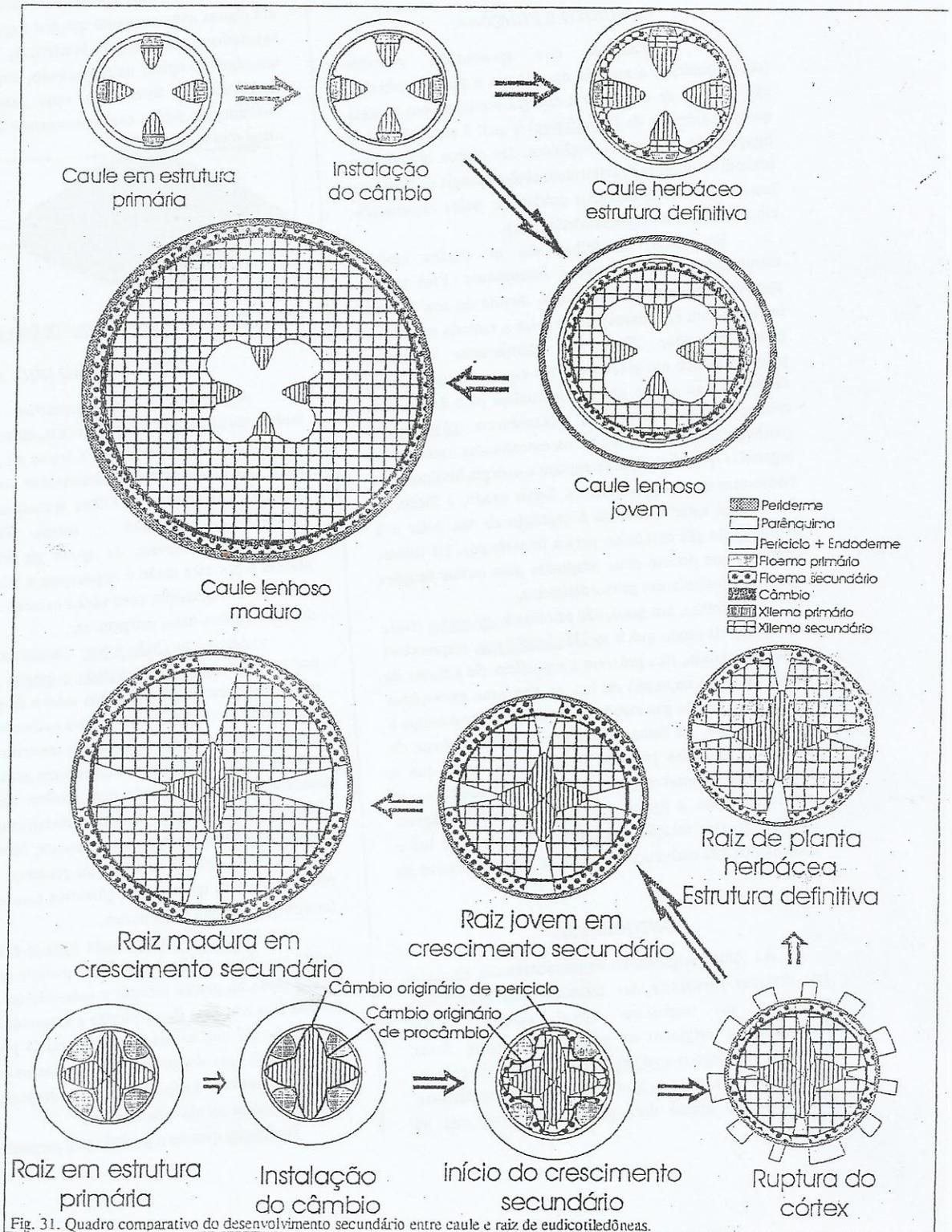


35
640

anatomia de espermatófitas

Apostila 1. (morfologia)



fonte: Menezes, N.L et al. 2008. Anatomia e morfologia de plantas vasculares. Apostila Instituto de Biociências, Universidade de São Paul

SISTEMAS CAULINARES - FOLHA (FILOMA)

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

MORFOLOGIA.

CONCEITO E FUNÇÕES.

Os organismos que apresentam clorofila (cianobactérias, a maioria das plantas e alguns protistas) são capazes de converter a energia luminosa em energia química (através da fotossíntese) a qual é acumulada nas ligações de compostos orgânicos. Os outros organismos (exceto os quimiossintetizantes) obtêm energia e nutrientes consumindo as substâncias produzidas pelos organismos clorofilados (ou quimiossintetizantes).

Em geral, as folhas são os órgãos melhor estruturados para executar a fotossíntese. Elas podem apresentar uma superfície ampla, devido ao seu formato laminar, com estômatos para regular a entrada e saída de gases e vapor d'água e internamente o tecido parênquimático em geral apresenta espaços intercelulares, de forma que a fase gasosa distribui-se pelo órgão. Nas células desse parênquima denominado clorênquima (parênquima clorofiliano) há os cloroplastos, que são as organelas que efetivamente captam a energia luminosa e a convertem em energia química. Desse modo, a forma da folha deve estar associada à captação da luz solar e à absorção do gás carbônico para a fotossíntese. Há folhas, contudo, que podem estar adaptadas para outras funções que não a fotossíntese primordialmente.

As folhas, em geral, são estruturas achatadas (finas e amplas), de modo que o tecido clorofiliano, responsável pela fotossíntese, fica próximo à superfície. Se a forma da folha facilita a captação da luz, as aberturas necessárias para a absorção do gás carbônico levam ao mesmo tempo à perda de água. As folhas são assim, a principal fonte de perda de água das plantas. Tendo-se em conta que a transpiração excessiva pode levar à desidratação e até mesmo à morte, a forma e a anatomia da folha devem possibilitar uma relação que permita a captura de luz e absorção de gás carbônico, evitando, a perda excessiva de água.

ONTOGÊNESE.

As folhas originam-se de protuberâncias formadas por divisões periclinais nas camadas mais superficiais, próximas ao meristema apical caulinar. Estas protuberâncias originam os primórdios foliares. Estes, portanto, são órgãos exógenos. No desenvolvimento da folha, estão envolvidas as atividades de vários meristemas. O crescimento apical dura pouco, em geral, mas há

exceções. Entre as eudicotiledôneas, algumas espécies de *Guarea* (Meliaceae) apresentam folhas que crescem por até alguns anos enquanto que em *Lygodium volubile*, uma samambaia das matas brasileiras, as folhas têm o crescimento apical indeterminado, comportando-se como caule volúvel. *Welwitschia*, uma gimnosperma africana, também tem folhas com crescimento indeterminado, mas rastejante sobre o solo.

