6:142–51
- Kao T-H, Tsukamoto T. 2004. The Molecular and Genetic Bases of S-RNase-Based Self-Incompatibility. Plant Cell. 16(suppl 1):S72–83
- Kaplan D. 2001. The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. Am. J. Bot. 88:1711–41
- Karlsson PS. 1992. Leaf longevity in evergreen shrubs: variation within and among European species. Oecologia. 91:346–49
- Karthick B, Williams DM. 2012. The International Code for Nomenclature for algae, fungi and plants - a significant rewrite of the International Code of Botanical Nomenclature. Curr. Sci. 102(4):551–52

- Kasahara RD, Maruyama D, Hamamura Y, Sakakibara T, Twell D, Higashiyama T. 2012. Fertilization recovery after defective sperm cell release in arabidopsis. Curr. Biol. 22(12):1084–89
- Kathiresan K, Bingham BL. 2001. Biology of mangroves and mangrove ecosystems. Adv. Mar. Biol. 40:81–251
- Katznelson J. 1974. Biological Flora of Israel .5. Subterranean clovers of Trifolium subsect - Calycomorphum Katzn - Trifolium-subterraneum L. (sensu lato). Isr. J. Bot. 23(1–2):69–108
- Keerthisinghe G, Hocking PJ, Ryan PR, Delhaize E. 1998. Effect of phosphorus supply on the formation and function of proteoid roots of white lupin (Lupinus albus L.). Plant. Cell Environ. 21(5):467–78
- Keller R. 2004. Identification of Tropical Woody Plants in the Absence of Flowers : A Field Guide. Basel ; Boston: Birkhauser Verlag. 2nd ed.
- Kellner A, Ritz CM, Schlittenhardt P, Hellwig FH. 2011. Genetic differentiation in the genus Lithops L. (Ruschioideae, Aizoaceae) reveals a high level of convergent evolution and reflects geographic distribution. Plant Biol. 13:368–80
- Kellogg E. 2015. Poaceae. In The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 13, ed. K Kubitzki. Cham: Springer International Publishing
- Kelly D, Sork VL. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? Annu. Rev. Ecol. Syst. 33:427–47
- Kenrick P, Strullu-Derrien C. 2014. The origin and early evolution of roots. Plant Physiol. 166(2):570–80
- Kerner von Marilaun A. 1902. The Natural History of Plants, Their Forms, Growth, Reproduction, and Distribution; London: Blackie & Son
- Khan A. 2002. Plant Anatomy and Physiology. New Delhi: Kalpaz Publications
- King DA. 1990. The adaptive significance of tree height. Am. Nat. 6:809–28
- King RW, Gocal G. 1999. Physical cues for growth and reproduction. In Plants in Action: Adaptation in Nature, Performance in Cultivation, eds. BJ Atwell, PE Kriedemann, CGN Turnbull, pp. 268–79. South Yarra: MacMillan Education Australia
- Kirchoff B. 2003. Shape matters: Hofmeister's rule, primordium shape, and flower orientation. Int. J. Plant Sci. 164(4):505–17
- Kislev ME, Hartmann A, Bar-Yosef O. 2006. Early domesticated fig in the Jordan Valley. Science. 312:1372–74
- Kitamoto N, Ueno S, Takenaka A, Tsumura Y, Washitani I, Ohsawa R. 2006. Effect of flowering phenology on pollen flow distance and the consequences for spatial genetic structure within a population of Primula sieboldii (Primulaceae). Am. J. Bot. 92:226–33
- Kitin P, Funada R. 2016. Earlywood vessels in ring-porous trees become functional for water transport after bud burst and before the maturation of the current-year leaves. IAWA J. 37:315–331
- Klein A, Vaissiere B, Cane J, Steffan-Dewenter I, Cunningham S, *et al.* 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. Proc Biol Sci. 274(1608):303–13
- Knapp J, Bartlett L, Osborne J. 2017. Re-evaluating strategies for pollinator-dependent crops: How useful is parthenocarpy? J. Appl. Ecol. 54:1171–1179
- Knipfer T, Cuneo I, Brodersen C, McElrone AJ. 2016. In-situ visualization of the dynamics in xylem embolism formation and removal in the absence of root pressure: A study on excised grapevine stems. Plant Physiol. 171:1024–1036.
- Knoop W, Walker B. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. J. Ecol. 73:235–53
- Koch L, Lunau K, Wester P. 2017. To be on the safe site – Ungroomed spots on the bee's body and their importance for pollination. PLoS One. 12:e0182522
- Köhl M, Lasco R, Cifuentes M, Jonsson Ö, Korhonen KT, *et al.* 2015. Changes in forest production, biomass and carbon: Results from the 2015 UN FAO Global Forest Resource Assessment. For. Ecol. Manage. 352:21–34
- Kondrashov AS. 1993. Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. J. Hered. 84:372–87
- Kothari I, Patel J, Nair D, Raghu Ram Y. 1983. Abscission of clove in garlic (Allium sativum L.). Flora. 174:159–64
- Kowarik I, von der Lippe M. 2011. Secondary wind dispersal enhances long-distance dispersal of an invasive species in urban road corridors. NeoBiota. 9:49–70
- Krajewski A, Rabe E. 1995. Citrus Flowering - a Critical-Evaluation. J. Hortic. Sci. 70(3):357–74
- Krizková I, Lopes M, Polónyi J, Belicová A, Dobias J, Ebringer L. 1999. Antimutagenicity of a suberin extract from Quercus suber cork. Mutat Res. 446:225–30
- Kron G. 2014. Animal husbandry. In The Oxford Handbook of Animals in Classical Thought and Life, ed. GL Campbell, pp. 109–35. Oxford: Oxford University Press
- Krupinska K, Humbeck K. 2008. Senescence processes and their regulation. Plant Biol. 10:1–3
- Kubitzki K. 1985. The dispersal of forest plants. In Amazonia - Key Environments, eds. GT Prance, TE Lovejoy, pp. 129–63. Oxford: Pergamon Press
- Kubitzki K. 1990. General Traits of the Gnetales. In The Families and Genera of Vascular Plants. Pteridophytes and Gymnosperms. Vol. I, eds. KU Kramer, PS Green, pp. 378–79. Berlin: Springer-Verlag
- Kullenberg B, Bergström G. 1976. Hymenoptera Aculeata Males as Pollinators of Ophrys Orchids. Zool. Scr. 5:13–23
- Kuppers M. 1994. Canopy gaps: competitive light interception and economic space filling - a matter of whole plant allocation. In Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes above- and Belowground, eds. MM Caldwell, RW Pearcy, pp. 111–44. San Diego: Academic Press
- Kutschera U, Niklas K. 2004. The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. Naturwissenschaften. 91(6):255–76
- Kwak S, Shen R, Schiefelbein J. 2005. Positional signaling mediated by a receptor-like kinase in Arabidopsis. Science. 307:1111–13
- Lane N. 2015. The Vital Question: Why Life Is the Whay It Is? London: Profile Books. First Amer ed.
- Lang JM, Benbow ME. 2013. Species interactions and competition. Nat. Educ. Knowl. 4:8
- Lang J, Martin G, Darnell R. 1987. Endo-, Para- and Ecodormancy: Physiological terminology and classification for dormancy research. HortScience. 22:371–77
- Langenheim JH. 2003. Plant Resins. Chemistry, Evolution, Ecology, and Ethnobotany. Portland: Timber Press
- Langer R. 1979. How Grasses Grow. Baltimore: University Park Press. 2nd ed.
- Laurens F, Audergon J, Claverie J, Duval H, Germain E, *et al.* 2000. Integration of architectural types in French programmes of ligneous fruit species genetic improvement. Fruits Paris. 55:141–52
- Lawson DA, Rands SA. 2019. The effects of rainfall on plant-pollinator interactions. Arthropod. Plant. Interact. 1-9
- Lawton JH, Heads PA. 1984. Bracken, Ants and Extrafloral Nectaries. I. the Components of the System. J. Anim. Ecol. 53:995–1014
- Leaf Architecture Working Group. 1999. Manual of Leaf Architecture: Morphological Description of Dicotyledonous and Net-Veined Monocotyledonous Angiosperms. Washington, D.C.: Smithsonian Institution
- Lehnert M, Krug M, Kessler M. 2017. A review of symbiotic fungal endophytes in lycophytes and ferns–a global phylogenetic and ecological perspective. Symbiosis . 71:77–89
- Leigh A, Sevanto S, Close JD, Nicotra AB. 2017. The influence of leaf size and shape on leaf thermal dynamics: does theory hold up under natural conditions? Plant Cell Environ. 40(2):237–48
- Leigh Jr. EG. 2010. The evolution of mutualism. J. EVol. Biol. 12:2507–28
- Leite I, Encarnação C. 2002. Fenologia do coqueiro na zona costeira de Pernanbuco. Pesqui. Agropecuária Bras. 37:745–52
- Leliaert F, Smith D, Moreau H, Herron M, Verbruggen H, *et al.* 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. CRC. Crit. Rev. Plant Sci. 31:1–46
- Le Maout E, Decaisne J. 1868. Traité Général de Botanique Descriptive et Analytique. Paris: Firmin Didot Frères, Fils et Cie
- Lengyel S, Gove AD, Latimer AM, Majer JD, Dunn RR. 2010. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants: A global survey. Perspect. Plant Ecol. EVol. Syst. 12:43–55
- Lespinasse J-M, Leterme E. 2011. De La Taille à La Conduite Des Arbres Fruitiers. Arles: Editions du Rouergue. 3e ed ed.
- Levin DA. 1973. The role of trichomes in plant defense. Q. Rev. Biol. 48:3–15
- Levin DA. 1996. The evolutionary significance of pseudo self-fertility. Am. Nat. 148:321–32
- Levin DA. 2010. Environment-enhanced self-fertilization: Implications for niche shifts in adjacent populations. J. Ecol. 98:1276–83
- Lev-Yadun S, Ne'eman G, Abbo S, Flaishman MA. 2006. Comment on «Early domesticated fig in the Jordan Valley.» Science. 314:1683
- Lewak S. 2011. Metabolic control of embryonic dormancy in apple seed: Seven decades of research. Acta Physiol. Plant. 33:1–24
- Lewinsohn TM. 1991. The geographical distribution of plant latex. Chemoecology. 2:64–68
- Li Y, Wang Z, Xu X, Han W, Wang Q, Zou D. 2016. Leaf margin analysis of Chinese woody plants and the constraints on its application to palaeoclimatic reconstruction. Glob. Ecol. Biogeogr. 25:1401–15
- Lifschitz E, Ayre B, Eshed Y. 2014. Florigen and anti-florigen – a systemic mechanism for coordinating growth and termination in flowering plants. Front Plant Sci. 5:465
- Linder H. 1998. Morphology and the evolution of wind pollination. In Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany, eds. S Owens, P Rudall, pp. 123–135. Kew: Royal Botanic Gardens
- Lineberger R. s.d. Origin, development, and propagation of chimeras. https://aggie-horticulture.tamu.edu/tisscult/Chimeras/chimeralec/chimeras.html
- Linhart Y. 2015. Plant pollination and dispersal. In Ecology and the Environment, The Plant Sciences 8, ed. RK Monson, pp. 89–117. New York: Springer Science+Business Media
- Linkies A, Graeber K, Knight C, Leubner-Metzger G. 2010. The evolution of seeds. New Phytol. 186(4):817–31

- Lloyd D, Shoen D. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions. Int. J. Plant Sci. 153:358–69
- Lord E. 2000. Adhesion and cell movement during pollination: Cherchez la femme. Trends Plant Sci. 5:368–73
- Lorts C, Briggeman T, Sang T. 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: a phylogenetic and ecological snapshot. J. Sytematics EVol. 46:396–404
- Losos J. 2014. The Princeton Guide to Evolution. Princeton: Princeton University Press
- Louro J. 1943. Linguagem botânica. Rev. Port. Série A. 2(10):244–53
- Luna B, Moreno JM. 2009. Light and nitrate effects on seed germination of Mediterranean plant species of several functional groups. Plant Ecol. 203:123–35
- Lunau K. 2002. The evolution of flowering plants, flower visitors and interactions between them - al look at flower biology with G. von Wahlert. Bonn. Zool. Monogr. 50:109–36
- Luyckx M, Hausman JF, Lutts S, Guerriero G. 2017. Silicon and plants: Current knowledge and technological perspectives. Front. Plant Sci. 8:411
- Magalhães N. 2008. Tratado de Viticultura: A Videira a Vinha E O Terroir, Vol. Lisboa. Chaves Ferreira Publicações
- Maheshwari P. 1950. An Introduction to the Embryology of Angiosperms. New York,: McGraw-Hill. 1st ed.
- Majerowicz N, Sõndahl M. 2005. Induction and differentiation of reproductive buds in Coffea arabica L. Brazilian J. Plant Physiol. 17:247–54
- Males J. 2017. Secrets of succulence. J. Exp. Bot. 68:2121–34
- Manakasem Y, Goodwin PB. 2001. Responses of dayneutral and Junebearing strawberries to temperature and daylength. J. Hort. Sci. Biotechnol. 76:629–635
- Mao YY, Huang SQ. 2009. Pollen resistance to water in 80 angiosperm species: Flower structures protect rain-susceptible pollen. New Phytol. 183:892–899
- Marchante H, Morais M, Freitas H, Marchante E. 2014. Guia Prático Para a Identificação de Plantas Invasoras Em Portugal. Coimbra: Imprensa da Universidade de Coimbra
- Marshall D, Ellstrand N. 1985. Proximal causes of multiple paternity in wild radish, Raphanus sativa. Am. Nat. 126:596–605
- Martin W, Tielens A, Mentel M, Garg S, Gould S. 2017. The physiology of phagocytosis in the context of mitochondrial origin. Microbiol. Mol. Biol. Rev. 81(3):e00008-17
- Martínez D, Cuevas J, Lorete N, González C. 1999. Elección de polinizadores para el cultivar de aguacate Hass en la Costa de Almería. Horticultura. 6:132–37
- Martins C. 1991. A filoxera na viticultura nacional. Análise Soc. 26:653–88
- Mathews S, Kramer EM. 2012. The evolution of reproductive structures in seed plants: a re-examination based on insights from developmental genetics. New Phytol. 194(4):910–23
- Maynard Smith J. 1978. Optimization theory in evolution. Annu. Rev. Ecol. Syst. 9:31–56
- Mazzarello P. 1999. A unifying concept: The history of cell theory. Nat. Cell Biol. 1:E13-5
- McCully M. 1999. Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50:695–718
- McElroy JS. 2014. Vavilovian mimicry: Nikolai Vavilov and his little-known impact on weeed science. Weed Sci. 62:207–16
- McNaughton SJ, Tarrants JL. 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. Proc Natl Acad Sci U S A. 80(3):790–91
- Meier A, Saunders M, Michler C. 2012. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. Tree Physiol. 32(5):565–84
- Meier U. 2001. Entwicklungsstadien Mono- Und Dikotyler Pflanzen. Braunschweig: Biologische Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft
- Meier U, Bleiholder H, Buhr L, Feller C, Hack H, *et al.* 2009. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants-history and publications. J. für Kult. 61:41–52
- Merced A, Renzaglia KS. 2017. Structure, function and evolution of stomata from a bryological perspective. Bryophyt. Divers. EVol. 39:7–20
- Merrill W, Shigo A. 1979. Expanded Concept of Tree Decay. Phytopathology. 69(10):1158–60
- Michez D, Patiny S, Rasmont P, Timmermann K, Vereecken NJ. 2008. Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae *s.l.* (Hymenoptera: Apoidea). Apidologie. 39:146–62
- Michez D, Rasmont P, Terzo M, Vereecken NJ. 2019. Abeilles d'Europe. Hyménoptères d'Europe.1. Verrières-le-Buisson: N.A.P. Editions
- Midgley JJ. 2003. Is bigger better in plants? The hydraulic costs of increasing size in trees. Trends Ecol. EVol. 18:5–6
- Miedema P. 1994. Bulb dormancy in onion. I. The effects of temperature and cultivar on sprouting and rooting. J. Hortic. Sci. 69:29–39
- Milberg P, Andersson L. 1997. Seasonal variation in dormancy and light sensitivity in buried seeds of eight annual weed species. Can. J. Bot. 75(11):1998–2004
- Moles AT, Ackerly DD, Tweddle JC, Dickie JB, Smith R, *et al.* 2007. Global patterns in seed size. Glob. Ecol. Biogeogr. 16(1):109–16
- Monselise S. 1986. CRC Handbook of Fruit Set and Development. Boca Raton, Fla.: CRC Press
- Mooney HA, Dunn EL. 1970. Convergent Evolution of Mediterranean-Climate Evergreen Sclerophyll Shrubs. Evolution. 24(2):292–303
- Moore JC, Pannell JR. 2011. Sexual selection in plants. Curr. Biol. 21:176–82
- Moreira B, Tormo J, Estrelles E, Pausas JG. 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. Ann. Bot. 105:627–35
- Moreira I. 1983. Histologia Vegetal. Lisboa: Didáctica Editora. 3a ed.
- Moreira I. 2010. Anatomia das Plantas: Estruturas. Lisboa: ISA Press
- Morita S, Nemoto K. 1995. Morphology and anatomy of rice roots with special reference to coordination in organo- and histogenesis. In Structure and Function of Roots. Developments in Plant and Soil Sciences, Vol 58., eds. F Baluška, M Čiamporová, O Gašparíková, PW Barlow. Dordrecht: Springer
- Morris H, Brodersen C, Schwarze FWMR, Jansen S. 2016. The Parenchyma of Secondary Xylem and Its Critical Role in Tree Defense against Fungal Decay in Relation to the CODIT Model. Front. Plant Sci. 7:1665
- Morris JL, Puttick MN, Clark JW, Edwards D, Kenrick P, *et al.* 2018. The timescale of early land plant evolution. Proc. Natl. Acad. Sci. 115:2274–83
- Motomura H, Fujii T, Suzuki M. 2000. Distribution of Silicified Cells in the Leaf Blades of Pleioblastus chino (Franchet et Savatier) Makino (Bambusoideae). Ann. Bot. 85:751–57
- Müller A, Diener S, Schnyder S, Stutz K, Sedivy C, Dorn S. 2006. Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. Biol. Conserv. 130:604–15
- Mueller-Dombois D, Ellenberg H. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York: Wiley
- Mulcahy DL. 1979. The rise of the angiosperms: A genecological factor. Science. 206:20–23
- Mulcahy DL, Mulcahy GB. 1987. The effects of pollen competition. Am. Sci. 75:44–50
- Muth F, Francis JS, Leonard AS. 2016. Bees use the taste of pollen to determine which flowers to visit. Biol. Lett. 12:20160356
- Navara J. 1987. Participation of individual root types in water uptake by maize seedlings. Biol. 42:17–26
- Nepi M, von Aderkas P, Wagner R, Mugnaini S, Coulter A, Pacini E. 2009. Nectar and pollination drops: how different are they? Ann. Bot. 104:205–219
- Nickrent D, Costea M, Barcelona J, Pelser P, Nixon K. PhytoImages. http://www.phytoimages.siu.edu
- Nicolson T. 1967. Vesicular-arbuscular mycorrhiza - a universal plant symbiosis. Sci. Prog. 55:561–81
- Nicotra AB, Leigh A, Boyce CK, Jones CS, Niklas KJ, *et al.* 2011. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. Funct. Plant Biol. 38:535–52
- Nielsen R. 2014. The emergence process in corn. http://www.kingcorn.org/news/timeless/Emergence.html
- Niemenak N, Cilas C, Rohsius C, Bleiholder H, Meier U, Lieberei R. 2010. Phenological growth stages of cacao plants (Theobroma sp.): codification and description according to the BBCH scale. Ann. Appl. Biol. 156:13–14
- Nieminen K, Blomster T, Helariutta Y, Mähönen AP. 2015. Vascular Cambium Development. Arab. B. 13:e0177
- Niinemets Ü. 1998. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. Plant Ecol. 134:1–11
- Niinemets Ü, Portsmuth A, Tobias M. 2007. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: A neglected source of leaf physiological differentiation? Funct. Ecol. 21:28–40
- Niklas K. 1984. The motion of wind borne pollen grains around conifer ovulate cones implications on wind pollination. Am. J. Bot. 71:356–74
- Niklas KJ. 1988. The role of phyllotactic pattern as a «developmental constraint» on the interception of light by leaf surfaces. Evolution. 42:1–16
- Niklas KJ. 2004. Computer models of early land plant evolution. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 32:47–66
- Niklas K. 2016. Plant Evolution: An Introduction to the History of Life. Chicago, London: University of Chicago Press
- Niklas KJ, Cobb ED, Spatz HC. 2009. Predicting the allometry of leaf surface area and dry mass. Am. J. Bot. 96:531–36
- Niklas K, Kutschera U. 2010. The evolution of the land plant life cycle. New Phytol. 185(1):27–41
- Niu Y, Sun H, Stevens M. 2018. Plant Camouflage: Ecology, Evolution, and Implications. Trends Ecol. EVol. 22:608–18
- Niu S, Yuan H, Sun X, Porth I, Li Y, *et al.* 2016. A transcriptomics investigation into pine reproductive organ development. New Phytol. 209:1278–1289
- Nyeki J, Soltés M. 1996. Floral Biology of Temperate Zone Fruit Trees and Small Fruits. Budapest: Akademiai Kiado
- Offenberg J, Damgaard C. 2019. Ants suppressing plant pathogens: a review. Oikos. 128:1691–1703
- Offler CE, McCurdy DW, Patrick JW, Talbot MJ. 2003. Transfer cells: cells specialized for a special purpose. Annu. Rev. Plant Biol. 54:431–54