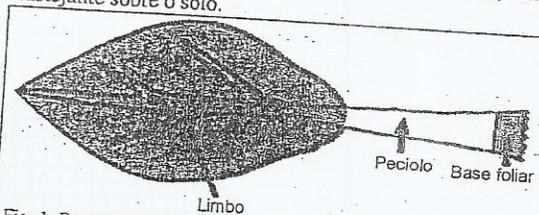


Fig. 1. Partes de uma folha. Retirado de Esau (1977).

CONSTITUIÇÃO (FIG. 1).

As folhas das gimnospermas e angiospermas podem apresentar diferenças entre si, entretanto, uma folha apresenta as seguintes partes: Lâmina ou limbo, pecíolo e base, que freqüentemente desenvolve uma bainha e/ou estípulas. Claramente, as folhas apresentam uma enorme variedade de tamanho e forma. Por isso, elas freqüentemente servem de ajuda na identificação de plantas e por esta razão é importante a criação de termos precisos para descrever seus vários caracteres, como forma do limbo, ápice, base, margem, etc.

a) Lâmina ou limbo foliar. Caracteriza-se, em geral, por ser uma superfície achatada e ampla, possibilitando maior área para a captação da luz solar e do gás carbônico. Na maioria das folhas é a parte mais evidente. O limbo tem grande importância nos trabalhos de taxonomia, filogênese e identificação de plantas e uma enorme gama de termos e conceitos foi desenvolvida para melhor definirem suas diversas características. Assim, a classificação pode ser quanto ao tipo de divisão que apresenta, formato, tipo de margem, base, ápice e ausência ou presença de tricomas. Neste texto está incluído um glossário com os principais termos que definem essas partes.

b) Pecíolo. É a parte mais estreita e alongada da folha, que une o limbo ao caule. O pecíolo geralmente é arredondado na porção inferior e achatado ou côncavo na porção superior. Esta forma auxilia a sustentar o limbo, ao mesmo tempo que se mantém flexível. O pecíolo pode estar unido à base do limbo, como ocorre na maioria das plantas, ou preso ao meio deste. Quanto ao pecíolo (Fig. 2) as folhas podem ser classificadas em:

Peciolada: quando o pecíolo está presente.

Séssil: quando o pecíolo está ausente e o limbo prende-se diretamente ao caule.

Peltada: quando o pecíolo está preso ao meio da lâmina foliar. Ex.: *Hydrocotyle* sp. (Apiaceae).

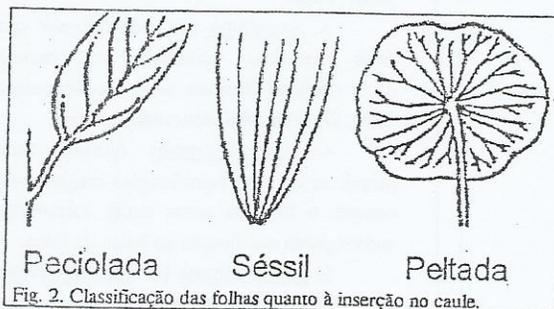


Fig. 2. Classificação das folhas quanto à inserção no caule.

c) **Base foliar.** É a porção terminal do pecíolo, quando está presente, que o une ao caule. Em monocotiledôneas ela é geralmente bem desenvolvida e denominada bainha, como no caso das Poaceae. Também é bem desenvolvida na família Apiaceae (eudicotiledônea) e a função provável das bases alargadas é proteger as gemas axilares.

Em algumas famílias (Fabaceae, Marantaceae) pode existir uma dilatação ou intumescimento na base da folha ou folíolos chamados respectivamente de pulvinos e pulvínulos que são importantes características diagnósticas e são responsáveis por movimentos násticos, como na dormideira (*Mimosa pudica*, Fabaceae), cujas folhas e folíolos reagem ao toque fechando-se.

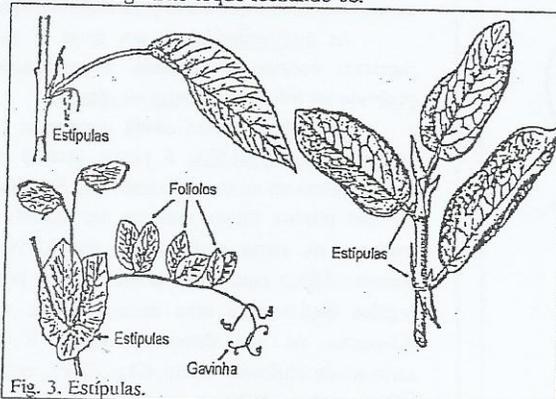


Fig. 3. Estípulas.

d) **Estípulas** (Fig. 3). As estípulas, em geral duas, são estruturas geralmente laminares, presentes na base das folhas. Variam muito em forma e tamanho. Estima-se que 40% das espécies de eudicotiledôneas lenhosas e 20% das herbáceas tenham estípulas. Devido a isso, há autores que consideram ser uma estrutura em degeneração.

Há casos onde as estípulas são tão desenvolvidas, que podem ser tomadas por folhas, pois possuem esse aspecto e adquirem a função de fotossíntese. Ex.: ervilha (*Pisum sativum*, Fabaceae) e *Cassia latistipula* (Fabaceae).

Há também estípulas tão bem desenvolvidas que se soldam e formam a ócrea, estrutura que envolve o caule. Ex.: tapete-inglês (*Polygonum capitatum*, Polygonaceae).

Há casos em que as estípulas podem ser reduzidas a pequenas escamas, que geralmente caem antes da expansão das folhas. Entretanto, na família Rubiaceae, como o café (*Coffea arabica*), elas são permanentes e também um caráter taxonômico (estípulas interpeciolares). Em muitas espécies de árvores tropicais, as estípulas de folhas jovens cobrem e protegem a gema terminal, como ocorre na falsa-seringueira (*Ficus elastica*) e em embaúba (*Cecropia cinerea*), sendo um caráter taxonômico das famílias Moraceae, Cecropiaceae, e Magnoliaceae.

As estípulas também podem estar transformadas em espinhos, como ocorre em coroa-de-cristo (*Euphorbia milii*, Euphorbiaceae) e muitas Fabaceae (*Machaerium* sp.).

e) **Venação** ou nervação. Os delicados tecidos da folha, responsáveis pela fotossíntese, necessitam de um arcabouço para sustentação, nutrição, hidratação, representado pelas nervuras ou veias. Em geral, as folhas têm uma nervura principal mais ou menos proeminente, que termina no ápice da folha, e uma série de nervuras secundárias que dela partem, de modo pinado (como pena) ou palmado (como a palma da mão). Estas nervuras podem anastomosar-se através de uma série de nervuras menores, formando retículos.

Os principais tipos de venação conhecidos, podem receber dois tipos de classificação, que levam em conta apenas as nervuras principais. A clássica (Fig. 4) ou a proposta por Hickey *et al.* (1973, 1999)(Fig. 5), mais usada atualmente, por ser mais precisa. Para as nervuras de segunda, terceira e quarta ordens também existem categorias, que podem ser muito úteis na taxonomia e na paleontologia (Hickey *et al.* 1999).

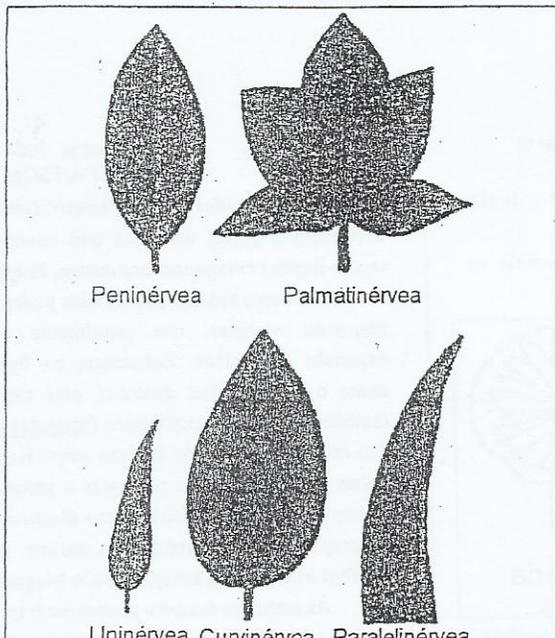


Fig. 4. Classificação da nervação segundo a denominação clássica.

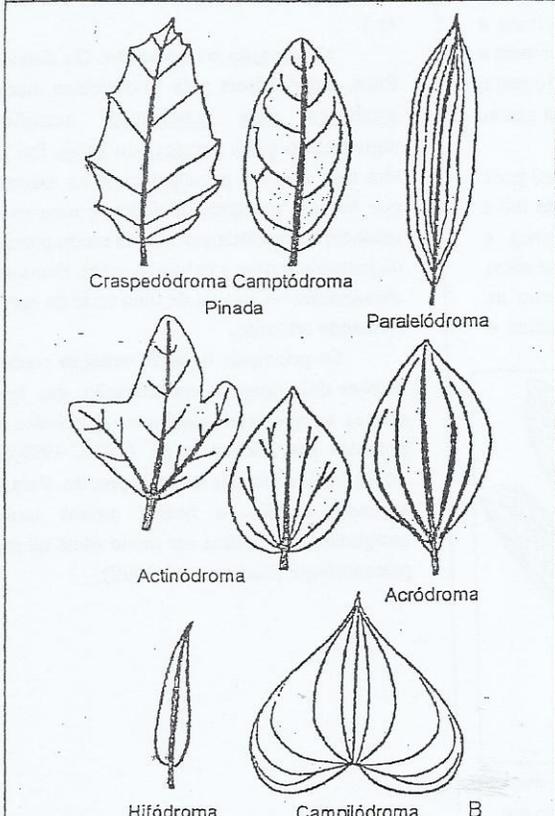


Fig. 5. Classificação da nervação segundo a denominação de Hickey (1973).

1. Pinada (ou penínérvea): quando existe uma única nervura primária da qual saem as nervuras de ordens superiores. Há aqui três tipos principais: craspedódroma: quando as nervuras secundárias terminam na margem; campilódroma: quando as nervuras secundárias não terminam na margem; hifódroma (ou uninérvea): quando só existe a nervura primária, estando as outras ausentes.

2. Actinódroma (ou palmatinérvea): quando três ou mais nervuras primárias divergem radialmente de um ponto único.

3. Acródroma (ou curvinérvea): quando duas ou mais nervuras primárias ou secundárias muito desenvolvidas formam arcos convergentes no ápice da folha. Os arcos são recurvados na base.

4. Campilódroma: quando muitas nervuras primárias ou suas ramificações originam-se de um ponto comum e formam arcos muito recurvados antes de se convergirem em direção ao ápice da folha.

5. Paralelódroma (ou paralelinérvea): quando duas ou mais nervuras primárias originadas uma ao lado da outra na base da folha, correm paralelas até o ápice, onde convergem.

MODIFICAÇÕES ESTRUTURAIS.

A folha, no sentido amplo do termo, é o órgão que morfologicamente e anatomicamente apresenta maior variação, refletindo a diversidade das pressões do ambiente biótico e físico sobre as plantas.

Couvém lembrar que em muitas monocotiledôneas, como as gramíneas, as folhas são invaginantes e o limbo tem a forma de uma fita prendendo-se ao caule por uma bainha bem evidente. Em muitas plantas pode ser vista uma lígula constituída por um tecido delicado que sai acima da bainha e que serve para acumular água.

As eudicotiledôneas, em geral, e as paleoervas mostram enorme diversidade na estrutura da folha, podendo ter folhas pecioladas ou sésseis.

As folhas podem ainda apresentar heterofilia e anisofilia. Na anisofilia, a planta produz regularmente folhas diferentes no mesmo ramo. Ex.: Selaginella, (Fig. 6, D) que produz folhas maiores nas laterais do ramo e menores na parte mais acima destas. Na heterofilia ocorrem folhas com mais de uma forma, produzidas em regiões distintas de uma mesma planta, em períodos diferentes do seu desenvolvimento. É o caso do samambaia chifre-de-veado (Fig. 6, E), onde há folhas eretas, verdes, e folhas prostradas, que perdem a clorofila e exercem a função de folhas coletoras.