- Ogburn RM, Edwards EJ. 2015. Life history lability underlies rapid climate niche evolution in the angiosperm clade Montiaceae. Mol. Phylogenet. EVol. 92:181–192
- Ohashi K, Yahara T. 1999. How long to stay on, and how often to visit a flowering plant?: A model for foraging strategy when floral displays vary in size. Oikos. 86:386–92
- Ohler J. 1999. Modern Coconut Management: Palm Cultivation and Products. London: Intermediate Technology
- Ollerton J, Alarcon R, Waser NM, Price M V, Watts S, *et al.* 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. Ann. Bot. 103(9):1471–80
- Ollerton J, Rech A, Waser N, Price M. 2015. Using the Literature to Test Ollerton J, Rech A, Waser N, Price M. 2015. Using the literature to test pollination syndromes — some methodological xautions. J. Pollinat. Ecol. 16(17):119–25
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos. 120(3):321–26
- Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, *et al.* 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. Ecol. Lett. 17:988–997
- Orosa-Puente B, Leftley N, von Wangenheim D, Banda J, Srivastava AK, *et al.* 2018. Root branching toward water involves posttranslational modification of transcription factor ARF7. Science. 362:1407-1410
- Osborne B, Bergman B. 2009. Why does Gunnera do it and other angiosperms don't? An evolutionary perspective on the Gunnera–Nostoc symbiosis. In Prokaryotic Symbionts in Plants, ed. K Pawlowski, pp. 207–24. Dordrecht, New York: Springer
- Osborne CP, Charles-Dominique T, Stevens N, Bond WJ, Midgley G, Lehmann CER. 2018. Human impacts in African savannas are mediated by plant functional traits. New Phytol. 220:10–24
- Ozinga WA, Bekker RM, Schaminee JHJ, Van Groenendael JM. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. J. Ecol. 92(5):767–77
- Pabón-Mora N, Litt A. 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. Am. J. Bot. 98(9):1415–36
- Pabón-Mora N, Wong GK-S, Ambrose BA. 2014. Evolution of fruit development genes in flowering plants. Front. Plant Sci. 5:300
- Pacini E, Hesse M. 2005. Pollenkitt - Its composition, forms and functions. Flora. 200:399–415
- Pallardy S. 2007. Physiology of Woody Plants. San Diego: Academic Press
- Palliotti A, Silvestroni O, Petoumenou D. 2010. Seasonal patterns of growth rate and morphophysiological features in green organs of cabernet sauvignon grapevines. Am. J. Enol. Vitic. 61:74–82
- Panchen ZA, Primack RB, Nordt B, Ellwood ER, Stevens AD, *et al.* 2014. Leaf out times of temperate woody plants are related to phylogeny, deciduousness, growth habit and wood anatomy. New Phytol. 203:1208–1219
- Pannell JR. 2002. The evolution and maintenance of androdioecy. Annu. Rev. Ecol. Syst. 33:397–425
- Pannell JR, Auld JR, Brandvain Y, Burd M, Busch JW, *et al.* 2015. The scope of Baker's law. New Phytol. 208:656–67
- Pant D. 2002. An Introduction to Gymnosperms, Cycas and Cycadaies. BSIP Monograph No. 4. Lucknow: Birbal Sahni Institute of Palaeobotany
- Papaj DR, Buchmann SL, Russell AL. 2017. Division of labor of anthers in heterantherous plants: flexibility of bee pollen collection behavior may serve to keep plants honest. Arthropod. Plant. Interact. 11:307–15
- Parolin P. 2006. Ombrohydrochory: Rain-operated seed dispersal in plants - With special regard to jet-action dispersal in Aizoaceae. Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants. 201:511–18
- Pausas JG. 2017. Bark thickness and fire regime: another twist. New Phytol. 213:13–15
- Pausas JG, Lamont BB, Paula S, Appezzato-da-Glória B, Fidelis A. 2018. Unearthing belowground bud banks in fire-prone ecosystems. New Phytol. 217:1435–48
- Pearse IS, Koenig WD, Kelly D. 2016. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. New Phytol. 212:546–62
- Pearson C, Ison R. 1997. Agronomy of Grassland Systems. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Peel MC, Finlayson BL, McMahon TA. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrol. Earth Syst. Sci. 11:1633–1644
- Pellmyr O, Thien LB. 2006. Insect Reproduction and Floral Fragrances: Keys to the Evolution of the Angiosperms? Taxon. 35:76–85
- Pérez-Morales C. 1999. Morfología de Espermatófitos. Léon: Editorial Celarayn
- Perin L, Martinez-Aguilar L, Castro-Gonzalez R, Estrada-de Los Santos P, Cabellos-Avelar T, *et al.* 2006. Diazotrophic burkholderia species associated with field-grown maize and sugarcane. Appl. Environ. Microbiol. 72(5):3103–10
- Peroutka M, Adlassnig W, Volgger M, Lendl T, Lichtscheidl IK, Url WG. 2008. Utricularia: a vegetarian carnivorous plant? Plant Ecol. 199:153–162
- Petit RJ, Hampe A. 2006. Some Evolutionary Consequences of Being a Tree. Annu. Rev. Ecol. EVol. Syst. 37:187–214
- Pimienta E, Polito V. 1983. Embryo Sac Development in Almond [Prunus dulcis (Mill.) D. A. Webb] as Affected by Cross-, Self- and Non-pollination. Ann. Bot. 51(4):469–79
- Piperno D. 2006. Phytoliths. A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists. Lanham: AltaMira Press
- Pirani J, Prado J. 2012. Embryopsida, a new name for the class of land plants. Taxon. 61:1096–98
- Pizarro J. 1995. Contribución al studio taxonómico de Ranunculus L. subgen. Batrachium (DC.) A. Gray (Ranunculaceae). Lazaroa. 15:21–113
- Polgar CA, Primack RB. 2011. Leaf-out phenology of temperate woody plants: From trees to ecosystems. New Phytol. 191:926–941
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: Meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytol. 193:30–50
- Popper K. 1972. Objective Knowledge: An Evolutionary Approach. Oxford: Clarendon Press
- Potter D, Eriksson T, Evans RC, Oh S, Smedmark JEE, *et al.* 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. Plant Syst. EVol. 266(1–2):5–43
- Potts s., Biesmeijer J, Kremen C, Neumann P, Schweiger O, Kunin W. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. Trends Ecol. EVol. 25(6):345–53
- Poulis B, O'Leary S, Haddow J, von Aderkas P. 2005. Identification of proteins present in the Douglas-fir ovular secretion: An insight into conifer pollen selection and development. Int. J. Plant Sci. 166:733–39
- Prasad A, Sakai K. 2015. Understanding the alternate bearing phenomenon: Resource budget model. Chaos. 25:123102
- Pregitzer KS. 2008. Tree root architecture - Form and function. New Phytol. 180:562–64
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. 2004. The Algorithmic Beauty of Plants. New York: Springer-Verlag
- Punt W, Hoen PP, Blackmore S, Nilsson S, Le Thomas A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. Rev. Palaeobot. Palynol. 143(1–2):1–81
- Putz F, Holbrook M. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. Selbayana. 9:61–69
- Pyke GH. 1978a. Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. Oecologia. 36:281–93
- Pyke GH. 1978b. Optimal foraging: Movement patterns of bumblebees between inflorescences. Theor. Popul. Biol. 13:72–98
- Pyke GH. 1979. Optimal foraging in bumblebees: Rule of movement between flowers within inflorescences. Anim. Behav. 27:1167–81
- Pyke N, Alspach P. 1986. Inter-relationships of fruit weight, seed number and seed weight in kiwifruit. N. Z. Agric. Sci. 20:153–56
- Qiu Y, Taylor A, McManus H. 2012. Evolution of the life cycle in land plants. J. Syst. EVol. 50:171–194
- Radchuk V, Borisjuk L. 2014. Physical, metabolic and developmental functions of the seed coat. Front. Plant Sci. 5:1–16
- Rallo M, Montecinos D, Mundaca T. 2008. Perfuraciones escalariformes en vasos de árvores nativos de Chile. Maderas. Cienc. y Tecnol. 10:163–72
- Ramírez F, Davenport TL. 2013. Apple pollination: A review. Sci. Hortic. 162:188-203
- Ramírez SR, Eltz T, Fujiwara MK, Gerlach G, Goldman-Huertas B, *et al.* 2011. Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. Science. 333:1742–46
- Ran JH, Shen TT, Wang MM, Wang XQ. 2018. Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 285:1–9
- Ratnaparkhi S. 1973. Co-existence of monosporic and bisporic embryo sacs in Tellima grandiflora. Phyt. 16:123–26
- Raunkjaer C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford: Clarendon Press
- Razanajatovo M, Maurel N, Dawson W, Essl F, Kreft H, *et al.* 2016. Plants capable of selfing are more likely to become naturalized. Nat. Commun. 7:13313
- Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC. (eds.) 2014. Biologia Da Polinização. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural
- Refrégier G, Höft H, Venhettes S. 2012. La cellulose, un acier végétal. Doss. Pour la Sci. 77:14–21
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecol. Monogr. 62:365–392
- Reid N. 1991. Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? Aust. J. Ecol. 16:457–69
- Remy W, Taylor TN, Hass H, Kerp H. 1994. 4-hundred-million-year-old vesicular-arbuscular mycorrhizae. Proc Natl Acad Sci U S A. 91(25):11841–43
- Ren M, Tang J. 2010. Anther fusion enhances pollen removal in Campsis grandiflora, a hermaphroditic flower with didynamous stamens. Int. J. Plant Sci. 171(3):275–82
- Renner S. 2005. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. In Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization, eds. N Waser, J Ollerton, pp. 123–44. Chicago: University of Chicago Press