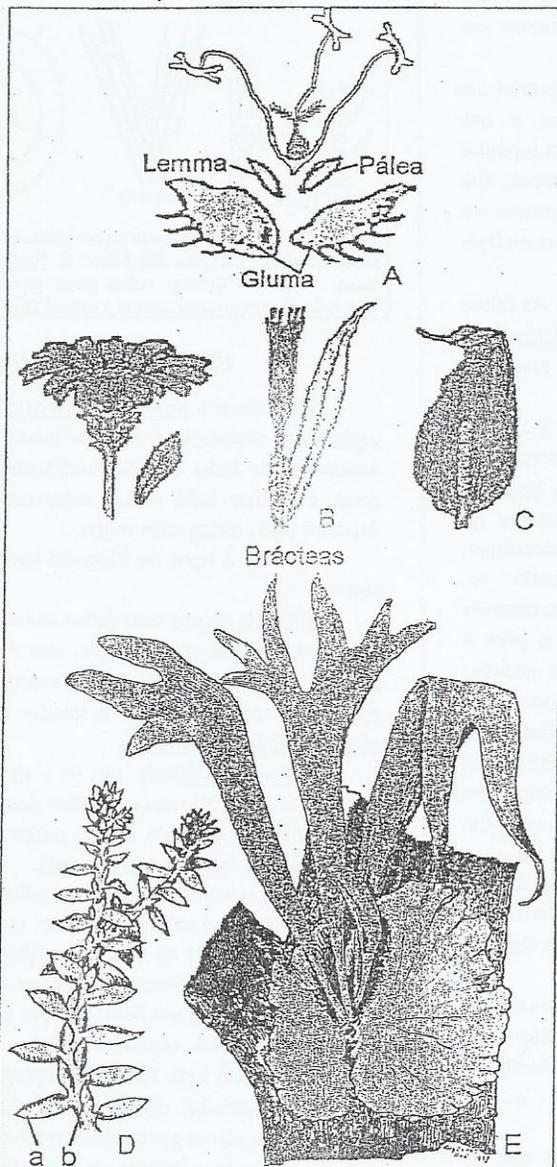


Fig. 6. Modificações das folhas. A. Brácteas de inflorescência de Poaceae. B. Brácteas de inflorescência de Asteraceae. C. Bráctea (espata) de inflorescência de Araceae. D. *Selaginella*, com folhas anisofílicas; a) folha maior; b) folha menor. E. Heterofilia, samambaia chifre-de-veado (*Platyserium* - Ponkeniaceae) com folhas fotossintetizantes eretas e com folhas coletoras prostradas.

Emprega-se o termo filoma para todos os tipos de folhas. Segundo esse conceito, o termo folha se restringiria aos órgãos fotossintetizantes. Os filomas podem apresentar muitas modificações, dentre as quais:

a) Cotilédones (Fig. 7E). São as primeiras folhas do embrião. Podem, em alguns casos, acumular reservas ou funcionar como um órgão de transferência de reservas do endosperma (albúmen) para o embrião. No caso do feijão,

o cotilédone acumula reservas, mas no da mamona (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae) não. Nesse último a semente acumula reservas no endosperma e os cotilédones distendem-se na germinação e fazem fotossíntese. Nas gramíneas, encontra-se o escutelo que é o cotilédone modificado para a transferência de reservas para o embrião. Ex.: milho (*Zea mays*, Poaceae).

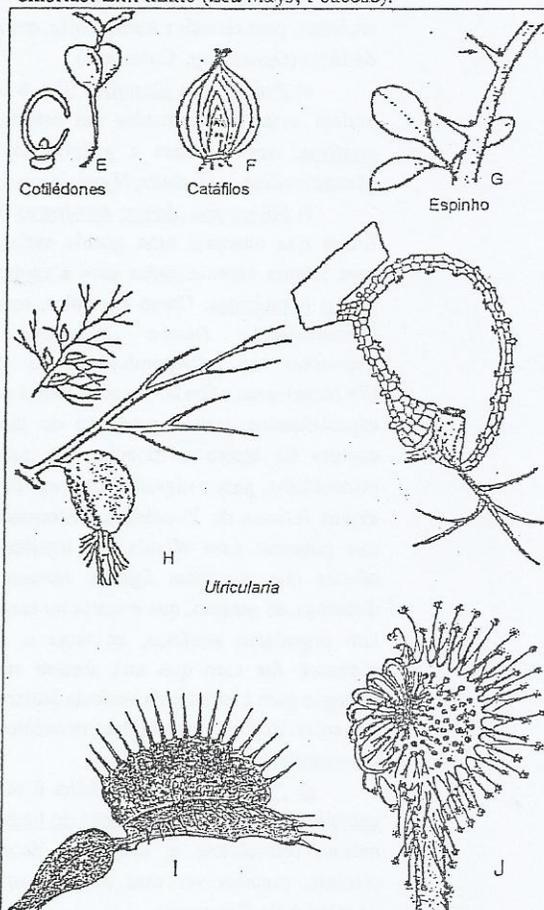


Fig. 7. E. Folhas cotilédones na semente e na plântula. F. Catafilos de um bulbo. G. Espinho foliar. H-K. Modificações foliares de plantas carnívoras. H. Utrículos (armadilha para captura de microartrópodos) na planta aquática *Utricularia* (Lentibulariaceae). I. Ápice foliar com duas valvas que executam movimento rápido, quando estimuladas por animais, em *Dionea* (Droseraceae); J. Folha com tentáculos móveis de *Drosera* (Droseraceae).

b) Escamas ou catafilos (Fig. 7 F). As folhas têm por função, além da fotossíntese, proteger as gemas. De um modo geral, as escamas são apenas modificações da porção basal da folha, com a parte superior ausente. Entretanto, em algumas plantas não há uma clara diferença entre escamas e folhas verdadeiras.

As escamas do bulbo, além da função de proteção, podem acumular substâncias nutritivas. Ex.: cebola (*Allium cepa*, Liliaceae). As escamas presentes nos cormos

são membranáceas e protegem as gemas. Ex.: palma-de-santa-rita (*Gladiolus* sp., Liliaceae).

c) Gavinhas. São estruturas que têm por função prender a planta num suporte, enrolando-se nele (tigmotropismo). Os folíolos de ervilha estão transformados em gavinhas. O folíolo apical de *Cobaea scandens* (Polemoniaceae) também é transformado em gavinha (Fig. 3 B).

d) Espinhos (Fig. 7 G). São estruturas geralmente lignificadas, que apresentam tecido vascular e que correspondem à folha ou porção desta. Ocorrem espinhos na margem das folhas de *Ilex aquifolium* (Theaceae). Em muitas cactáceas, as folhas podem estar transformadas em espinhos, para reduzir a transpiração, como ocorre no figo-da-índia (*Opuntia* sp., Cactaceae).

e) Brácteas ou hipsofilos (Fig. 6 B, e C). As folhas podem estar transformadas em estruturas vistosas ou atrativas, que auxiliam a polinização. Ex.: primavera (*Bougainvillea spectabilis*, Nyctaginaceae).

f) Folhas das plantas carnívoras (Fig. 6 H-K). São folhas que mostram uma grande variação morfológica, com formas especializadas para a captura dos insetos e outros organismos. Como exemplos, temos: *Drosera* sp. (Droseraceae), *Dionea muscipula* (Droseraceae), *Nepenthes* sp. (Nepenthaceae) e *Sarracenia* sp. (Sarraceniaceae). Em *Drosera*, as folhas possuem tricomas especializados para a produção de mucilagem para a captura do inseto e tricomas que produzem enzimas proteolíticas, para a digestão. *Utricularia* spp. apresentam alguns folíolos de 2ª ordem transformados em vesículas que possuem uma válvula. No interior da vesícula há células que absorvem água e causam com isto uma diferença de pressão, que é maior no exterior da vesícula. Um organismo aquático, ao tocar a válvula ou seus tricomas, faz com que esta abra-se abruptamente e o carregue para o interior da vesícula juntamente com a água que entra. Enzimas proteolíticas se encarregam da digestão do organismo.

g) Filódio. Quando a folha é muito reduzida, o pecíolo adquire a forma e função do limbo, realizando até mesmo fotossíntese e, durante o desenvolvimento da plântula, pode-se ver essa transformação. Ex.: *Acacia podaliriifolia* (Fabaceae).

i) Folhas coleóreas (Fig. 6 D). São um tipo de heterofilia que ocorre em plantas epífitas, as quais desenvolvem folhas especiais que servem como reservatório de substância húmica e detritos de onde as raízes absorvem água e sais minerais. Ex.: chifre-de-veado (*Platyserium alcicorne*), samambaia epífita.