- Ribeiro RV, Machado EC, Brunini O. 2006. Ocorrência de condições ambientais para a indução do florescimento de laranjeiras no Estado de São Paulo. Rev. Bras. Frutic. 247–53
- Rich S, Watt M. 2013. Soil conditions and cereal root system architecture: review and considerations for linking Darwin and Weaver. J. Exp. Bot. 64(5):1193–1208
- Rickson F. 1975. The ultrastructure of Acacia cornigera L. beltian body tissue. Am. J. Bot. 62:913–22
- Robertson A. 1992. The relantionships between floral display size, pollen carryover and geitonogamy in Myosotis colensoi (Kirk) Mcbride (Boraginaceae). Biol. J. Linn. Soc. 46:333–49
- Robertson AW, MacNair MR. 1995. The Effects of Floral Display Size on Pollinator Service to Individual Flowers of Myosotis and Mimulus. Oikos. 72:106–14
- Robson M, Ryle G, Woledge J. 1988. The grass plant - its form and function. In The Grass Crop: The Physiological Basis of Production, eds. M Jones, A Lazenby, p. xiv, 369 . London ; New York: Chapman and Hall
- Rodrigues MA, Arrobas M. 2010. Analysis of yearly variation on olive yields and its relation to alternate fruiting. 6th Int. Conf. Simul. Model. Food Bio-Industry 2010, pp. 202–5
- Roger P. 1996. Biology and Management Floodwater Ecosystem in Ricefields. Manila: International Rice Research Institute
- Rohde A, Bhalerao RP. 2007. Plant dormancy in the perennial context. Trends Plant Sci. 12:217–23
- Rom C, Barritt B. 1987. Management of apple fruiting spurs for fruit quality and profitability. Part one: the importance of spurs. Good Fruit Grow. 38:14–20
- Ronse De Craene LP. 2010. Floral Diagrams: An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution. Cambridge ; New York: Cambridge University Press
- Ronse De Craene LP, Smets EF. 2001. Staminodes: Their morphological and evolutionary significance. Bot. Rev. 67:351–402
- Ronse De Craene LP, Wanntorp L. 2011. Introduction: establishing the state of the art – the role of morphology in plant systematics. In Flowers on the Tree of Life, eds. L Wanntorp, LP Ronse De Craene, pp. 1–7. Cambridge ; New York: Cambridge University Press
- Rønsted N, Weiblen G, Cook J, Salamin N, Machado C, Savolainen V. 2005. 60 million years of codivergence in the fig-wasp symbiosis. Proc. R. Soc. B-Biological Sci. 272:2593–99
- Rosas-Guerrero V, Aguilar R, Marten-Rodriguez S, Ashworth L, Lopezaraiza-Mikel M, *et al.* 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? Ecol. Lett. 17:388–400
- Roskam H. 2019. Plant Galls of Europe. Zeist: Uitgeverij Knnv
- Roskov Y, Ower G, Orrell T, Nicolson D, Bailly N, *et al.* 2019. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands
- Ross J, Reid J, J. W, Symons G. 2005. Shoot architecture. 1. Regulation of stem length. In Plant Architecture and Its Manipulation, ed. C Turnbull, pp. 57–91. Oxford: Blackwell Publishing
- Roth-Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, Kerp H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: A review. Ann. Bot. 87(5):553–66
- Royer DL. 2012. Leaf Shape Responds to Temperature but Not CO_2 in Acer rubrum. PLoS One. 7:e49559
- Royer DL, Wilf P. 2006. Why Do Toothed Leaves Correlate with Cold Climates? Gas Exchange at Leaf Margins Provides New Insights into a Classic Paleotemperature Proxy. Int. J. Plant Sci. 167:11–18
- Rudall P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. Bot. Rev. 57(2):150–63
- Rudall P. 2007. Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development. Cambridge ; New York: Cambridge University Press. 3rd ed.
- Rudall P, Bateman R. 2011. Defining the limits of flowers: the challenge of distinguishing between the evolutionary products of simple versus compound strobili. Philos Trans R Soc L. B Biol Sci. 365:397–409
- Rudgers JA, Gardener MC. 2004. Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. Ecology. 85:1495–1502
- Ruhfel B, Gitzendanner M, Soltis P, Soltis D, Burleigh J. 2014. From algae to angiosperms–inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes. BMC EVol. Biol. 14(1):23
- Runo S, Kuria EK. 2018. Habits of a highly successful cereal killer, Striga. PLoS Pathog. 14:e1006731
- Ruse M. 2010. Cross- and self-fertilization of plants. C. R. Biol. 333(2):112–18
- Sablowski R. 2007. Flowering and determinacy in Arabidopsis. J. Exp. Bot. 58(5):899–907
- Sachs J. 1874. Traité de Botanique Conforme À L'état Présent de La Science. Paris: F. Savy
- Sack L, Scoffoni C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. New Phytol. 198(4):983–1000
- Sádlo J, Chytrý M, Pergl J, Pyšek P. 2018. Plant dispersal strategies: A new classification based on the multiple dispersal modes of individual species. Preslia. 90:1–22
- Sage RF, Christin PA, Edwards EJ. 2011. The C4 plant lineages of planet Earth. J. Exp. Bot. 62(9):3155–69
- Sage R, Sage T, Kocacinar F. 2012. Photorespiration and the Evolution of C4 Photosynthesis. Annu. Rev. Plant Biol. 63:19–47
- Sagili R, Burgett D. 2011. Evaluating Honey Bee Colonies for Pollination: A Guide for Commercial Growers and Beekeepers, Vol. PNW 623. Oregon State University, University of Idaho & Washington State University
- Salleo S, Nardini A. 2000. Sclerophylly: Evolutionary advantage or mere epiphenomenon ? Plant Biosyst. 134:247–59
- Sánchez-Pérez R, Dicenta F, Martínez-Gómez P. 2012. Inheritance of chilling and heat requirements for flowering in almond and QTL analysis. Tree Genet. Genomes. 8:379–89
- Santi C, Bogusz D, Franche C. 2013. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. Ann. Bot. 111(5):743–67
- Santos FL, Alexandre CA, Coelho RR. 2012. Relações Solo-Água-Planta. In Hidrologia Agrícola, eds. S Shahidian, R Guimarães, CM Rodrigues, pp. 153–203. Évora: Escola de Ciência e Tecnologia da Universidade de Évora e Instituto de Ciências Agrárias e Ambientais Mediterrânicas
- Sanzol J, Herrero M. 2001. The «effective pollination period» in fruit trees. Sci. Hortic. (Amsterdam). 90:1–17
- Sargent RD. 2004. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. Proc. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci. 271(1539):603 LP-608
- Sass J. 1951. Botanical Microtechnique. Ames: Iowa State College Press. 2nd ed.
- Scheiter S, Higgins SI, Osborne CP, Bradshaw C, Lunt D, *et al.* 2012. Fire and fire-adapted vegetation promoted C4 expansion in the late Miocene. New Phytol. 195(3):653–66
- Schiestl F, Schluter P. 2009. Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. Annu. Rev. Entomol. 54:425–46
- Schneider E, Carlquist S. 1998. SEM studies on vessels in fern. 9. Dicranopteris (Gleicheniaceae) and vessel patterns in leptosporangiate ferns. Am. J. Bot. 85:1028–32
- Scholes R. 1997. Savanna. In Vegetation of Southern Africa, eds. R Cowling, D Richardson, S Pierce, pp. 258–77. Cambridge: Cambridge University Press
- Schreiber L, Franke R. 2011. Endodermis and Exodermis in Roots. In eLS. Chichester: John Wiley & Sons Ltd
- Schuettpelz E, Schneider H, Smith AR, Hovenkamp P, Prado J, *et al.* 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. J. Syst. EVol. 54:563–603
- Schulz C, Klaus KV, Knopf P, Mundry M, Dörken V, Stützel T. 2014. Male Cone Evolution in Conifers: Not All That Simple. Am. J. Plant Sci. 5:2842–57
- Schulze B, Spiteller D. 2009. Capsaicin: Tailored chemical defence against unwanted «frugivores.» ChemBioChem. 110:428–29
- Schupp EW, Jordano P, Gomez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. New Phytol. 188(2):333–53
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, *et al.* 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. Nat. Commun. 8:14435
- Shah DU, Reynolds TPS, Ramage MH. 2017. The strength of plants: Theory and experimental methods to measure the mechanical properties of stems. J. Exp. Bot. 68:4497–4516
- Shaltout AD, Unrath CR. 1983. Rest completion prediction model for «Starkrimson Delicious» apples. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 108(6):957–61
- Shigo A. 1991. Modern Arboriculture : A Systems Approach to the Care of Trees and Their Associates. Durham: Shigo and Trees
- Shigo A. 1985. How tree branches are attached to trunks. Can. J. Bot. 63:1391–1401
- Shrestha M, Dyer AG, Boyd-Gerny S, Wong BBM, Burd M. 2013. Shades of red: Bird-pollinated flowers target the specific colour discrimination abilities of avian vision. New Phytol. 198:301–10
- Simmons M, Archer S, Ansley R, Teague W. 2007. Grass effects on tree (Prosopis glandulosa) growth in a temperate savanna. J. Arid Environ. 69:212–27
- Simpson M. 2019. Plant Systematics. Burlington, MA: Academic Press. 3nd ed.
- Singh MB, Bhalla PL. 2006. Plant stem cells carve their own niche. Trends Plant Sci. 11(5):241–46
- Sitte P, Weiller E, Bresinsky A, Kadereit J, Kadereit C. 2003. Strasburger: Tratado de Botánica. Barcelona: Ed. Omega
- Skogsmyr I, Lankinen Å. 2002. Sexual selection: An evolutionary force in plants? Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. 77:537–62
- Skoss JD. 1955. Structure and Composition of Plant Cuticle in Relation to Environmental Factors and Permeability. Bot. Gaz. 117(1):55–72
- Slater D, Bradley R, Withers P, Ennos A. 2014. The anatomy and grain pattern in forks of hazel (Corylus avellana L.) and other tree species. Trees. 28(5):1437–48

- Smith GF, Figueiredo E, Moore G. 2011. English and Latin as alternative languages for validating the names of organisms covered by the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants: The final chapter? Taxon. 60(5):1502–3
- Smýkal P, Vernoud V, Blair MW, Soukup A, Thompson RD. 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. Front. Plant Sci. 5:351
- Soares Filho A de O. 2012. Fitogeografia e Estrutura das Florestas Estacionais Deciduais no Brasil. Universidade Estadual de Feira de Santana
- Sogo A, Tobe H. 2006. The evolution of fertilization modes independent of the micropyle in Fagales and «pseudoporogamy». Plant Syst. EVol. 259:73–80
- Soler L, Cuevas J. 2008. Development of a new technique to produce winter cherimoyas. Horttechnology. 18:24–28
- Soltis DE, Fishbein M, Kuzoff RK. 2003. Reevaluating the Evolution of Epigyny: Data from Phylogenetics and Floral Ontogeny. Int. J. Plant Sci. 164:S251–64
- Soltis D, Soltis P, Endress P, Chase M, Manchester S, *et al.* 2018. Phylogeny and Evolution of the Angiosperms. Chicago: University of Chicago Press. 2nd ed.
- Spichiger R-E, Savoilainen V, Figeat M, Jeanmonod D. 2009. Botanique Systématique des Plants à Fleurs. Une Approche Phylogénétique Nouvelle des Angiospermes des Région Tempérés et Tropicales. Lausanne: Presses Polytechiniques et Universitaires Romandes. 3ème ed.
- Srinivasan V, Kumar P, Long S. 2016. Decreasing, not increasing, leaf area will raise crop yields under global atmospheric change. Glob. Chang. Biol. 23:1626–35
- Stace C. 1991. Plant Taxonomy and Biossistematics. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- Stanley S. 2016. Estimates of the magnitudes of major marine mass extinctions in earth history. Proc. Natl. Acad. Sci.
- Stebbins G. 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press
- Steeves TA, Sussex IM. 1989. Patterns in Plant Development. New York: Cambridge University Press
- Stein WE, Berry CM, Morris JL, Hernick LV, Mannolini F, *et al.* 2019. Mid-Devonian Archaeopteris Roots Signal Revolutionary Change in Earliest Fossil Forests. Curr. Biol.
- Stein W, Boyer J. 2006. Evolution of land plant architecture: beyond the telome theory. Paleobiology. 32(3):450–82
- Stephenson NL, Das AJ, Condit R, Russo SE, Baker PJ, *et al.* 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. Nature. 507:90–93
- Stevens P. Angiosperm Phylogeny Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]: www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/
- Stone L, Roberts A. 1991. Conditions for a species to gain advantage from the presence of competitors. Ecology. 72(6):1964–72
- Struwe L. 2018. The Naming of Plants - Explanations and Examples. Skillman: Botanical Accuracy LLC
- Sulas L, Canu S, Ledda L, Carroni A, Salis M. Yield and nitrogen fixation potential from white lupine grown in rainfed Mediterranean environments. Sci. Agric. 73:338–46
- Sun IF, Chen YY, Hubbell SP, Wright SJ, Noor NSM. 2007. Seed predation during general flowering events of varying magnitude in a Malaysian rain forest. J. Ecol. 95(4):818–27
- Sundaresan V. 2005. Control of seed size in plants. Proc Natl Acad Sci U S A. 102(50):17887–88
- Sutherland WJ, Stillman RA. 1988. The foraging tactics of plants. Oikos. 52:239–244
- Svistoonoff S, Benabdoun F, Nambiar-Veetil M, Imanishi L, Vaissayre V, *et al.* 2013. The Independent Acquisition of Plant Root Nitrogen-Fixing Symbiosis in Fabids Recruited the Same Genetic Pathway for Nodule Organogenesis. PLoS One. 8(5):e64515
- Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology. 1962. II Terminology of simple symmetrical plane shapes (Chart 1). Taxon. 11:145–56
- Takacs EM, Li J, Du C, Ponnala L, Janick-Buckner D, *et al.* 2012. Ontogeny of the Maize Shoot Apical Meristem. Plant Cell. 24:3219–34
- Tang P, Zhang Q, Yao X. 2017. Comparative transcript profiling explores differentially expressed genes associated with sexual phenotype in kiwifruit. PLoS One. 12:e0180542
- Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P, Pardos JA. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between Pinus halepensis Mill., P. pinaster Ait., P. nigra Arn. and P. pinea L. J. Ecol. 89(4):629–38
- Taylor T, Taylor E, Krings M. 2009. Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants. Amsterdam: Academic Press
- Tedore C, Nilsson DE. 2019. Avian UV vision enhances leaf surface contrasts in forest environments. Nat. Commun. 238
- Teixeira A, Ricardo C. 1993. Fotossíntese. Lisboa: Didáctica Editora. 2a ed.
- Teixeira G, Branco M. 2006. Pólen. Lisboa: ISAPress
- Testo W, Sundue M. 2016. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. Mol. Phylogenet. EVol. 105:200–211
- Thomas P. 2016. Biological Flora of the British Isles: Fraxinus excelsior. J. Ecol. 104:1158–1209
- Thomas P. 2000. Trees: Their Natural History. Cambridge: Cambridge University Press
- Tillich HJ. 2007. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (monocotyledons). Ann. Bot. 100:1413–29
- Tilman D, Balzer C, Hill J, Befort BL. 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. Proc Natl Acad Sci U S A. 108(50):20260–64
- Tobin B, Cermak J, Chiatante D, Danjon F, Di Iorio A, *et al.* 2007. Towards developmental modelling of tree root systems. Plant Biosyst. 141(3):481–501
- Tomescu AMF. 2009. Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development. Trends Plant Sci. 14(1):5–12
- Tomescu AMF, Pratt LM, Rothwell GW, Strother PK, Nadon GC. 2009. Carbon isotopes support the presence of extensive land floras pre-dating the origin of vascular plants. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 283(1–2):46–59
- Tomlinson P, Takaso T. 2002. Seed cone structure in conifers in relation to development and pollination: a biological approach. Can. J. Bot. 80:1250–73
- Torre Grossa J, Vaissière B, Rodet G, Botella L, Cousin M. 1994. Besoins en pollinisation de la variété d'amandier auto-compatible «Lauranne». Acta Hort. 373:145–52
- Toyota M, Spencer D, Sawai-Toyota S, Jiaqi W, Zhang T, *et al.* 2018. Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling. Science. 361:1112 -15
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo RN. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. Biol. J. Linn. Soc. 84:1–54
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen: Typologie Und Stellung Im Aufbau Des Vegetationskörpers. Stuttgart; Portland-USA: Fischer
- Troll W. 1954. Praktische Einführung in Die Pflanzenmorphologie; Ein Hilfsbuch Für Den Botanischen Unterricht Und Für Das Selbststudium. Jena: G. Fischer
- Turland N, Wiersema J, Barrie FR, Greuter W, Hawksworth DL, *et al.* 2018. International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code) Adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Glashütten: Koeltz Botanical Books
- Turner IM. 1994. Sclerophylly: Primarily Protective? Funct. Ecol. 8:669–75
- Turner ME, Stephens JC, Anderson WW. 1982. Homozygosity and patch structure in plant populations as a result of nearest-neighbor pollination. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 79:203–7
- Ueda H, Kikuta Y, Matsuda K. 2012. Plant communication mediated by individual or blended VOCs? Plant Signal. Behav. 7:222–26
- Ueno O, Kawano Y, Wakayama M, Takeda T. 2006. Leaf vascular systems in C3 and C4 grasses: A two-dimensional analysis. Ann. Bot. 97(4):611–21
- Uga Y, Sugimoto K, Ogawa S, Rane J, Ishitani M, *et al.* 2013. Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. Nat. Genet. 45(9):1097–1102
- Uphoff N, Kassam A, Harwood R. 2011. SRI as a methodology for raising crop and water productivity: productive adaptations in rice agronomy and irrigation water management. Paddy Water Environ. 9(1):3–11
- Urru I, Stensmyr MC, Hansson BS. 2011. Pollination by brood-site deception. Phytochemistry. 72:1655–1666
- Valle C, Savidan Y. 1996. Genetics, cytogenetics and reproductive biology of Brachiaria. In Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement, eds. J Miles, B Maass, C Valle, pp. 147–63. Brasilia: EMBRAPA-CNPGC
- Valle RR, Almeida AA de, Leite RM de O. 1990. Energy costs of flowering, fruiting, and cherelle wilt in cacao. Tree Physiol. 6:329–36
- Vanderplanck M, Moerman R, Rasmont P, Lognay G, Wathelet B, *et al.* 2014. How does pollen chemistry impact development and feeding behaviour of polylectic bees? PLoS One. 9:e86209
- Van den Berg C, Willemsen V, Hendriks G, Weisbeek P, Scheres B. 1997. Short-range control of cell differentiation in the Arabidopsis root meristem. Nature. 390:287–89
- Van Dersal WR. 1940. Utilization of oaks by birds and mammals. J. Wildl. Manage. 4:404–28
- Van Dijk P. 2009. Apomixis: Basics for non-botanists. In Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis, eds. I Isa, K Martens, P Van Dijk, pp. 47–62. Dordrecht: Springer
- Van Loo J, Coussement P, Deleenheer L, Hoebregs H, Smits G. 1995. On the presence of inulin and oligofructose as natural ingredients in the western diet. Crit. Rev. Food Sci. Nutr. 35(6):525–52
- Van Tieghem P. 1898. Éléments de Botanique, Vol. I. Paris: Masson et Cie. 3ème ed.
- Van Wilgen BW, Richardson DM, Le Maitre DC, Marais C, Magadlela D. 2001. The economic consequences of alien plant invasions: Examples of impacts and approaches to sustainable management in south Africa. Environ. Dev. Sustain. 3:145–68
- Van Wyk B, Van Wyk P. 2006. Field Guide to Trees of Southern Africa. Cape Town: Struik Publishers

- Varennes A. 2003. Produtividade dos Solos e Ambiente. Lisboa: Escolar Editora
- Varga A, Bruinsma J. 1986. Tomato. In CRC Handbook of Fruit Set and Development, ed. S Monselise, pp. 461–80. Boca Raton: CRC Press
- Vargas P, Liberal I, Ornosa C, Gómez JM. 2017. Flower specialisation: the occluded corolla of snapdragons (Antirrhinum) exhibits two pollinator niches of large long-tongued bees. Plant Biol. 19:787–97
- Varoquaux F, Blanvillain R, Delseny M, Gallois P. 2000. Less is better: new approaches for seedless fruit production. Trends Biotechnol. 18(6):233–42
- Vasconcellos J. 1969. Noções Sobre a Morfologia Externa das Plantas Superiores. Lisboa: Ministério da Economia, Direcção Geral dos Serviços Agrícolas
- Vasconcelos M, Greven M, Winefield C, Trought M, Raw V. 2009. The Flowering Process of Vitis vinifera: A Review. Am. J. Enol. Vitic. 60(4):411–34
- Veit B. 2006. Stem cell signalling networks in plants. Plant Mol. Biol. 60:793–810
- Verdeil JL, Alemanno L, Niemenak N, Tranbarger TJ. 2007. Pluripotent versus totipotent plant stem cells: dependence versus autonomy? Trends Plant Sci. 12:245–252
- Verheij E. 2006. Fruit Growing in the Tropics, Vol. 5. Wageningen: Agromisa Foundation
- Vitasse Y, Lenz A, Körner C. 2014. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees. Front Plant Sci. 5:541
- Vittoz P, Engler R. 2007. Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. Bot. Helv. 117:109–24
- Vogel S. 1996. Christian Konrad Sprengel's theory of the flower: The cradle of floral ecology. In Floral Biology, eds. D Lloyd, S Barrett, pp. 44–62. New York: Chapman & Hall
- Vogt L, Bartolomaeus T, Giribet G. 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. Cladistics. 26(3):301–25
- Volaire F, Seddaiu G, Ledda L, Lelievre F. 2009. Water deficit and induction of summer dormancy in perennial Mediterranean grasses. Ann. Bot. 103:1337–46
- Von Frish K. 1994. The Dance Language and Orientation of Bees. Cambridge: Harvard University Press
- von Helversen D, von Helversen O. 2003. Object recognition by echolocation: A nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. J. Comp. Physiol. A Neuroethol. Sensory, Neural, Behav. Physiol. 189:327–336
- von Willert DJ. 1993. Can Welwitschia mirabilis have more than only two foliage leaves? South African J. Bot. 59(6):639–40
- von Willert DJ. 1985. Welwitschia mirabilis – new aspects in the biology of an old Plant. Adv. Bot. Res. 11(C):157–91
- Vozzo JA. 2002. Tropical Tree Seed Manual. Washington, D.C.: U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service
- Walton E, Fowke P, Weis K, McLeay P. 1997. Shoot axillary bud morphogenesis in kiwifruit (Actinidia deliciosa). Ann. Bot. 80(1):13–21
- Wang X, Luo B. 2013. Mechanical pressure, not genes, makes ovulate parts leaf-like in Cycas. Am. J. Plant Sci. 4:53–57
- Waser N. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. Am. Nat. 127:593–603
- Waser NM, Chittka L, Price M V., Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology. 77:1043–60
- Watt M, Evans JR. 1999. Proteoid roots. Physiology and development. Plant Physiol. 121(2):317–24
- Wenny DG. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. EVol. Ecol. Res. 3:51–74
- Werner GD, Cornwell WK, Sprent JI, Kattge J, Kiers ET. 2014. A single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N2-fixation in angiosperms. Nat Commun. 5:4087
- Westerkamp C, Classen-Bockhoff R. 2007. Bilabiate flowers: The ultimate response to bees? Ann. Bot. 100(2):361–74
- Whiley AW, Saranah JB, Wolstenholme BN. 1998. Phenophysiological modelling in avocado - an aid in research planning. World Avocado Congr. III, pp. 71–75
- Whippo CW. 2019. Plant movement. https://www.accessscience.com/content/plant-movement/523700
- White R, Murray S, Rohweder M. 2000. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems. World Resources Institute: Washington, DC.
- Whitfield JB, Lockhart PJ. 2007. Deciphering ancient rapid radiations. Trends Ecol. EVol. 22(5):258–65
- Whittaker RH. 1969. New concepts of kingdoms or organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdoms. Science 163:150–60
- Willems A. 2006. The taxonomy of rhizobia: an overview. Plant Soil. 287(1–2):3–14
- Williams CG. 2009. Conifer Reproductive Biology. Dordrecht: Springer
- Williams JH. 2008. Novelties of the flowering plant pollen tube underlie diversification of a key life history stage. Proc. Natl. Acad. Sci. 105:11259–11263
- Williams JH, Taylor ML, O'Meara BC. 2014. Repeated evolution of tricellular (and bicellular) pollen. Am. J. Bot. 101(4):559–71
- Williams RR. 1965. The effect of summer nitrogen applications on the quality of apple blossom. J. Hortic. Sci. 40:31–41
- Willis A, Rodrigues B, Harris P. 2013. The ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. CRC. Crit. Rev. Plant Sci. 32:1–20
- Willis KJ, McElwain JC. 2013. The Evolution of Plants. New York: Oxford University Press
- Willmer P. 2011. Pollination and Floral Ecology. Princeton: Princeton University Press
- Wilson EO. 1984. Biophilia. Cambridge: Harvard University Press
- Wilson EO. 1998. Consilience: The Unity of Knowledge. New York: Knopf
- Woese CR, Kandler O, Wheelis ML. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. Proc Natl Acad Sci U S A. 87(12):4576–79
- Wolfe CT. 2012. Chance between holism and reductionism: Tensions in the conceptualisation of Life. Prog. Biophys. Mol. Biol. 110(1):113–20
- Woodward FI. 1987. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO_2 from preindustrial levels. Nature. 327(6123):617–18
- Worbes M, Fichtler F. 2010. Wood anatomy and tree-ring structure and their importance for tropical dendrochronology. In Amazonian Floodplain Forests: Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management, eds. J WJ, P MTF, W F, S J, P P, pp. 14–35. Heidelberg: Springer
- Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, *et al.* 2017. Global climatic drivers of leaf size. Science. 357:917–921
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. Funct. Ecol. 15(4):423–34
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature. 428(6985):821–27
- Wright SI, Barrett SCH. 2010. The long-term benefits of self-rejection. Science. 330:459–60
- Yang Q, Fu Y, Wang YQ, Deng QX, Tao L, *et al.* 2011. Effects of simulated rain on pollen-stigma adhesion and fertilization in loquat (Eriobotrya japonica Lindl.). J. Hortic. Sci. Biotechnol. 86:221–24
- Yang T, Liao X, Yang L, Liu Y, Mu W, *et al.* 2019. Comparative analyses of 3654 chloroplast genomes unraveled new insights into the evolutionary mechanism of green plants. bioRxiv
- Yashina S, Gubin S, Maksimovich S, Yashina A, Gakhova E, Gilichinsky D. 2012. Regeneration of whole fertile plants from 30,000-y-old fruit tissue buried in Siberian permafrost. Proc. Natl. Acad. Sci. 109:4008–13
- Yeung E, Meinke D. 1993. Embryogenesis in angiosperms: Development of the suspensor. Plant Cell. 5(10):1371–81
- Yi XF, Yang YQ. 2010. Large acorns benefit seedling recruitment by satiating weevil larvae in Quercus aliena. Plant Ecol. 209:291–300
- Zadoks JC, Chang TT, KonzaK CF. 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. Weed Res. 14:415–21
- Zamil MS, Geitmann A. 2017. The middle lamella - More than a glue. Phys. Biol. 14:015004
- Zavada, MS.; Taylor TN. 1986. The Role of Self-Incompatibility and Sexual Selection in the Gymnosperm-Angiosperm Transition: A Hypothesis. Am. Nat. 128(4):538–50
- Zhang J, Gao G, Chen JJ, Taylor G, Cui KM, He XQ. 2011. Molecular features of secondary vascular tissue regeneration after bark girdling in Populus. New Phytol. 192(4):869–84
- Zhang LB, Simmons MP, Kocyan A, Renner SS. 2006. Phylogeny of the Cucurbitales based on DNA sequences of nine loci from three genomes: Implications for morphological and sexual system evolution. Mol. Phylogenet. EVol. 39:305–22
- Zhao Z, Lu N, Conner JK. 2016. Adaptive pattern of nectar volume within inflorescences: Bumblebee foraging behavior and pollinator-mediated natural selection. Sci. Rep. 6:34499
- Zheng YY, Lin XJ, Liang HM, Wang FF, Chen LY. 2018. The Long Journey of Pollen Tube in the Pistil. Int. J. Mol. Sci. 19:3529
- Zhong B, Liu L, Yan Z, Penny D. 2013. Origin of land plants using the multispecies coalescent model. Trends Plant Sci. 18(9):492–95
- Zhu X-G, Long S, Ort D. 2008. What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? Curr. Opin. Biotechnol. 19(2):153–59
- Zimmerman R. 1972. Juvenility and flowering in wood plants: a review. HortScience. 5:447–55
- Zobel RW, Waisel Y. 2010. A plant root system architectural taxonomy: A framework for root nomenclature. Plant Biosyst. 144(2):507–12
- Zohary D. 2001. Domestication of Crop Plants. In Encyclopedia of Biodiversity. Vol. II, ed. SA Levin, pp. 217–227. San Diego: Academic Press
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Boyce CK, Sack L, Holbrook NM. 2002. Hydraulic architecture of leaf venation in Laurus nobilis L. Plant, Cell Environ. 25:1445–50

ANEXO

NOMES DE PLANTAS CULTIVADAS

- *Actinidia chinensis* (Actinidiaceae) «quivi»
- *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae) «castanheiro-da-índia»
- *Agave sisalana* (Agavaceae) «sisal»
- *Allium cepa* (Alliaceae) «cebola»
- *Allium sativum* (Alliaceae) «alho»
- *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae) «cajueiro»
- *Annona cherimola* (Annonaceae) «anona-cherimola»
- *Arachis hypogaea* (Fabaceae) «amendoim»
- *Arbutus unedo* (Ericaceae) «medronheiro»
- *Asparagus officinalis* (Asparagaceae) «espargo»
- *Avena sativa* (Poaceae) «aveia»
- *Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* (Amaranthaceae) «beterraba»
- *Brassica napus* (Brassicaceae) «rábano, nabo-amarelo, nabiça, colza»
- *Brassica oleracea* (Brassicaceae) «couve»
- *Brassica rapa* (Brassicaceae) «nabo-branco»
- *Cajanus cajan* (Fabaceae) «feijão-congo»
- *Camelia japonica* (Theaceae) «cameleira»
- *Cannabis sativa* (Cannabaceae) «cânhamo, canábis»
- *Capparis spinosa* (Capparaceae) «alcaparra»
- *Capsicum annuum* (Solanaceae) «pimento, pimentão»
- *Carica papaya* (Caricaceae) «papaeira, mamoeiro»
- *Castanea sativa* (Fagaceae) «castanheiro»
- *Cenchrus americanus* (= *Pennisetum glaucum*) «milheto, massango-liso» (*vd.* Chemisquy *et al.* 2010)
- *Ceratonia siliqua* (Fabaceae) «alfarrobeira»
- *Chenopodium quinoa* (Amaranthaceae) «quinoa»
- *Cichorium intybus* var. *sativum* (Asteraceae) «chicória»
- *Citrullus lanatus* (Cucurbitaceae) «melancia»
- *Cocus nucifera* (Arecaceae) «coqueiro»
- *Coffea arabica* (Rubiaceae) «cafeeiro-arábica»
- *Coffea canephora* (Rubiaceae) «cafeeiro-robusta»
- *Cucumis melo* (Cucurbitaceae) «meloeiro»
- *Cucumis sativus* (Cucurbitaceae) «pepino»
- *Cucurbita pepo* (Cucurbitaceae) «abóbora-menina»
- *Daucus carota* (Apiaceae) «cenoura»
- *Diospyros kaki* (Ebenaceae) «diospireiro»
- *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae) «eucalípto»
- *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) «pitangueira»
- *Fagopyrum esculentum* (Polygonaceae) «trigo-sarraceno»
- *Ficus carica* (Moraceae) «figueira»
- *Foeniculum vulgare* (Apiaceae) «funcho»
- *Fragaria x ananassa* (Rosaceae) «morangueiro»
- *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae) «ginkgo»
- *Helianthus annuus* (Asteraceae) «*girassol*»
- *Hordeum vulgare* (Poaceae) «cevada»
- *Humulus lupulus* (Cannabaceae) «lúpulo»
- *Ipomoea patatas* (Convolvulaceae) «batateira-doce»
- *Juglans regia* (Juglandaceae) «nogueira»
- *Lactuca sativa* (Asteraceae) «alface»
- *Laurus nobilis* (*Lauraceae*) «loureiro»
- *Litchi chinensis* (Sapindaceae) «litchi»
- *Lupinus albus* (Fabaceae) «tremoceiro-branco»
- *Malus domestica* (Rosaceae) «macieira»
- *Mangifera indica* (Anacardiaceae) «mangueira»
- *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) «mandioca»
- *Myristica fragrans* (*Myristicaceae*) «noz-moscada»
- *Nephelium lappaceum* (Sapindaceae) «rambutão»
- *Olea europaea var. europaea* (Oleaceae) «oliveira»
- *Persea americana* (Lauraceae) «abacateiro»
- *Plinia cauliflora* (Myrtaceae) «jabuticabeira»
- *Pinus pinaster* (Pinaceae) «pinheiro-bravo»
- *Pinus pinea* (Pinaceae) «pinheiro-manso»
- *Pistacia vera* (Anacardiaceae) «pistaceiro»
- *Pisum sativum* (Fabaceae) «ervilheira»
- *Prunus armeniaca* (Rosaceae) «damasqueiro»
- *Prunus avium* (Rosaceae) «cerejeira»
- *Prunus domestica* (Rosaceae) «ameixeira-europeia»
- *Prunus dulcis* (Rosaceae) «amendoeira»
- *Prunus persica* (Rosaceae) «pessegueiro»
- *Prunus salicina* (Rosaceae) «ameixeira-japonesa»
- *Punica granatum* (Lythraceae) «romãzeira»
- *Pyrus communis* (Rosaceae) «pereira»
- *Quercus suber* (Fagaceae) «sobreiro»
- *Ricinus communis* (Euphorbiaceae) «rícino»
- *Rorippa nasturtium-aquaticum* (Brassicaceae) «agrião»
- *Rosa* sp.pl. (Rosaceae) «roseiras»
- *Rubus caesius* (Rosaceae) «amora-cultivada»
- *Rubus fruticosus* (Rosaceae) «amora-cultivada»
- *Rubus idaeus* (Rosaceae) «framboesa»
- *Saccharum officinarum* (Poaceae) «cana-de-açúcar»
- *Sambucus nigra* (Adoxaceae) «sabugueiro»
- *Secale cereale* (Poaceae) «centeio»
- *Solanum lycopersicum* (Solanaceae) «tomateiro»
- *Solanum melongena* (Solanaceae) «beringela»
- *Solanum tuberosum* (Solanaceae) «batateira, batateira-rena»
- *Spinacia oleracea* (Amaranthaceae) «espinafre»
- *Theobroma cacao* (Malvaceae, Sterculioideae) «cacaueiro»
- *Trifolium repens* (Fabaceae) «trevo-branco»
- *Trifolium subterraneum* (Fabaceae) «trevo-subterrâneo»
- *Triticum aestivum* (Poaceae) «trigo-mole»
- *Triticum durum* (Poaceae) «trigo-duro»
- *Vicia faba* (Fabaceae) «faveira»
- *Vigna unguiculata* (Fabaceae) «feijão-frade»
- *Vitis vinifera* (Vitaceae) «videira-europeia»
- *Zea mays* (Poaceae) «milho-graúdo»