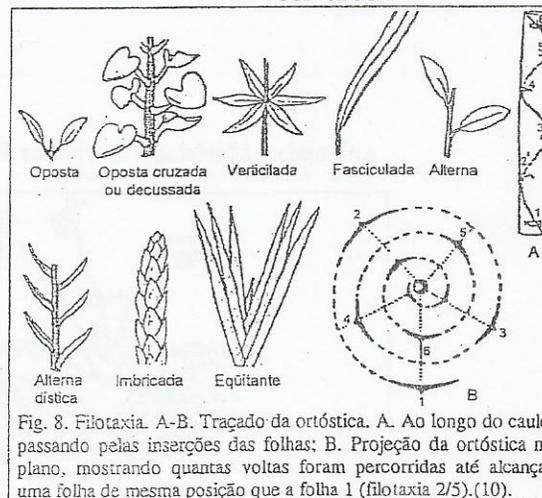


Fig. 8. Filotaxia. A-B. Traçado da ortóstica. A. Ao longo do caule, passando pelas inserções das folhas; B. Projeção da ortóstica no plano, mostrando quantas voltas foram percorridas até alcançar uma folha de mesma posição que a folha 1 (filotaxia 2/5).(10).

FILOTAXIA (FIG. 8).

Filotaxia é o arranjo ou disposição das folhas no caule. Esta disposição é feita de modo a evitar o sombreamento da folha situada imediatamente abaixo. Em geral, as folhas mais jovens encaixam-se nos espaços deixados pelas folhas mais velhas.

Existem 3 tipos de filotaxia: oposta, verticilada e alternata.

Filotaxia oposta: duas folhas se inserem no caule ao mesmo nível mas em oposição, isto é, pecíolo contra pecíolo. Quando o par de folhas superior coloca-se em situação cruzada em relação ao inferior, temos a filotaxia oposta-cruzada ou decussada.

Filotaxia verticilada: três ou mais folhas dispõem-se no mesmo nó. No caso específico das folhas de *Pinus*, onde três folhas saem do mesmo ponto de ramos curtos (braquiblastos), fala-se em fasciculada.

Filotaxia alternata: é quando as folhas colocam-se em níveis diferentes no caule. Neste caso, uma linha partindo do ponto de inserção de uma folha, girando ao redor do caule, depois de tocar sucessivamente os demais pontos de inserção terá descrito um helicóide, que em projeção num plano resulta numa espiral, chamada espiral geratriz. Podemos também ligar folhas superpostas verticalmente por linhas chamadas ortósticas. Na figura 8, a linha pontilhada que une os pontos de inserção das folhas 1 e 6 é uma ortóstica. Para chegar de uma folha à seguinte, superposta, da mesma ortóstica, a espiral geratriz deve fazer uma ou mais voltas. Neste trajeto, pode encontrar um número diferente de folhas, variável segundo a espécie. Se a hélice faz uma volta e nela encontra três folhas, designamos a posição pela fração 1/3, que exprime o ângulo de divergência entre duas folhas consecutivas na espiral (e na idade). Sendo preciso 2 voltas que abrangem

5 folhas, a disposição é 2/5. As disposições mais freqüentes são a dística 1/2, a trística (1/3) e as polísticas, que podem ser representadas por índices 2/5, 3/8, 5/13 e 8/21.

Temos ainda tipos especiais de filotaxia alterna. Quando folhas de filotaxia dística têm bases que se sobrepõem e se o limbo dobra-se ao longo da nervura média, a filotaxia é equitante; quando as folhas apresentam-se numa roseta, filotaxia rosulada.

Independentemente da filotaxia, as folhas podem se dispor separadamente ao longo do caule ou podem se sobrepor, sendo neste caso imbricadas.

FILOGÊNESE.

Filogeneticamente a folha parece ter se desenvolvido de um ramo que, secundariamente, achatou-se, sendo devido a isso, que muitas vezes é difícil distinguir a folha do caule. A íntima associação entre folha e caule é expressada pela interligação entre os tecidos vasculares do pecíolo e da nervura principal, com aqueles do caule. O mesófilo, por exemplo, é a continuação do córtex caulinar. Outra evidência disso é a continuidade de tecidos, notadamente a endoderme que continua nas folhas como bainha dos feixes vasculares, inclusive com estrias de Caspary.

A folha simples e de margem lisa é considerada mais primitiva do que a folha composta e com reentrâncias. Entretanto, a ausência de fósseis não nos permite a comprovação do processo evolutivo. Muitas pteridospermas primitivas tinham folhas compostas, contudo algumas delas como *Glossopteris* apresentavam folhas simples, de margem lisa e com venação pinada. A principal razão para se considerar a folha simples e de margem lisa como mais primitiva é que ela está muito bem representada em membros lenhosos de um dos grupos mais basais das angiospermas, que é o clado magnoliídeo.

A venação penínérvea é, provavelmente, mais primitiva, sendo encontrada nas pteridospermas e em todo o grupo das cicadófitas. Esse tipo de venação é o tipo mais comum nas folhas das Magnoliidae e mesmo fora desse grupo.

Assim a venação reticulada é mais primitiva que a venação paralelinérvea. Isso advém também do fato de que a origem das folhas das monocotiledôneas é diferente das eudicotiledôneas.

Já a venação palmatinérvea poderia ter resultado do aumento do primeiro ou dois e três pares de veias laterais com supressão do intervalo entre eles.

O conceito de que as folhas das angiospermas eram primitivamente alternas ao invés de opostas baseia-se no fato de que as alternas aparecem na maioria das plantas.

Convém lembrar que durante a evolução, folhas opostas podem ter levado posteriormente a folhas alternas, como ocorre em Asteraceae. Nesse grupo, no girassol (*Helianthus annuus*) pode ser vista essa transição, com folhas inferiores opostas e superiores alternas.