ÍNDICE REMISSIVO

A
abacateiro (Persea americana, Lauraceae) 135, 212, 246, 247, 271
abelhas (Anthophila) 254
  abelha-melífera (Apis mellifera) 253, 254, 255, 256, 257, 258
abelhões (Bombus, Apidae) 255, 257, 258
Acanthaceae 53
Acer (Sapindaceae) «bordos» 197
acrogimnospérmicas 307
actinomorfia. *Vd.* flor actinomórfica
acúleos (emergências) 57
Adansonia digitata (Bombacoideae, Malvaceae) «embondeiro, baobá» 119, 120
adaptação 60
adaxial 60
adelfia (androceu) 149
aderência. *Vd.* adnação
adnação 60
aerênquima (parênquima) 45
afilhamento 217
Afzelia africana (Fabaceae) 170
agamospermia. *Vd.* apomixia
Agavoideae (Asparagaceae) 39, 90, 117, 220, 293, 296
agrião (Rorippa nasturtium-aquaticum, Brassicaceae) 228
Ailanthus altissima (Simaroubaceae) 114, 163, 279, 282
alburno. *Vd.* borne
alcaparra (Capparis spinosa, Capparaceae) 140, 263
alelopatia 183
aleurona (semente) 170, 171, 172
alface (Lactuca sativa, Asteraceae) 236
algas castanhas 20, 300
alho (Allium sativum, Alliaceae) 125
Alnus lusitanica (Betulaceae) «amieiro» 75, 76
alogamia (polinização). *Vd.* polinização cruzada
alongamento (caule) 194, 202, 203
  alongamento do colmo (gramíneas) 218
  alongamento intercalar 43
  alongamento monopodial. *Vd.* monopódio
  alongamento simpodial. *Vd.* simpódio
  intensidade do alongamento 196-8
  sistema de alongamento rameal 194-8
alporquia (reprodução assexuada) 293
alteração ontogénica de sexo 245
alternância de fases nucleares (ciclos de vida) 301
alternância de gerações (ciclos de vida) 301, 302
Amaranthaceae 53, 142
amido 72
amontoa (reprodução assexuada) 293
analogia 60-1
ananaseiro (Ananas comosus, Bromeliaceae) 135, 161, 162, 163, 164, 213
anatomia vegetal 42, 174 (n. 32)
  anatomia entrenodal 78
  anatomia nodal 79
androceu 33, 147-50, 160, 237
androdioicia (sistemas sexuais) 239, 240
andromonoicia (sistemas sexuais) 239
anel cicatricial (caule) 193
anel de crescimento (caule) 68, 82, 85, 86, 91, 200
anemocoria (dispersão) 278, 279
anemofilia. *Vd.* polinização
angiospérmicas 21, 25, 42, 50, 51, 52, 82, 83, 84, 85, 109, 126, 136, 149, 150, 156, 320
  angiospérmicas basais 271
ângulo de inserção (caule) 202, 203, 207
ângulo geotrópico (raiz) 178, 179, 180
anisogamia 301, 304
anona-cherimola (Annona cherimola, Annonaceae) 186, 236
antera (flor) 147-50, 245
  anteras basifixas 147
  anteras coniventes 149
  anteras dorsifixas 147
anterídio 23, 304
anterior 60
anterozoides 304
ântese 136, 222, 268
antípodas (saco embrionário) 156, 157, 238
antofilo (flor) 102, 123, 124
  antofilos estéreis 102, 142
  antofilos férteis 102
antóforo (flor) 140
antropocoria (dispersão) 277, 278, 282, 318
apêndice (inflorescência das Araceae) 264
apomixia 290
  apomixia esporofítica 291
  apomixia gametofítica 291
apoplasto 49
aposporia (apomixia) 291
aquénio (fruto) 163
Arabidopsis thaliana (Brassicaeae) 82, 102, 136
Araucariaceae 121, 312
Archaeplastida. *Vd.* Plantas
área *core* (de um *taxa*) 241
áreas crivosas (floema) 52-3
Arecaceae 82, 169, 220
arilo (semente) 170, 317, 318
arista (inflorescência das gramíneas) 158, 159, 220
arquegónio 23, 304
arquitetura de plantas 206
  análise arquitetural das plantas 219
  arquitetura das gramíneas 216-9
  modelos arquiteturais 219-20
arroz (Oryza sativa, Poaceae) 45, 217
Artocarpus altilis (Moraceae) «fruta-pão» 212
Arum (Araceae) 264
árvore 96-97
  árvores folhosas 87
  árvores-garrafa 97
  árvores resinosas 87
asa (semente) 168
Ascomycota 300
assimilação 23
Asteraceae 144, 145, 149, 150, 151, 160, 163, 290
atarraque 206
atempamento (caule) 83
aurículas (folha) 116, 117
autocoria (dispersão) 279
autofecundação. *Vd.* polinização
autogamia (polinização) 242
  autogamia autónoma 243-4
  autogamia facilitada 243
autoincompatibilidade 247-8
  autoincompatibilidade esporofítica 247
  autoincompatibilidade gametofítica 247
  autoincompatibilidade heteromórfica 247
  autoincompatibilidade homomórfica 247
  autoincompatibilidade parcial 248
Avena fatua (Poaceae) 285
Azolla filiculoides (Azollaceae) 76

B
bactérias fixadoras de azoto 73, 74, 75, 76
baga (fruto) 163
bainha (anatomia)
  bainha de amido 79
  bainha de Kranz 104, 106
  bainha do feixe 104, 105
  bainha endodermoide 78, 79
  extensões da bainha do feixe 105
bainha (folha) 107-8
balaústia (fruto) 163
balocoria (dispersão) 279
bandas de Caspary (anatomia da raiz) 49, 63, 64, 65, 77
bandeira (gramíneas) 218, 219
barocoria (dispersão) 276, 278, 279
batateira-doce (Ipomoea patatas, Convolvulaceae) 61, 289
batateira (Solanum tuberosum, Solanaceae) 92, 174 (n. 3), 262, 289, 290
Begoniaceae 139
beringela (Solanum melongena, Solanaceae) 236, 262, 263, 275
Bertholletia excelsa (Lecythidaceae) «castanha-do-pará» 279
beterraba (Beta vulgaris, Amaranthaceae) 68, 69, 72, 167, 168, 169, 236
bioporo (solo) 182
bolbilho 124, 125
bolbo 124, 125
  bolbo de bolbilhos 125
  bolbo entunicado 124
  bolbo escamoso 124
  bolbo monopodial 124
  bolbo simpodial 124
  falso bolbo 124
  prato ou disco do bolbo 97, 98, 123, 124
bolsa (caule) 197
  lançamento da bolsa 197, 198
Bombax costata (Malvaceae, Bombacoideae) 191
borne (anatomia) 86
bóstrix (inflorescência) 130
botão (flor) 185
bráctea (estróbilo)
  brácteas estéreis 312
  brácteas férteis 312
bráctea (inflorescência) 127
  brácteas florais 127
  brácteas involucrais 127, 129
bractéola (inflorescência) 126, 127, 128
braquiblasto (caule) 196, 197
  braquiblasto fértil 211
  braquiblasto florífero 197, 209, 211, 214
  braquiblastos com inflorescências terminais 211
Brassicaceae 74, 117, 158, 160
Brassica rapa (Brassicaceae) 72, 93, 169
Bryophyllum (Kalanchoe)
daigremontiana (Crassulaceae) 117, 118
bursículo (flor das orquídeas) 264, 265, 266
Buxaceae 141, 250

C
cabelame (raiz) 69
cacaueiro (Theobroma cacau, Malvaceae) 120, 234, 235, 271, 275
cacho (inflorescência) 129
  cacho composto 130, 131
  cacho fechado 129, 132
Cactaceae 93, 96, 97, 99, 124, 169
caducifolia 119, 120
  semicaducifolia 120, 191
calaza (primórdio seminal) 151, 157, 270, 272

cálice (flor)
cálice acrescente 143
cálice dialissépalo 143
cálice petaloide 143
cálice sinsépalo 143
caliptra (anatomia da raiz) 62, 63, 67
caliptrogene 63
calo (célula) 44, 91, 296
calo de lavoura (solo) 180
calo (gramíneas) 158, 159
camada de aleurona (semente) 170, 172, 287
camada limite (fisiologia da folha) 57, 108, 115
câmara polínica 314, 316
câmbio (meristema) 40, 42, 43, 44, 66, 67, 68, 69
procâmbio 43, 63
caméfito (fisionomia) 226
camuflagem 37
cana-de-açúcar (Saccharum officinarum, Poaceae) 76, 106, 289
canal de resina (anatomia) 54, 87
cânhamo (Cannabis sativa, Cannabaceae) 47, 55, 78
Cannaceae 139
Canna indica (Cannaceae) 169
canópia 96
capitel (folha das palmeiras) 108
capítulo (inflorescência) 129
recetáculo capitular 129
caprificação (polinização) 261
cápsula (fruto) 163
características da história de vida 175 (n. 77)
carácter (taxonomia) 59
carácter qualitativo 61
carácter quantitativo 61, 178
estado de carácter 61
cariogamia 232, 270
cariopse (fruto) 163, 170
gramíneas de sementes nuas 172
gramíneas de sementes vestidas 172
carolo 134
carpelo (flor) 136, 151, 152, 153, 156, 158, 159, 162, 237
carúncula (semente) 170
casca (anatomia) 44, 83, 84, 86, 88, 97
casca inclusa 202, 203
ruga da casca 199
casmogamia (polinização) 243
castanheiro (Castanea sativa, Fagaceae) 121, 216, 222, 271
Casuarinaceae 26, 76, 270
catafilo (folha) 97, 101, 102, 184, 186
catch crop 180
categoria formal (nomenclatura) 21
caule 76-100
caule determinado 188
caule estéril 185
caule fistuloso 81
caule florífero 185, 210, 211, 212
braquiblasto florífero 209, 211
macroblasto florífero 209, 211
caule indeterminado 188
caule maciço 81
caule meduloso 81
caule volúvel 97
caulifloria (posição da inflorescências nos caules) 209
caulómero (caule) 195, 196
cebola (Allium cepa, Alliaceae) 101, 111, 124, 236
Cecropia (Urticaceae) 279
Cedrus (Pinaceeae) «cedros» 197, 291, 318
Ceiba pentandra (Malvaceae, Bombacoideae) 48, 70, 226, 228, 249
Celtis australis (Cannabaceae) «lódão-bastardo» 15, 92
célula
célula albuminosa (floema) 53, 105
célula amilácea 172
célula anteridial (microgametófito das gimnospérmicas) 238, 316
célula apical (embrião) 272
célula arquesporial (megasporogénese) 238
célula basal (embrião) 272
célula buliforme (folha) 103
célula cenocítica 273
célula central (saco embrionário) 238, 320
célula companheira (floema) 52
célula crivosa (floema) 53
célula de aleurona (semente) 172
célula de Kranz (folha) 106
célula de transferência 45, 49, 172
célula do tubo (pólen). *Vd.* célula vegetativa
célula endodermoide 79
célula espermática (microsporogénese) 238, 269, 308, 317
célula estaminal (meristemas) 28, 29, 32, 42, 43
célula generativa (microgametófito) 237, 238, 316
célula germinal 34
célula guarda (estoma) 23, 48, 103, 104
célula inicial (meristema) 34, 42, 43
célula inicial do câmbio 77
célula inicial dos raios (câmbio) 83-4
célula inicial fusiforme (câmbio) 83
inicial do câmbio 199-200
célula mãe dos esporos (esporogénese) 301, 302
célula mãe dos grãos de pólen. *Vd.* microsporócito
célula mãe dos megásporos. *Vd.* megasporócito
célula mãe dos micrósporos. *Vd.* microsporócito
célula parietal (megasporogénese) 238
célula progenitora (meristemas) 42-3
célula protalial (microgametófito das gimnospérmicas) 316
célula reprodutora 33, 300-1
célula silicificada (folha) 39
células iniciais (meristemas) 34
célula somática 38, 291, 296
célula subsidiária (estoma) 104
célula vegetativa (microgametófito) 237, 238, 269
desenvolvimento celular 40
divisão celular
divisão anticlinal 40
divisão periclinal 40
inclusões celulares 39
migração celular 27
centro quiescente (anatomia da raiz) 42, 63, 64
Cercis siliquastrum (Fabaceae) «olaia» 159, 212
cerejeira (Prunus avium, Rosaceae) 54, 88, 92, 121, 147, 188, 195, 197, 212, 215, 216, 236
cerne (anatomia) 86
Charophyceae 21, 300, 304
Chelidonium majus (Papaveraceae) 56, 170, 279
chifona (caule) 215, 216
Chlorophyta 21, 301
Chlorophytum comosum (Agavaceae) 39, 293, 296
Chorisia speciosa (Malvaceae) 279
ciclicidade (do perianto) 141
ciclo de crescimento 222
ciclo de vida 33, 232, 299-321
ciclo de vida das angiospérmicas 319-20
ciclo de vida das gimnospérmicas 309
ciclo de vida diplonte 300
ciclo de vida dos briófitos 304
ciclo de vida dos fetos 306
ciclo de vida haplodiplonte 33, 300, 307
ciclo de vida haplonte 300, 301
ciclo floral 136, 222, 232
ciclo reprodutivo 136
ciclo vegetativo. *Vd.* ciclo de crescimento
cilindro central (anatomia) 41, 63, 65, 66, 73, 77, 78, 79
cíncino (inflorescência) 130, 131, 132
Cistaceae 285
Cistus ladanifer (Cistaceae) 55, 57
clado (filogenética) 16
cladoptose (caule) 83, 209
cleistogamia (polinização) 242-3
cleistogamia obrigatória 243
clone 240, 290, 295
clorênquima (tecido vegetal). *Vd.* parênquima
clusa (fruto) 163
CODIT (modelo) 90
coespecificidade 34
coifa (anatomia da raiz). *Vd.* calíptra
colar (caule). *Vd.* colo do ramo
colar (folha das gramíneas) 117, 216
colênquima (tecido vegetal) 46
coleóptilo (semente das gramíneas) 171
coleorriza (semente das gramíneas) 172
colmo (caule) 43, 97
colo (corpo das plantas) 26, 205
colo do ramo (caule) 199
colpo (pólen) 150
comensalismo (interação ecológica) 35-6
compartimentação (dos tecidos caulinares) 90
barreiras de compartimentação 90
competição (interação ecológica) 34
comportamento forrageador (polinização) 244, 254
concetáculos (briófitos) 302
concrescência 60
conectivo (estame) 147
cone de dessecação 200
cone (gimnospérmicas). *Vd.* estróbilo
conivência 60
constância floral (polinização) 256
controlo apical 206
coqueiro (Cocus nucifera, Arecaceae) 169, 211, 212, 213, 271, 275, 279, 281
corbícula (polinização) 253, 254, 258, 261, 263
Cordyline australis (Asparagaceae) «fiteira» 90, 293
corimbo (inflorescência) 129
cormo (caule) 94
cormo (corpo das plantas) 25
cormófitos 101
coroa (corola) 143, 144
corola (flor) 143-5
corola afunilada 145
corola assalveada 145
corola bilabiada 145
corola campanulada 145
corola crucífera 145
corola dialipétala 145
corola gomilosa 145
corola hipocrateriforme 145
corola ligulada 145
corola papilionácea 145
corola personada 145
corola rodada 145
corola rosácea 145
corola simpétala 145
corola tubulosa 145
corola unilabiada 145
corola urceolada 145
estruturas corolinas 143, 144
fauce da corola 144, 145
Coronilla glauca (Fabaceae) 277
corpo primário (anatomia) 43
corpo secundário (anatomia) 44
corpos nutritivos 54
córtex (anatomia) 41
córtex primário caulinar 78
córtex radicular 64
cotilédone (semente) 26, 169
cremocarpo (fruto) 163
crescimento 24-25
crescimento contínuo 193-4, 219
crescimento determinado 26, 60, 128, 136
crescimento extravaginal (gramíneas) 218
crescimento indeterminado 23, 25-26, 29, 32, 60, 180
crescimento intravaginal (gramíneas) 217
crescimento primário 43
crescimento rítmico 193, 194, 220
crescimento secundário 44
paragem de crescimento 188
período de crescimento 189
criptófito (fisionomia) 226
cultivar
cultivar base 244, 248
cultivares clonais 289
cultivares polinizadoras 244, 248
cultivar polinizadora 244
Cupressaceae 111, 312
Cupressus (Cupressaceae) «ciprestes» 111, 198, 200, 209, 312, 316, 318
cúpula (brácteas) 127

cutícula 23, 48
  ceras epicuticulares 48
  cutina 48
Cycadaceae 76, 198, 310, 311
Cynodon dactylon (Poaceae) «grama» 94, 95, 97, 98, 130, 218, 282, 294
Cyperus longus (Cyperaceae) «junça» 98
Cytisus (Fabaceae) «giestas» 211, 219, 263, 276

D
dardo (caule) 214-5
  dardo coroado 214-5
deiscência 60
dendroclimatologia 86
dendrocronologia 86
depressão endogâmica 241, 244, 248
desconto de pólen (polinização) 241
desgoma 189
desrama 200
diafragma (anatomia nodal) 81
diagramas florais 159
diásporo (dispersão) 276-8
dicásio (inflorescência) 130
dicogamia (polinização) 244-6, 247
  protandria 246
  protoginia 246
diferenciação (conceito de) 24-5
diferenciação floral 136, 218, 234, 235
dioicia (sistemas sexuais) 138, 239, 291
diospireiro (Diospyros kaki, Ebenaceae) 210, 216, 248
diplófase (ciclos de vida) 301
diplosporia (apomixia) 291
dispersão 276
  agentes de dispersão 277
  dispersão dirigida 281, 282
  mecanismos de dispersão. *Vd.* sistemas de dispersão
  sistemas de dispersão 278-9
  unidade de dispersão 276, 277
domácias 54
dormência (gomos) 188-9, 283-6
  ecodormência 188, 189, 271
  endodormência 189, 190
  paradormência 189
  quebra da dormência dos gomos 192, 193
dormência (semente) 283-6
  dormência combinada 283, 285
  dormência física 283, 284, 285
  dormência fisiológica 283, 284
  dormência morfofisiológica 283, 284
  dormência morfológica 283, 284
  dormência primária 283
  dormência secundária 283
  quebra de dormência 283-4
drepânio (inflorescência) 130
drupa (fruto) 162, 163
dupla fecundação 270-1
durame. *Vd.* cerne

E
Ecballium elaterium (Cucurbitaceae) 278, 279
ecótipo 37
  agroecótipo 37
ectexina (pólen) 150
eficiência do uso da água (definição) 99
eficiência fotossintética (definição) 33
eixo (caule) 77
eixo longitudinal (anatomia) 40
elementos crivosos (floema) 52
elementos traqueais (xilema) 52
eleossoma (semente) 170, 279, 280
emborrachamento (fenologia das gramíneas) 218
embrião 23, 24, 26, 34, 167, 170, 171, 172, 308-9
  embrião adventício 291
  embrião cilíndrico 272
  embrião partenogenético 291
  embrião zigótico 291
  estádio cordiforme 272
  estádio cotiledonar 272-3
  estádio de torpedo 272
  estádio globular 272
  pró-embrião 272
  quiescência do embrião 283
embriófitos. *Vd.* plantas terrestres
embrionia adventícia (apomixia). *Vd.* apomixia esporofítica
Embryopsida. *Vd.* Plantas terrestres
emergências 56, 286
empa 202
encanamento (fenologia das gramíneas) 218
endexina (pólen) 150
endocarpo (fruto) 162
endófito 36, 37, 76
endomegasporia 309
endoprotalia 309
endoprotalia (ciclo de vida) 307
endosperma (semente) 167, 169, 271
  amiláceo 171
  endosperma celular 273
  endosperma nuclear 273
  endosperma primário 318
  evolução 270
  farináceo 171
  oleaginoso 169
  proteico 169
  textura e composição 169
  vítreo 171
endosporia (esporogénese) 307
endotécio (antera) 148
entomofilia. *Vd.* polinização
entrecasco (ritidoma) 88
envelhecimento genético 34
enxertia (reprodução assexuada) 293
  afinidade de uma enxertia 295
  compatibilidade de uma enxertia 295
  enxertia de garfo 291, 295
  enxertia natural 294
  enxertia radicular 182
Ephedraceae 22, 26, 309, 313
epiblasto (semente das gramíneas) 172
epicálice (flor) 127
epicarpo (fruto) 161, 162
epicótilo (caule) 26, 170
epiderme (tecido vegetal) 39, 48-9, 77, 78-9
  epiderme multisseriada 49, 63, 103
epifilia (folha) 117-8
epifitia 35, 62, 69
episperma (semente) 167, 273
Ericaceae 74
Erica (Ericaceae) 228
ervilheira (Pisum sativum, Fabaceae) 180, 242, 288
escama (estróbilo)
  escama ovulífera 311, 312
  escama polínica 308, 310
  escama tetriz 311, 312
escama (indumento) 57, 59
escapo (caule) 93, 97
esclerênquima (tecido vegetal) 46-7
  bainha de esclerênquima 80
  esclerênquima condutor 174 (n. 41)
  escleritos 47
esclerofilia. *Vd.* folhas esclerofilas
esclerofilo (folha) 119
escutelo (semente das gramíneas) 171
espata (bráctea) 127, 264
espermatófitos. *Vd.* plantas com semente
espessamento (caule) 194
espiga (inflorescência) 129
espigueta (inflorescência, gramíneas) 133
espinafre (Spinacea oleracea, Amaranthaceae) 236
espinho 95-6
  espinho folhear (emergências) 57
espique (caule) 91, 96, 97
espirais de Fibonacci (filotaxia) 121
esporângio 23, 232, 301
  megasporângio 158, 301. *Vd.* nucelo
  microsporângio 301. *Vd.* saco polínico
esporão (caule) 197-8, 214
  esporões retos 197, 215
  esporões tortuosos 197, 215
esporão (flor)
  esporão corolino 140, 144
  esporão recetacular 140
esporo 21, 23, 26, 33, 40, 136, 301, 302
  esporo feminino. *Vd.* megásporo
  esporogénese 232, 237-8, 307
    megasporogénese 238
    microsporogénese 237-8
  esporo masculino. *Vd.* micrósporo
  megásporo 157, 238, 301, 302, 307
  meiósporo 232, 302
  micrósporo 301, 302, 307, 308
  mitósporo 301
  mobilidade espórica 309
  retenção do esporo (ciclo de vida) 307, 308
esporócito 301
  megasporócito 238, 301, 315
  microsporócito 237, 301, 316
esporoderme 150
esporofilo 304, 308
  esporofilo feminino. *Vd.* megasporofilo
  esporofilo masculino. *Vd.* microsporofilo
  megasporofilo 151, 308
  microsporofilo 148, 308
esporófito 23, 25, 33, 232, 300, 301
  mobilidade do esporófito imaturo 309
esporopolenina 23, 150, 238, 302
esquizocarpo. *Vd.* fruto
estação de crescimento 83, 85, 183, 184, 185, 190, 222
estação de repouso vegetativo 190
estacaria (reprodução assexuada) 293
estame (flor) 32, 33, 146, 147-9, 244, 245, 246, 247
  estames alternipétalos 148
  estames definidos 148
  estames diadelfos 149
  estames didinâmicos 148
  estames epipétalos 149
  estames indefinidos 148
  estames monadelfos 149
  estames oposipétalos 148
  estames poliadelfos 149
  estames sinantéricos 149
  estames tetradinâmicos 148
  estaminódios 148
estela (anatomia). *Vd.* cilindro central
estenospermia (partenocarpia) 275
estigma (pistilo) 151, 152, 156, 245, 269
  margem estigmática 156
  oclusão do estigma 244, 246, 266
  recetividade do estigma 266
estilete (pistilo) 151, 152, 153, 156, 238, 239, 246, 260, 261, 269, 270, 307, 308
  estilete fistuloso 156, 269
  estilete ginobásico 156
  estilete lateral 156
  estilete sólido 156, 269
  estilete terminal 156
estípula (folha) 61, 116-7
  estípulas foliáceas 116
  estipululas 116
estivação 146
estolho (caule) 94
  divisão de estolhos 293
estoma 23, 104
  câmara estomática 103, 104
  complexo estomático 104
  criptas estomáticas 104
  ostíolo 104
estratificação (semente) 284
estróbilo (estruturas reprodutivas das gimnospérmicas) 309-14
  estróbilo composto 311
  estróbilo simples 311
estrofíolo (semente) 170
estruturas secretoras 53
eucalipto (Eucalyptus globulus, Myrtaceae) 88, 89, 98, 99, 105, 108, 113
evolução
  beco sem saída evolutivo 242
  mudança evolutiva 25
  restrições evolutivas 254
  trade-off evolutivo 60, 200, 244
exina (pólen) 150
exoderme (tecido vegetal) 64, 68
exotécio 148
externotribia (polinização) 263

F
Fabaceae 160
  estrutura da flor 158-60
  estrutura da semente 170
Faidherbia albida (Fabaceae) 120
falaenofilia. Vd. polinização
falso septo (ovário) 153
fanerófito (fisionomia) 226
  fanerófito escandente 226
  megafanerófito 226, 227
  mesofanerófito 226
  microfanerófito 226, 227
  nanofanerófito 226
farelo (semente) 172
fase progâmica (reprodução sexual) 269
fecundação 232, 270-1
  heterofecundação 270-1

feijão-frade (Vigna unguiculata, Fabaceae) 168
feijoeiro-comum (Phaseolus vulgaris, Fabaceae) 157, 172, 234, 236, 242, 287, 288
feixes vasculares (anatomia) 49, 79-80
  feixes abertos 66, 79
  feixes bicolaterais 79
  feixes colaterais 79
  feixes concêntricos 79
    feixes anficrivais 79
    feixes anfivasais 79
  feixes fechados 66, 79
  feixes fibrovasculares 80
  feixes vasculares discretos 79
  feixes vasculares duplos 79
  feixes vasculares primários 66
  feixes vasculares simples 66
felema (periderme) 49
feloderme (periderme) 49
felogene (meristema) 40, 42, 44, 83, 85, 87, 88
fenologia 222-5
  ciclo fenológico 119, 120, 189, 222-3
  escalas fenológicas 223
  estádios fenológicos 223
fibras (esclerênquima) 46-7
  fibras extraxilémicas 47
    fibras corticais 47
    fibras liberianas 47
    fibras perivasculares 47
  fibras xilémicas 47
    fibras libriformes 47
    fibrotraqueídos 47
fibras têxteis
  fibras de superfície 48
  fibras duras 47
  fibras foliares 47
  fibras macias 47
Ficus carica (Moraceae) 260
figo
  figo lampo 185, 212, 260
  figo vindimo 212, 260, 261
filete (estame) 147, 148, 149
  concrescência dos filetes 149
filídios (briófitos) 23, 29, 174 (n. 55)
filocládio (caule) 93, 94, 97
filódio (folha) 124
filoma (folha) 101
filotaxia (folha) 138-9
fitófagos de flores 35, 137, 269
fitólitos 39
fitómero (caule) 29, 78, 196
flecha (caule) 209
floema (tecido vegetal) 44, 52
  metafloema 66, 80, 82
  protofloema 66, 80
flor
  biologia floral 242
  botão floral 136
  conceito de flor 136
  estrutura da flor 137
  flor acíclica 138
    secundariamente acíclica 138
  flor aclamídea 141
  flor actinomórfica 139, 140
  flor apétala 137
  flor assimétrica 139, 140
  flor bissexual 137
  flor bissimétrica 139, 140
  flor cíclica 138
  flor clamídea 141
  flor completa 33, 137
  flor diclamídea 141
  flor diploclamídea 141
  flor epigínica 154, 155
  flor epiperigínica 154-155
  flor estéril 137
  flor haploclamídea 141
  flor hemicíclica 138
  flor hermafrodita 137
  flor heteroclamídea 141
  flor hipogínica 154, 155
  flor homoclamídea 141
  flor nua 137
  flor perigínica 146, 154, 155
  flor poliândrica 148
  flor séssil 137
  flor unissexual 137
    flor funcionalmente unissexual 138
  flor zigomórfica 139, 140
  fórmula floral 159-60
  indução floral 234
  iniciação floral 234
  órgãos da flor 237
  peças florais 237
  senescência da flor 136
  simetria floral 139
floração. *Vd.* ântese
folha
  aréolas folheares 109
  cicatriz folhear 25
  esboço folhear 101, 184
  espinhos foliares 124
  folhas absorventes 124
  folhas adunadas 116
  folhas aéreas 107
  folhas alternas 121
  folhas aquáticas 107
  folhas carnudas 123, 124
  folhas cilíndricas 109
  folhas completas 107
  folhas compostas 111, 113-4
    folhas bifolioladas 113, 114
    folhas bipinadas 114
    folhas digitadas. *Vd.* folhas palmaticompostas
    folhas multifolioladas 113, 114
    folhas palmaticompostas 113, 114
    folhas penaticompostas 113, 114
      imparipinadas 114
      paripinadas 114
    folhas pinadas. *Vd.* folhas penaticompostas
    folhas pinuladas. *Vd.* folhas recompostas
    folhas pseudocompostas 114
    folhas recompostas 113, 114
    folhas trifolioladas 113, 114
    folhas unifolioladas 113, 114
  folhas decussadas. *Vd.* folhas oposto-cruzadas
  folhas de sombra 117
  folhas dísticas 116
  folhas dorsiventrais 104, 105, 108, 109
  folhas ensiformes 108
  folhas equifaciais 108
  folhas escamiformes 123
  folhas gordas 118
  folhas incompletas 108
  folhas inteiras 112
  folhas isobilaterais 105
  folhas opostas 121
    oposto-cruzadas 122
    oposto-disticadas 121
  folhas pecioladas 107
  folhas primordiais 102
  folhas pseudodísticas 121
  folhas sésseis 107
  folhas simples 113
  folhas subterrâneas 107
  folhas variegadas 117
  folhas verticiladas 121
  posição 108-9
  situação 107
folículo (fruto) 163
folíolo (folha) 108, 113-4
fórbio 174 (n. 23)
forrageadores (*grazers*) 35
fotoautotrofia 26-7
fotoperiodismo 235-6
  plantas de dias curtos 235
  plantas de dias longos 235-6
fotossíntese 27, 38, 49, 74, 75, 76, 77, 101, 106, 107, 220
Fraxinus (Oleaceae) «freixos» 211
frugivoria 35
frutificação
  alternância da frutificação 275-6
  frutificação em massa 275-4
  frutificação sincrónica 274, 275
  hábito de frutificação 213
  unidade de frutificação 199
frutificação (gimnospérmicas) 318
  frutificação serotina 318
fruto
  conceito de fruto 161
  fases de formação do fruto 274
  frutículo 162
  fruto carnudo 161, 162
  fruto esquizocárpico 162, 163
  fruto múltiplo 162, 163
  fruto seco 161, 162, 163
  fruto seco (conceito agronómico) 165
  fruto serotino 162
  fruto simples 162, 163
  fruto *s.str.* 161, 162
  frutos deiscentes 161, 162
  pseudofruto 161, 162
função haustorial
  dos cotilédones (semente) 170
  do tubo polínico das gimnospérmicas 308
funículo (primórdio seminal) 156
fuste. *Vd.* tronco

G

gálbulo (frutificação das gimnospérmicas) 318
  gálbulo baciforme 318
galhas 57, 58, 59
gâmeta 33, 34, 152, 153, 232, 300, 301, 302
  gametângio 232, 301, 302
  gametogénese 307
    megagametogénese 238
    microgametogénese 237
  mobilidade gamética 309
gametângio 232
gametófito 16, 23, 33, 232
  megagametófito 238, 304, 308, 314, 317
  microgametófito 150, 238, 268, 270, 271, 304, 316
  mobilidade do gametófito masculino (ciclo de vida) 309
garganta. *Vd.* fauce
gavinha
  gavinha caulinar 97
  gavinha foliar 123, 124
geitonogamia (polinização) 240, 242, 244, 246, 254
gemas 24, 26, 184-8
  abrolhamento 192-3
  complexos de gemas/gomos axilares 185, 186, 187
  gemas/gomos adventícios 185, 199, 203
  gemas/gomos apicais 26
  gemas/gomos apicais axilares 26
  gemas/gomos basais 187-8
  gemas/gomos colaterais 185, 187
  gemas/gomos compostos 184, 185, 186, 187
  gemas/gomos dormentes 185, 188, 189, 204
  gemas/gomos epicórmicos 94, 95, 98, 185, 188, 203-5
  gemas/gomos estipulares 187
  gemas/gomos florais 185
  gemas/gomos folheares 185
  gemas/gomos hibernantes 185
  gemas/gomos mistos 185
  gemas/gomos simples 185
  gemas/gomos solitários 185
  gemas/gomos subterminais 185
  gemas/gomos superficiais 185
  gemas/gomos supranumerários 187
gémula. *Vd.* plúmula (embrião)
geófito (fisionomia) 226, 227
germinação 286
  germinação epígea 286
  germinação hipógea 286
  taxa de germinação 286
Gesneriaceae 26, 262
gimnospérmicas 16, 21, 22, 23, 25, 47, 49, 51, 77, 78, 79, 80, 82, 83, 85, 307-18
gineceu (flor) 33, 137, 151-3, 155, 158, 237
  apocárpico 152
  bicarpelar 152
  monocarpelar 152
  sincárpico 152
    paracárpico 152
    sincárpico *s.str.* 152
Ginkgo biloba (Ginkgoaceae) 111, 167, 309
ginodioicia (sistemas sexuais) 239, 240
ginóforo (flor) 140
ginomonoicia (sistemas sexuais) 239
ginostémio (flor das orquídeas) 149, 160, 265
glande (fruto) 163
glândula (anatomia) 53
  glândula digestiva 53
  glândula salina 53
glauco 117
Glomeromycota 74
glumas (inflorescência das gramíneas) 133, 134, 158, 159

glumelas (flor das gramíneas) 133, 134, 158, 159
glúten (semente das gramíneas) 171
Gmelina arborea (Lamiaceae) 142
Gnetidae 21, 22, 25, 26, 86, 308, 309, 314, 316, 317
Gnetum africanum (Gnetaceae) 313
gomos 184. *Vd.* gemas
  gomos nus 184, 185, 186
grado (filogenética) 16, 21
gramíneas. *Vd.* Poaceae
graminoide 174 (n. 23)
granivoria 35, 167
Grossulariaceae 146
guia (caule) 207
guias nectaríferas 143, 252, 253
  guias ultravioletas 242
Gunnera (Gunneraceae) 75, 76
gutação 53