A origem das estípulas é obscura. Especulações levaram a interpretação de que seriam vestigios dos lobos basais ou folíolos de um ancestral lobado ou folíolo de uma folha composta. Atualmente são considerados órgãos próprios, sem analogia com outros, entretanto, a ausência de fósseis não permite a confirmação. Tudo indica que esta estrutura está regredindo, pois são comuns nas famílias mais primitivas (Magnoliidae).

Finalizando, o significado adaptativo das mudanças na estrutura da folha muitas vezes não está claro e nem sempre pode ser correlacionado com o ambiente, pois folhas simples e compostas são encontradas em muitos ambientes, assim como venação penínérvea e paralelinérvea e disposição alterna e oposta. Não se pode analisar um órgão ou organismo baseando-se em apenas um caráter, deve-se levar em consideração o maior número possível de características. A abordagem atual da folha estuda a forma, margem, posição e distribuição das nervuras, epiderme, presença de glândulas, etc.

GLOSSÁRIO DE CARACTERÍSTICAS FOLIARES.

TIPO DE LIMBO (FIG. 9).

Simple: quando o limbo é indiviso ou inteiro. O limbo geminado é o que apresenta reentrância apical muito pronunciada, chegando quase a formar duas partes, como ocorre em pata-de-vaca (*Bauhinia* spp.).

Compostas: quando a lâmina foliar é formada por unidades distintas, os folíolos, que resultam de incisões muito profundas. As folhas compostas recebem denominações de acordo com o número de disposição dos folíolos:

Bifoliolada: com dois folíolos partindo de um ponto comum.

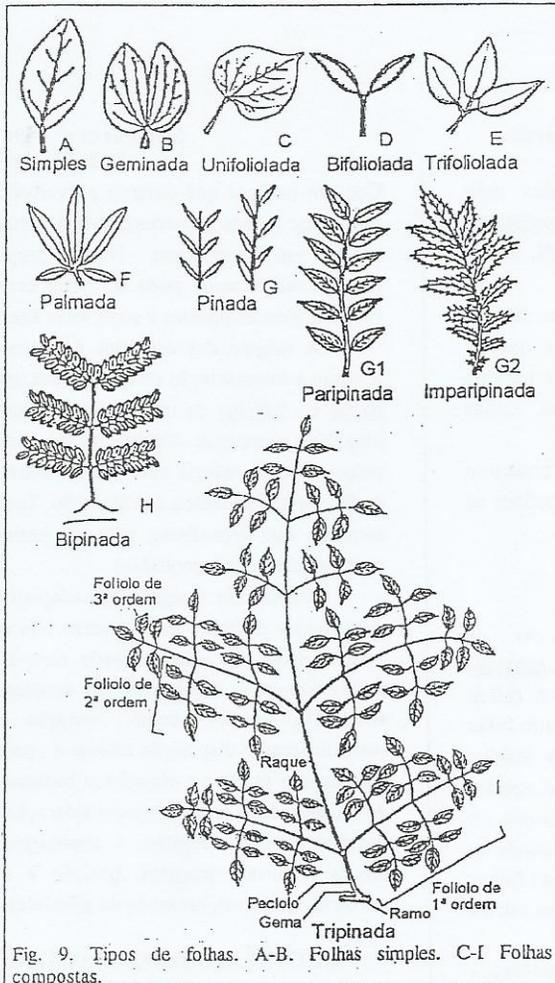


Fig. 9. Tipos de folhas. A-B. Folhas simples. C-I Folhas compostas.

Bigeminada: com duas ordens de folíolos, cada uma bifoliolada.

Tergeminada: com três ordens de folíolos, cada uma bifoliolada.

Trifoliolada: com três folíolos partindo de um ponto comum.

Biternada: com duas ordens de folíolos, cada uma trifoliolada.

Triternada: com três ordens de folíolos, cada uma trifoliolada.

Palmada ou **digitada:** com mais de três folíolos partindo de um ponto comum.

Bipalmada: com duas ordens de folíolos, cada uma palmada.

Tripalmada: com três ordens de folíolos, cada uma palmada.

Pinada: com folíolos dispostos oposta ou alternadamente num eixo comum (raque).

Bipinada: com duas ordens de folíolos, cada uma pinada.

Tripinada: com três ordens de folíolos, cada uma pinada.

Paripinada: pinada, com um par de folíolos terminais.

Imparipinada: pinada, com um folíolo terminal.

Unifoliolada: com um único folíolo com um pecíolo partindo de um pecíolo da folha (ex.: *Lupinus* sp.)

FORMA DO LIMBO.

O nome dado geralmente mostra a que estrutura as folhas se assemelham. A figura 10 mostra a forma das folhas baseada na proporção comprimento/largura e a figura 11, os vários tipos de limbo encontrados nas folhas:

12:1	6:1	3:1	5:2	3:2	6:5	1:1
Linear	Estreitamente elíptica	Elíptica	Elíptica	Largamente elíptica	Largamente elíptica	Orbicular
	Lanceolada	Oval	Oval	Largamente oval	Largamente oval	
	Oblanceolada	Oboval	Oboval	Largamente oboval	Largamente oboval	

Fig. 10. Morfologia das folhas baseada na proporção comprimento/largura. Modificado de Radford (1974) e Stearn (1973).

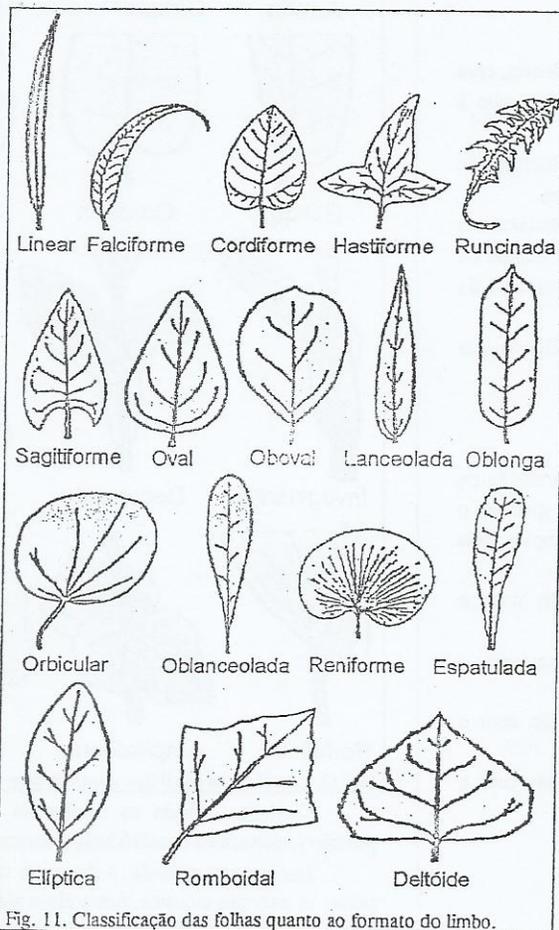


Fig. 11. Classificação das folhas quanto ao formato do limbo.

- Acicular: forma de agulha, com ápice afilado.
- Linear: forma alongada e apresenta uma só nervura.
- Cordiforme: em forma de coração.
- Falciforme: em forma de foice.
- Hastiforme: triangular com dois lobos basais.
- Deltóide: em forma de delta ou triângulo isósceles. O ápice da folha corresponde ao ápice do triângulo.
- Reniforme: em forma de um rim.
- Lanceolada: o aspecto lembra o de uma lança; a folha é mais longa que larga e estreita-se em direção ao ápice.
- Oblanceolada: a folha tem a forma lanceolada mas invertida, isto é, a parte mais larga é a apical.
- Oval: a folha tem a forma ovada.
- Oboval: a folha tem a forma ovada mas invertida, com a parte mais larga voltada para o ápice.
- Runcinada: oblanceolada com margens partidas ou laceradas.
- Sagitiforme: lembra uma seta; triangular-oval com dois lobos basais retos ou ligeiramente incurvados.
- Orbicular: a folha tem a forma circular.

Oblonga: a folha é mais longa que larga e com os bordos quase paralelos na maior parte de sua extensão.

Elíptica: tem um formato elíptico.

Romboidal: a folha tem a forma de um losango ou rombo.

Espatulada: em forma de espata; oblonga ou obovada no ápice com uma base longamente atenuada.



Fig. 12. Classificação das folhas quanto margem.

MARGEM DO LIMBO (FIG. 12)

Aculeada: espinescente.

Ciliada: com tricomas marginais.

Fendida: incisões de 1/4 - 1/2 da distância do meio do limbo à margem.

Crenada: com dentes arredondados, ascendentes, com incisões de 1/16 / 1/8 da distância do meio do limbo à margem.

Crenulada: diminutivo de crenada, com incisões de 1/16 da distância do meio do limbo à margem.

Crispada: margens divididas e torcidas em mais de um plano.

Denteada: margens com dentes arredondados ou pontiagudos que se colocam em ângulo reto em relação ao meio do limbo, com incisões de 1/16 - 1/8 da distância do meio do limbo à margem.

Denticulada: diminutivo de denteada, com incisões de até 1/16 da distância do meio do limbo à margem.

Inteira: sem nenhuma incisão, lisa.

Lacerada: cortada irregularmente.

Lobada: com recortes grandes e arredondados, com incisões de 1/8 - 1/4 da distância do meio do limbo à margem.

Palmatífida: com incisões palmadas.

Pinatífida: com incisões pinadas.

Revoluta: margens curvadas para baixo.

Serreada: com dentes de agudos a ascendentes, com incisões de 1/16 - 1/8 da distância do meio do limbo à margem.

Serrulada: diminutivo de serreada, com incisões de até 1/16 da distância do meio do limbo à margem.

Sinuada: margem suave e superficialmente indentada, ondulada no plano horizontal, sem dentes ou lobos distintos, indentada de 1/16 - 1/8 da distância do meio do limbo à margem.

Ondulada: margem suave e superficialmente indentada, ondulada no plano vertical.

BASE DO LIMBO.

Neste caso é levado em consideração a região de inserção do limbo no pecíolo ou no caule quando o primeiro for ausente. Na figura 13 estão os exemplos mais conhecidos:

Aguda: quando os bordos na inserção com o pecíolo formam um ângulo agudo.

Amplexicaule: base abraçando completamente o caule.

Atenuada: quando os bordos na inserção com o pecíolo afinam-se gradativamente.

Auriculada: quando os bordos na inserção com o pecíolo apresentam a forma de uma orelha.

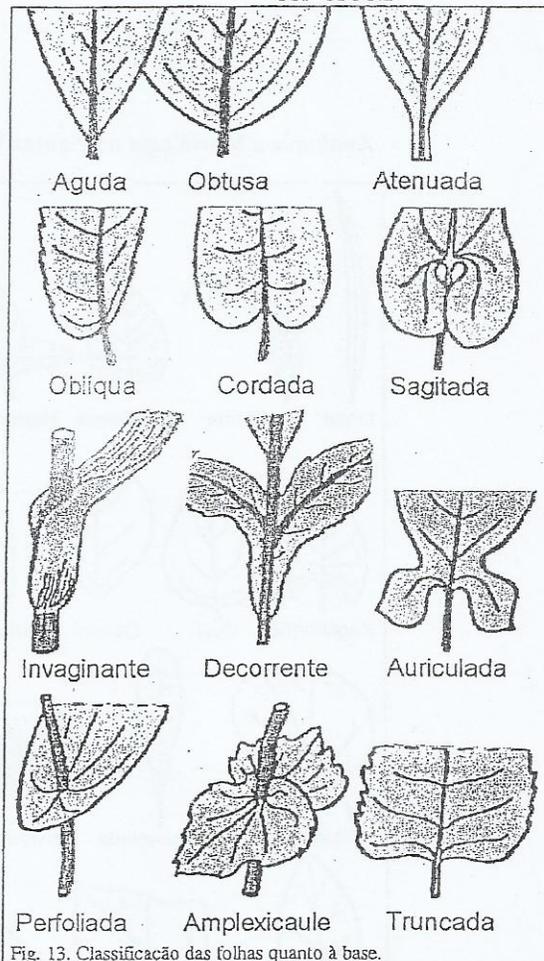


Fig. 13. Classificação das folhas quanto à base.

Cordada: quando os bordos na inserção com o pecíolo recurvam-se dando à base a forma de um coração.

Decorrente: quando a base se estende além do ponto de inserção no caule, tornando-o alado.

Invaginante: com estrutura tubular envolvendo o caule abaixo da aparente inserção da lâmina ou pecíolo.

Obliqua: com a base assimétrica.

Obtusa: quando os bordos na inserção do pecíolo formam um ângulo obtuso.

Perfoliada: com base envolvendo completamente o caule.

Sagitada: quando os bordos na inserção com o pecíolo dão o formato de uma seta.

Truncada: quando os bordos na inserção com o pecíolo parecem ter sido cortados.