H
hábito 201, 206
haplófase (ciclos de vida) 301
Heliconia tortuosa (Heliconiaceae) 259-60
helófito (fisionomia) 226
hemicriptófito (fisionomia) 226
herbácea (consistência) 69, 92, 226
herbivoria (interação ecológica) 30
hercogamia (polinização) 245
hesperídio (fruto) 163
heteranteria (androceu) 148
heteroespecíficidade 34
heterofilia (folha) 122, 123
heterosporia 301, 307
heterostilia (polinização) 247, 291
  distilia 246, 247
  tristilia 246, 247
heterozigotia 289
Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae) «árvore-da-borracha» 56
Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae) «seringueira» 55
hidátodos 53
hidrênquima (tecido vegetal) 45
hidrocoria (dispersão) 278, 279
hidrofilia. *Vd.* polinização
hidrófito (fisionomia) 226
hilo (semente) 168
hipanto (flor) 137, 142, 146
  pseudo-hipanto 146
hipocótilo (caule) 26, 169, 170, 172
  arco hipocotilar 288
hipoderme (anatomia) 48-9, 64-5, 79
hipótese (conceito de) 13
hipótese da disponibilidade de dispersores 278
hipótese da saciação dos predadores 275, 276
hipótese da segurança reprodutiva (sistemas de cruzamento) 241, 289
hipótese das gnepinas (filogenia de gimnospérmicas) 307
hipótese da variação e seleção (sexualidade) 233
hipótese do investimento em aprendizagem (polinização) 256
hipsofilo (folha) 126
histogenes (anatomia) 43
homoicia (sistemas sexuais) 138, 239
homologia 59, 60
  princípio da homologia 60-1
homoplasia 174 (n. 45)
homosporia 301
horizonte (do solo) 179
Hydrangeaceae 276
Hydrangea macrophylla (Hydrangeaceae) «hortênsia» 211, 276, 277, 294
hydropatterning (arquitetura da raiz) 182
Hyphaene petersiana (Arecaceae) 278, 280

I
ictiocoria (dispersão) 278, 279
identidade varietal 242
ideotipo 220
idioblasto 39, 41
Ilex aquifolium (Aquifoliaceae) «azevinho» 195
incisão anelar 89
índice de colheita 220
indumento 55-7
  função do indumento 57
  tipos de indumento 57
inflorescência
  conceito de inflorescência 126
  inflorescência axilar 128, 210, 211, 213
  inflorescência bracteada 128
  inflorescência composta 128, 130
  inflorescência definida. *Vd.* inflorescência determinada
  inflorescência determinada 128
  inflorescência ebracteada 128
  inflorescência folhosa 128
  inflorescência grupada 128
  inflorescência indefinida. *Vd.* inflorescência indeterminada
  inflorescência indeterminada 128
  inflorescência lateral. *Vd.* inflorescência axilar
  inflorescência parcial 130
  inflorescência simples 130
  inflorescência solitária 128
  inflorescência terminal 128, 209, 210, 211, 212, 213
  inflorescências dispersas em caules simpodiais 213
  sinflorescência 130
  tipos especializados de inflorescências 133-4
infrutescência 161
inovações (gramíneas) 217
intina (pólen) 150
inulina 72
invólucro (brácteas) 127
Isoetaceae 302
isogamia 301

J
jabuticabeira (Plinia cauliflora, Myrtaceae) 212, 293
juvenilidade 31, 202, 233-4, 297 (n. 2)
  fase adulta 32, 233-4
  fase juvenil 233-4

L
lacuna (caule) 44, 105
  lacuna foliar 80
lamela média (parede celular) 38
Lamiaceae 120, 145, 148, 149, 156, 163, 246
lançamento (caule) 201
Landolphia (Apocynaceae) 56
latência. *Vd.* dormência
látex 50, 55-6
laticíferos (anatomia) 55
Lavandula (Lamiaceae) 135
LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) 38
Lecythidaceae 148
leghemoglobina 76
lei de Baker (sistemas de cruzamento) 241
lema (flor das gramíneas) 158, 159
Lemna minor (Araceae) 276, 277
lenho (xilema) 50
  lenho de compressão 199
  lenho de ferida 91
  lenho de fim de estação 85
  lenho de início de estação 85
  lenho de reação 198
  lenho de tração 199
  lenho heterogéneo 87
  lenho homogéneo 87
lenhosa (consistência) 92, 227
lenhotubérculo (caule) 93, 95, 97
lentícula (anatomia) 87
Leontopodium (Asteraceae) 135
lígula (folha) 117, 216
Lilium candidum (Liliaceae) «açucena» 124
Lilium martagon (Liliaceae) 245
limbo (folha) 107, 112
  forma do limbo 111-3
  recorte
    recorte marginal 112, 113
    recorte profundo 112, 113
limbo (pétalas) 144
linhagem-verde. *Vd.* planta
linhas puras 243
Linum usitatissimum (Linaceae) 247
litchi (Litchi chinensis, Sapindaceae) 293
Lithodora (Boraginaceae) 247
lóculo (ovário) 153
lodículas (flor das gramíneas) 158
Lodoicea maldivica (Arecaceae) 273
lomento (fruto) 163
Loranthaceae 167
loureiro (Laurus nobilis, Lauraceae) 149, 150
Lythrum salicaria (Lythraceae) 247

M
Macaranga (Euphorbiaceae) 36
macieira (Malus domestica, Rosaceae) 67, 129, 169, 186, 192, 193, 195, 196, 197, 198, 207, 208, 211, 214, 215, 216, 220, 221, 222, 223, 224, 235, 236, 237, 248, 258, 268
macroblasto
  macroblasto fértil 209, 211
macroblasto (caule) 196
  macroblasto florífero 209, 211
  macroblastos com inflorescências laterais 211, 213
  macroblastos com inflorescências opostas às folhas 196, 211, 213
  macroblastos com inflorescências terminais 211, 213
Magnolia x soulangeana (Magnoliaceae) 197
malacofilo (folha) 119, 175 (n. 69)
maloídeas (Rosaceae) 197
mamalocoria (dispersão) 279
mandioca (Manihot esculenta, Euphorbiaceae) 289, 290, 292, 293
mangueira (Mangifera indica, Anacardiaceae) 119, 120, 135, 212, 258, 271
marcescência 119, 120
Marchantia polymorpha (Marchantiidae) 301, 302
margo (xilema) 51
Marsileaceae 302
mecanicismo biológico 17 (n. 5)
Medicago polymorpha (Fabaceae) 278
medronheiro (Arbutus unedo, Ericaceae) 47
medula (anatomia) 41, 65, 66
  medula fistulosa 81
megafilo (folha) 101
meiose 232
  divisão equacional 232
  divisão reducional 232
  meiose pós-zigótica 300
  meiose pré-espórica 301
  meiose pré-gamética 300
melada. *Vd.* néctar extrafloral
melitofilia. *Vd.* polinização
meloeiro (Cucumis melo, Cucurbitaceae) 240
mergulhia (reprodução assexuada) 293
mericarpo (fruto) 162, 163, 165
merismo (flor) 140
meristema (tecido vegetal) 41-4
  meristema adventício 44
  meristema apical caulinar 26, 34, 42, 43, 78, 89, 90, 123, 129, 170, 171, 195, 206, 211
  meristema apical radicular 41, 43, 63, 66, 171
  meristema axilar 26, 42, 193, 194, 195, 196, 198, 204, 205, 206, 209, 213, 216, 217, 218
  meristema da inflorescência 44, 235, 236, 237
  meristema de espessamento
    meristema de espessamento primário 42, 89
    meristema de espessamento secundário 42, 90
  meristema determinado 44
  meristema floral 44, 237
  meristema folhear 43
  meristema fundamental 43
  meristema indeterminado 44
  meristema intercalar caulinar 42, 215, 216, 218
  meristema lateral 44
  meristema marginal 103
  meristema reprodutivo 44
  meristema vegetativo 44
  ponto meristemático 184
  promeristema 43
meristemas intercalares das folhas 103, 216
  meristema intercalar da bainha 216
  meristema intercalar do limbo 216
mesocarpo (fruto) 162

mesocótilo (caule) 26, 287, 288
mesofilo (anatomia da folha) 104-5
  isobilateral 105
Mespilus germanica (Rosaceae) 161
metabolitos secundários 53
metâmero (caule) 29
metamorfose (definição) 60
metaxenia 248
micorrizas 73-4
  manto micorrízico 74
  micorrizas formadoras de manto (ectomicorrizas) 74
  micorrizas vesículo-arbusculares (endomicorrizas) 74
microfilia (folha) 115
microfilo (folha) 101
micrópilo (primórdio seminal) 157, 168, 270, 272, 314, 316
micropropagação 290
microssítio 97, 282, 283
milheto (Cenchrus americanus, Poaceae) 178, 179, 242
milho-graúdo (Zea mays, Poaceae) 70, 76, 80, 104, 134, 170, 171, 172, 178, 233
mimetismo 37
  mimetismo vaviloviano 37
miofilia. *Vd.* polinização
mirmecofilia 36
mirmecoria (dispersão) 279
modificação (definição) 220
modularidade (nas plantas) 23, 29-31
  identidade dos módulos 30
  módulo 23, 29. *Vd.* fitómero
monocarpia 44, 136
monoicia (sistemas sexuais) 138, 239, 240
monopódio (caule) 129, 195, 217, 219
  alongamento monopodial 195
Moraceae 25, 260
morangueiro (Fragaria x ananassa, Rosaceae) 205, 290
morangueiro-silvestre (Fragaria vesca, Rosaceae) 294
Morella (Myrica) faya (Myricaceae) 76
morfo (heterostilia) 247
morfologia vegetal (conceito de) 9
Morus nigra (Moraceae) «amoreira-negra» 164, 166
movimentos násticos 107, 108
multiplicação vegetativa 290
mutação 296
  mutação deletéria 34
  mutação somática 34
mutualismo (interação ecológica) 36

N

natural vs. seminatural 174 (n. 25)
néctar 142, 158
  néctar extrafloral 53, 54, 158
nectário
  nectário extrafloral 53
  nectário floral 158
  nectário septal 158
nervação (folha)
  curvilíneo-paralelinérveas 111
  densidade de nervuras 109
  folha palminérvea 111
  folha paralelinérvea 111
  folha peninérvea 111
  folhas uninérveas 111
  nervação aberta 109
  nervação fechada 109
  nervura marginal 111
  nervura média 111
  nervura submarginal 111
  nervuras anastomosadas 109
nitrogenase 75
nó (caule) 26
  entrenó 26
  nó do coleóptilo 172
  nó do escutelo 172
nó da madeira (anatomia) 200
  nó cego 215
  nó firme 200
  nó solto 200
nogueira (Juglans regia, Juglandaceae) 185, 187, 188, 211
nomofilo (folha) 102
nototribia (polinização) 263
nucelo (primórdio seminal) 157, 169, 238, 272, 307, 308, 309, 314, 316
núcleos polares (saco embrionário) 238, 271
nuculânio (fruto) 163
Nymphaeaceae 170

O

ócrea (folha) 115, 116, 117
Oleaceae 161, 164, 250
olho. *Vd.* gema
olhos (gemas) 184
oliveira (Olea europaea, Oleaceae) 55, 98, 104, 140, 186, 188, 193, 202, 203, 204, 207, 208, 210, 234, 236, 285, 286
ombrocoria (dispersão) 279
Onagraceae 146
ontogénese 24
  mudanças ontogénicas 25
oogamia 301, 304
Oomycota 300
oosfera (saco embrionário) 238, 304
Orchidaceae «orquídeas» 74, 160
organogénese
  organogénese direta 44
  organogénese indireta 44
órgão
  órgão adventício 44
  órgão cilíndrico 40
  órgão de frutificação 213
  órgão de reserva 72
  órgão de suporte 308
  órgão indeterminado 44
  órgão reprodutivo 29
  órgão vegetativo 29
  órgãos fundamentais das plantas 25-6
ornitocoria (dispersão) 279
ornitofilia. *Vd.* polinização
Orobanchaceae 149
ortotropia (caule) 201, 219
osmóforos 158
Osyris alba (Santalaceae) 278
ouriço (infrutescência) 163
ovário (pistilo) 136, 137, 142, 151, 153-6, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 260, 263, 266, 274, 318, 319
  ovário ínfero 155
  ovário semi-ínfero 154
  ovário súpero 146, 154
  posição do ovário 153-5
Oxalis (Oxalidaceae) 246

P

pálea (flor das gramíneas) 158, 159
pâmpano (caule) 202
Pancratium maritimum (Liliaceae) 278, 279
Pandanus (Pandanaceae) «pandanos» 198
panícula (inflorescência) 129, 130
papaeira (Carica papaya, Caricaceae) 56, 213
Papaveraceae 56, 247
Papaver rhoeas (Papaveraceae) 139
Papaver somniferum (Papaveraceae) «dormideira» 55
papilas (indumento) 57, 59
papilho (cálice) 143
paradoxo do sexo 233
parafilia (filogenética) 21
parasitismo (interação ecológica) 33, 34, 35, 36
parede celular 27, 38-9, 65, 67, 104, 105, 175 (n. 88)
  parede primária 38, 39
  parede radial 40
  parede secundária 38, 39
  parede tangencial 40
  parede transversal 40
parênquima (tecido vegetal) 45, 104
  clorênquima 45, 104
  parênquima aquífero 45
  parênquima axial 83
  parênquima clorofilino. *Vd.* clorênquima
  parênquima cortical 79
  parênquima de reserva 45
  parênquima em paliçada 104, 105
  parênquima floémico 85
  parênquima fundamental 45
  parênquima lacunoso 104, 105
  parênquima lenhoso (xilema) 45, 85
    parênquima axial terminal 85
    parênquima radial 83, 85
  parênquima radial 83
  parênquima vascular 65
partenocarpia 275
  partenocarpia autónoma 275
  partenocarpia estimulada 275
partenogénese. *Vd.* apomixia gametofítica
partenogénese haploide (apomixia) 291
Passifloraceae 54, 135
pecíolo (folha) 107
  peciólulo 113
  pseudopecíolo 107
pedicelo (inflorescência) 126-7
pedúnculo (inflorescência) 126
pepino (Cucumis sativus, Cucurbitaceae) 236, 240
pepónio (fruto) 163, 165
pereira (Pyrus communis, Rosaceae) 47, 67, 129, 132, 186, 187, 192, 197, 208, 211, 214, 215, 248, 257, 258
perfurações (xilema) 50, 198
  placas de perfuração 50
perianto (flor) 141
  concrescência 142
  orientação das peças do perianto 142
  perianto duplo. *Vd.* flor heteroclamídea
  perianto simples. *Vd.* flor haploclamídea e flor homoclamídea
pericarpo (fruto) 161
pericíclo (anatomia da raiz) 65
periderme (tecido vegetal) 41, 44, 49, 87
perigónio (flor) 142
perisperma (semente) 167
pessegueiro (Prunus persica, Rosaceae) 185, 187, 188, 192, 193, 206, 211, 212, 216, 248
pétala (flor) 32, 33, 143-4
Phacelia tanacetifolia (Hydrophyllaceae) 180
Phaeophyceae 300
pimenteiro (Capsicum annuum, Solanaceae) 156, 236, 242
Pinaceae 316, 317
pina (folha composta) 114
pinha (frutificação das gimnospérmicas) 318
pinheiro-bravo (Pinus pinaster, Pinaceae) 54, 55, 209, 318
pínula (folha composta) 114, 116
Pinus halepensis (Pinaceae) 120
Pinus (Pinaceae) «pinheiros» 74, 309
Piper nigrum (Piperaceae) «pimenteira» 169
pirenário (fruto). *Vd.* nuclânio (fruto)
Pistacia terebinthus (Anacardiaceae) 58, 59
pistilo (flor) 151, 161, 162, 244, 245, 247, 248, 269, 270, 274, 308, 310
  pistilódio 151
placas crivosas (floema) 52
placenta (pistilo) 155
  placentação axilar 155
  placentação basal 155
  placentação central livre 155
  placentação marginal 155
  placentação parietal 155
plagiotropia (caule) 69, 202, 219
  planos de corte (anatomia) 40
  plano radial 40
  plano tangencial 40
  plano transversal 40
planta 20
  plantas agressivas 282
  plantas aquáticas 250
  plantas com flor 21
  plantas com semente 31, 307-21
  plantas criptogâmicas. *Vd.* plantas de esporulação livre
  plantas de esporulação livre 21, 302
  plantas efémeras 82
  plantas epífitas. *Vd.* epifitia
  plantas estranguladoras 71
  plantas fanerogâmicas. *Vd.* espermatófitos
  plantas infestantes 282
  plantas invasoras 282
  plantas jovens 286
  plantas micoparasitas 286
  plantas semiterrestres 250
  plantas sufruticosas 82
  plantas terrestres 21, 22, 23, 25
  plantas verdes 21
Plantae (conceito) 20
Plantaginaceae 168
Plantago lanceolata (Plantaginaceae) 245
plantas bulbosas 98
plântula 286
plasmodesmo (célula) 39, 49, 51

plasticidade fenotípica 23, 30, 31, 182-3
plastocrono 78
Platanaceae 157
platiclado (caule) 94
pleiocásio (inflorescência) 128, 129, 130, 131
plesiomorfia (taxonomia) 38
Plumeria rubra (Apocynaceae) 264. 265
plúmula (embrião) 26, 170
Poaceae 158, 217, 219, 247, 290, 291
  estrutura da flor 157
  estrutura da semente 167
Podocarpaceae 312, 314, 316, 318
pôlas (reprodução assexuada) 293
  pôlas da touça 293, 294
  pôlas do colo 293
  pôlas radiculares 293
pólen 150-1
  arrastamento do pólen 254-6
  competição do pólen 270, 318
  longevidade do pólen 268
  pólen bicelular 237, 238, 268, 269
  pólen bissacado 314
  pólen tricelular 237, 238, 268, 269
  seleção de tubos polínicos. *Vd.* competição do pólen
  tétradas 237
  tubo polínico 268, 269, 270
  viabilidade polínica 268-9
políada (pólen) 237
policarpia 44, 136
poliembrionia 291
  poliembrionia por clivagem 291, 317
  poliembrionia simples 270, 291, 317
poligamia (sistemas sexuais) 239-40
polinídia (flor das orquídeas) 264-5
polinização 242, 307
  autopolinização 240
    mecanismos de promoção da autopolinização 242-4
  desempenho de um polinizador 253
  eficácia de um polinizador 253
  eficiência de polinização 253
  gota de polinização 312, 313, 314, 316
  importância económica 257
  período efetivo de polinização 268-9
  polinização abiótica 250-1
  polinização anemófila 266
  polinização biótica 251
  polinização cantarófila 267
  polinização cruzada 240
    mecanismos de promoção da polinização cruzada 245-7
    taxa de polinização cruzada 240
    vantagens e desvantagens da polinização cruzada 241-2
  polinização direta. *Vd.* autogamia
  polinização entomófila 266
  polinização especializada 258
  polinização falaenófila 267
  polinização hidrófila 250, 266
    epi-hidrofilia 250
    hipo-hidrofilia 250
  polinização melitófila 267
  polinização miófila 267
  polinização ornitófila 266
  polinização por engano alimentar 264
  polinização por engano do local de oviposição 264
  polinização por engano sexual 264
  polinização por vibração 262
  polinização psicófila 267
  polinização quiropterófila 266
  polinização zoófila 251
  qualidade de um polinizador 253
  síndrome de polinização 266-7
  sistema de polinização 250
  vetores polínicos 250, 251
Polygonaceae 74
Polypodium vulgare (Polypodiaceae) 306
Polytrichum (Polytrichaceae) 304, 305
pomo (fruto) 163
pomoídeas (Rosaceae) 214, 215
Pontederiaceae 117
ponto de saturação para a luz 107
pontuações (xilema) 39, 50-1
  pontuações areoladas 39, 47, 51
  pontuações simples 39, 51
Populus nigra (Salicaceae) «choupo-negro» 64, 112, 278
porogamia (fecundação) 270
poros (vasos lenhosos) 87
    porosidade difusa 87, 193
    porosidade em anel 87, 193
Portulacaceae 168
Portulaca oleracea (Portulacaceae) «beldroega» 243
Posição das inflorescências nos caules 209-13
primina (semente) 157
primórdio seminal 307
  primórdio anatrópico 157
  primórdio bitegumentado 157
  primórdio campilotrópico 157
  primórdio crassinucelado 157, 238
  primórdio ortotrópico 157
  primórdio tenuinucelado 157, 238
  primórdio unitegumentado 157
princípio da monofilia (taxonomia) 20
profilo (folha) 102, 123, 125, 128, 159, 203
progénie 268
proliferação tardia (inflorescência) 135, 186, 229 (n. 15)
propágulo (reprodução assexuada) 232, 276, 277, 278, 289, 290
protalo 304
  macroprotalo. *Vd.* megaprotalo
  megaprotalo 304
  microprotalo 304
Proteaceae 74
protoderme (histologia) 43
proximal 60
prunoídeas (Rosaceae) 197, 214, 215, 274
pseudanto (inflorescência) 135
pseudoaquénio (fruto) 163
pseudobaga (fruto) 163
pseudocápsula (fruto) 163
pseudocaule (folha) 107, 108, 215, 216-7
pseudocópula (orquídeas) 264
pseudodrupa (fruto) 163
pteridófitos 21, 304
ptixia 122, 146
pulvino (folha) 108, 114, 115

Q

Quercus (Fagaceae) «carvalhos» 74, 87, 92, 121, 127, 129, 136, 147, 194, 196, 211, 221, 266, 271, 273, 275, 276, 279, 280, 281, 282, 295
Quercus faginea (Fagaceae) «carvalho-cerquinho» 58, 59, 120
Quercus pyrenaica (Fagaceae) «carvalho-negral» 59, 112, 119, 120, 181, 204, 228, 293
Quercus robur (Fagaceae) «carvalho-roble» 112, 209
Quercus rotundifolia (Fagaceae) «azinheira» 59, 118, 123
quiescência 188-9
  quiescência da semente 271, 283
quimera 296
quiropterocoria (dispersão) 279
quiropterofilia. *Vd.* polinização
quivi (Actinidia sinensis) 138, 148, 184, 186, 211, 216, 267

R

raciocínio adaptacionista 14
radícula (embrião) 26, 170
rafe (semente) 168
ráfide 39
raio (anatomia)
  raio floémico 83
  raio heterocelular 85
  raio homocelular 85
  raio primário 79
  raio vascular 83
  raio xilémico 83
raiz 62-76
  metamorfoses da raiz 71-3
  nódulos radiculares 75
    nódulos determinados 76
    nódulos indeterminados 76
  pelos radiculares 67
  primórdios radiculares adventícios 69
  raiz adventícia 24, 26, 69
    raiz adventícia primária 71
    raiz nodal 71, 180
  raiz amilácea 72
  raiz aprumada 72
  raiz carnuda 68-9
  raiz contráctil 70
  raiz escora 70
  raiz estranguladora 70, 71-2
  raiz fasciculada 72
  raiz lateral 67, 69
  raiz pastadeira 69
  raiz primária 69
  raiz profundante 181-2
  raiz proteoide 70, 73
  raiz secundária 69
  raiz seminal lateral 71, 287
  raiz tabular 70
  raiz trepadora 70
  raiz tuberosa 69, 70, 72-3
  ramificação da raiz 66-7
  rebentos radiculares 26, 293
  zonação da raiz
    zona de alongamento 66
    zona de divisão 66
    zona de ramificação 67
    zona pilífera 67
ramalhetes de maio. *Vd.* esporão (caule)
ramejadores (*browsers*) 35
ramificação (caule) 202
  axila das ramificações 199
  grau de ramificação 201
  ramificação dicotómica 198, 219
  ramificação em ramos codominantes 198, 200, 203
  ramificação lateral 198, 219
  tipos de ramificação 198
ramo (caule)
  ramo antecipado 203
  ramo de madeira 213
  ramo do ano 201
  ramo epicórmico 203
  ramo fértil 213
  ramo ladrão 205
  ramo misto 215
  ramo proléptico 203
  ramo siléptico 203
  ramo vegetativo 213
ráquila (espigueta das gramíneas) 133
ráquis (folha composta) 61, 1114
ráquis (inflorescência) 127
rebentação epicórmica 204
rebento (caule) 202
recetáculo (flor) 137, 140, 144, 146, 148, 151, 154, 156, 158, 161
recompensas alimentares 36
  na dispersão 279
  na polinização 251
recrutamento de plântulas 161, 276
recursos ambientais 34, 174 (n. 21)
reducionismo (definição de) 12
regma (fruto) 163
regra de Hofmeister 122, 235, 237
reiteração (ramificação do caule) 205
repouso vegetativo 190, 191, 192, 193
  período de repouso vegetativo 190
reprodução 232
  reprodução assexuada 232, 289
  reprodução sexuada 232
  reprodução vegetativa 290
restauração ecológica 12
retináculo (flor das orquídeas) 264
Revolução Verde 220
Rhododendron ponticum (Ericaceae) 294
Rhus coriaria (Anacardiaceae) 56
rícino (Ricinus communis, Euphorbiaceae) 78, 111, 169, 279
ripídio (inflorescência) 130, 131
ritidoma (anatomia) 34, 68, 85, 87-9
rizobainha (raiz) 73
rizóbio 76
rizoma (caule) 97
  divisão de rizomas 293
  rizoma herbáceo 97
  rizoma lenhoso 97
  rizoma monopodial 94
  rizoma simpodial 94
  rizoma tuberoso 97
rizosfera (raiz) 62
Rosaceae 247
rostelo (flor das orquídeas) 265, 268
Rubiaceae 117, 149
RuBisCo 99, 106

S

saco embrionário 156, 157, 169, 238, 270, 271, 307, 308, 309, 314, 315, 318, 319, 320
  saco embrionário não reduzido 291
  saco embrionário tipo Polygonum 156, 157, 238
saco polínico 149, 307, 308, 310
sacos aeríferos (pólen) 314

Salicaceae 204, 205
Salix x spulcralis (Salicaceae) «salgueiro-chorão» 205
Salviniaceae 302
sarmento (caule) 97
secreção 53
secundina (semente) 157
segmento 60
Selaginellaceae 302
seleção
  pressão de seleção 136-7
  seleção de gâmetas 152, 153, 238, 251, 270
  seleção natural 13, 14, 34
semente 33
  banco de sementes 283
  cama da semente 286
  conceito agronómico de semente 167
  densidade de sementeira 217
  desenvolvimento da semente
    expansão celular 271
    histodiferenciação 271
    maturação fisiológica 271
  dispersão da semente. *Vd.* dispersão
  dormência da semente. *Vd.* dormência (semente)
  escarificação de sementes 285
  estrutura da semente 167
  microssementes 286
  pós-maturação da semente 284
  sementes albuminosas 169, 273
  sementes cotiledonares 169
  sementes dormentes 283
  sementes duras 285
  sementes endospérmicas. *Vd.* sementes albuminosas
  sementes exalbuminosas 169, 273
  sementes fotoblásticas 284
  sementes ortodoxas 271
  sementes perispérmicas 169
  sementes recalcitrantes 271
  tegumento da semente 167
senescência 25
sépala (flor) 33, 142
Sequoia sempervirens (Cupressaceae) «sequoia» 92
seres unitários (definição de) 24-5
séries heteroblásticas (folha) 123
serotinia. *Vd.* frutificações ou frutos serotinos
sícono (infrutescência) 163, 164, 165, 260, 261
sifonogamia 308
  sifonogamia imperfeita 308
Silene latifolia (Cariophyllaceae) 239
silíqua (fruto) 163
simbiose (interação ecológica) 35
simetria 32, 61, 62, 101, 160
  simetria da flor 139-40, 160
  simetria do limbo 108, 111
simplasto 49
simpódio (caule) 81, 128, 208, 209, 211, 213, 218, 219
  alongamento simpodial 195, 211
sinais (polinização)
  sinais olfativos 252
  sinais visuais 252
síndrome de domesticação 267, 282
sinergídeas (saco embrionário) 156, 157, 238
singamia 248, 270
sistema de reprodução 238
sistema de Whittaker 20
sistema radial (anatomia) 83
sistema reprodutivo 25
sistema vegetativo 25
sistemas de cruzamento 240-1
sistemas sexuais 138, 238-40
sítio seguro (dispersão) 274, 276, 281
sobreiro (Quercus suber, Fagaceae) 59, 118
Solanaceae 160, 247
Solanum muricatum (Solanaceae) 161
solo
  água do solo 28, 48
  impedância mecânica do solo 182
  imperme 179
  mobilização do solo 98, 181, 183
  nutrientes do solo 32, 33
  porosidade do solo 179
Sorbus (Rosaceae) «sorveiras» 197
Sorghum bicolor (Poaceae) 172
sorose (infrutescência) 163
SRI (Système de Riziculture Intensive) 181
Stenotaphrum secundatum (Poaceae) 94
Strelitzia reginae (Strelitziaceae) 139, 259
Streptophyta 21
suber (anatomia). *Vd.* felema
suberina 38, 48, 49, 53, 65, 68, 87, 89, 90
substâncias ergásticas (célula) 39
suculência 92
suspensor (embrião) 272

T
talhadia alta (reprodução assexuada) 205
tapetum (estame) 148
Taxaceae 309, 310, 312, 313, 316, 317, 318
Taxus baccata (Taxaceae) «teixo» 309
tecido vegetal 40
  sistema de tecidos 41
  tecido complexo 41
  tecido de elaboração 41
  tecido definitivo 41
  tecido de proteção 41
  tecido de reserva 41
  tecido de suporte 41
  tecido de transfusão 105
  tecido de transmissão 155, 269
  tecido de transporte 41
  tecido fundamental 41
  tecido meristemático 41
  tecido secretor 41
  tecido simples 41
  tecido tegumentar 41
  tecido vascular 41
tégmen (semente) 167
tegumento (primórdio seminal) 156
teoria da coesão-tensão 101
tépala (flor) 142
Terminalia catappa (Combretaceae) 197
terófito (fisionomia) 226, 227
testa (semente) 167
  esclerotesta 167
  sarcotesta 167, 170
Thymelaeaceae 142, 146
tiloses (xilema) 45, 90
tipo biológico 226
tipo fisionómico 226
tirso (inflorescência) 130
toiça 205, 217
tomateiro (Solanum lycopersicum, Solanaceae) 67, 152, 155, 157, 196, 213, 234, 235, 236, 242
tórus (xilema) 51
totipotência celular 29, 294
traço (caule)
  traço caulinar 80, 198
  traço de gomos dormentes 188
  traço folhear 80
traqueídos (xilema) 50, 86
  traqueídos transversais 84, 86-7
tremoceiro-branco (Lupinus albus, Fabaceae) 73, 180
trevo-branco (Trifolium repens, Fabaceae) 279
trevo-subterrâneo (Trifolium subterraneum, Fabaceae) 213, 242, 243, 276, 281, 285, 286
Trichomanes speciosum (Hymenophyllaceae) 303
tricomas (indumento) 53
tridioicia (sistemas sexuais) 239
Trifolium cherleri (Fabaceae) 276
trigo-mole (Triticum aestivum, Poaceae) 217, 220, 236, 242, 243, 268
Trigonella foenum-graecum (Fabaceae) 169
trigo-sarraceno (Fagopyrum esculentum, Polygonaceae) 247
trimonoicia (sistemas sexuais) 239
tronco (caule) 96, 97
Tropaeolum majus (Tropaeolaceae) 140
tropismo 175 (n. 61)
tubérculo (caule) 97, 293
tubos crivosos (floema) 52
túnica (bolbo) 123
turião (caule) 97, 216
Typha latifolia (Typhaceae) 226

U
Ulex (Fabaceae) «tojos» 276
Ulva (Chlorophyta) 301
umbela (inflorescência) 129
  umbela composta 130
unidade de extensão (caule) 194

V
vacúolo (célula) 39
vagem (fruto) 163
variáveis ambientais 174 (n. 21)
variegação (da folha ou caule) 117
vasos lenhosos (xilema) 50
  elementos dos vasos 50
velâmen (raiz) 63-4
ventral 60
verdasca (caule) 214, 215
vernação 122
vernalização 124, 236
videira (Vitis vinifera, Vitaceae) 47, 56, 81, 179, 180, 185, 186, 187, 188, 193, 194, 195, 196, 202, 203, 211, 216, 234, 235, 236, 237
vigor (conceito de) 195
Vinca major (Apocynaceae) 294
vingamento (fruto) 248, 274
Viola (Violaceae) 243
Vitis berlandieri (Vitaceae) 179
Vitis rupestris (Vitaceae) 179

W
Welwitschiaceae 309
Welwitschia mirabilis (Welwitschiaceae) 26

X
xenia 248
xenogamia. *Vd.* polinização cruzada
xerofilia/xerófito 16
xilema 41, 44, 50
  embolia do xilema 33
  metaxilema 52, 66, 78, 80, 82
  protoxilema 51, 77, 78, 80
  xilema endarco 66
  xilema exarco 66
  xilema secundário 50
xilopódio (caule) 97

Z
Zamiaceae 311
zigomorfia. *Vd.* flor zigomórfica
zigoto 232, 271
  zigoto primário 297 (n. 22)
  zigoto secundário 297 (n. 22)
Zingiberaceae 117
zona de abcisão (periderme) 49
zoocoria (dispersão) 279
  ectozoocoria 279
  endozoocoria 279
  epizoocoria. *Vd.* ectozoocoria