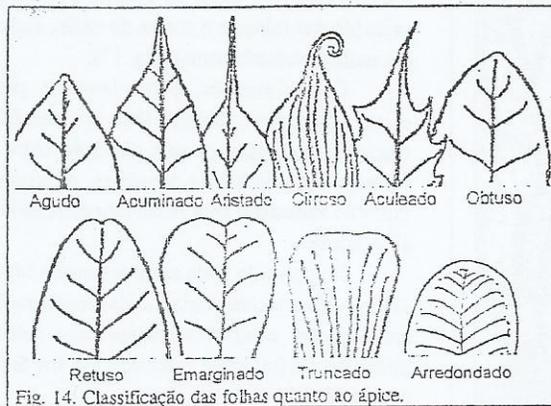


Fig. 14. Classificação das folhas quanto ao ápice.

ÁPICE DO LIMBO (FIG. 14).

Aculeado: quando os bordos da lâmina apresentam no ápice um acúleo.

Acuminado: quando os bordos da lâmina formam no ápice uma ponta aguda e comprida.

Agudo: quando os bordos da lâmina formam no ápice um ângulo agudo.

Aristado: quando os bordos da lâmina formam no ápice uma ponta longa e delgada.

Arredondado: margens formando um arco suave no ápice.

Cirroso: quando os bordos da lâmina formam no ápice um cirrão (gavinha).

Emarginado: quando os bordos da lâmina formam, gradualmente no ápice, uma reentrância.

Obtuso: quando os bordos da lâmina formam no ápice um ângulo obtuso.

Retuso: quando os bordos da lâmina formam no ápice uma pequena reentrância.

Truncado: quando o ápice parece ter sido cortado.

TRICOMAS.

Quanto à presença de tricomas na superfície das folhas, estas podem ser classificadas em:

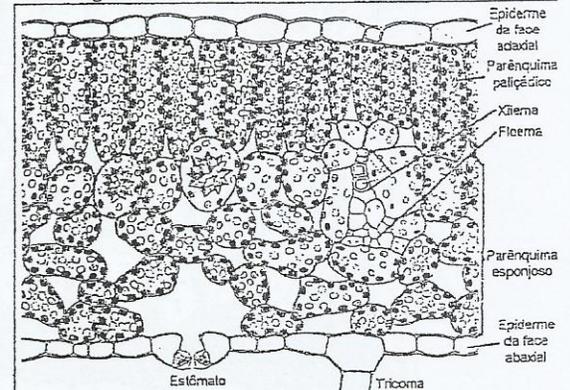
Glabras: quando não têm tricomas.

Pilosas: quando possuem tricomas. Neste caso também existem denominações específicas no que se refere à forma, distribuição, frequência e tipo de tricoma.

ANATOMIA.

Há uma íntima associação entre folha e o caule, que pode ser expressa, anatomicamente, pela semelhança entre os tecidos vasculares do pecíolo e da nervura principal, com aqueles do caule. Algumas vezes, observa-se o mesmo com tecidos fotossintetizantes e não-

fotossintetizantes presentes nas folhas em comparação com os da região cortical do caule.

Fig. 15. Trombeteira (*Datura arborea*, Solanaceae). Corte transversal da folha. Retirado de Rawistcher (1968).**ESTRUTURA DAS FOLHAS DE ANGIOSPERMAS.**

A folha possui um sistema dérmico (proveniente da protoderme), um sistema vascular (proveniente em sua maior parte do procâmbio) e um sistema fundamental (proveniente do meristema fundamental).

A epiderme é revestida pela cutícula, e suas células apresentam-se compactadas salientando-se entre elas os estômatos. Estes podem ocorrer em ambas as faces (folha anfiestomática), apenas na face superior ou adaxial (folha epistomática) ou apenas na face inferior ou abaxial (folha hipoestomática). Nas folhas das eudicotiledôneas, os estômatos encontram-se dispersos, nas monocotiledôneas e coníferas, geralmente com folhas estreitas, os estômatos estão dispostos em fileiras paralelas. Os estômatos podem estar situados no mesmo nível das demais células epidérmicas ou acima da superfície (este último caso está associado com hábitat hidrofítico, com grande disponibilidade de água), ou abaixo da superfície, até mesmo em criptas (condição associada ao hábitat xerofítico, com pouco suprimento de água).

Na epiderme podem ocorrer vários tipos de tricomas, além de outras estruturas especializadas, entre elas, várias estruturas secretoras; em alguns grupos, como nas Poaceae, a epiderme, em muitas espécies, é totalmente silicificada.

A epiderme das folhas é, geralmente, unisseriada, porém pode ser também multisseriada ou múltipla, como na falsa-seringueira (*Ficus elastica*). (Veja texto referente ao sistema de revestimento).

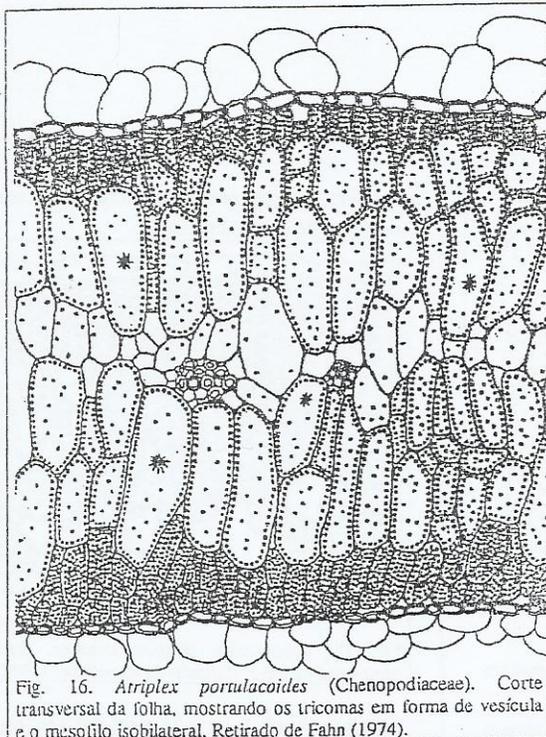


Fig. 16. *Atriplex portulacoides* (Chenopodiaceae). Corte transversal da folha, mostrando os tricomas em forma de vesícula e o mesofilo isobilateral. Retirado de Fahn (1974).

O mesofilo compreende o tecido interno à epiderme, que é caracterizado, geralmente, por parênquima clorofiliano (ou clorênquima) e espaços intercelulares relativamente grandes (Fig. 15). Em muitas plantas, principalmente nas eudicotiledôneas, distinguem-se dois tipos de parênquima clorofiliano: o paliçádico e o lacunoso ou esponjoso. As células do parênquima paliçádico são alongadas, lembrando bastonetes e distribuem-se lado a lado, como se fossem os elementos constituintes de uma cerca (paliçada = cerca), quando observadas em corte transversal do órgão. Em algumas espécies de certos gêneros, como no *Lilium*, as células do parênquima paliçádico são lobadas, o que dá um aspecto ramificado às mesmas. As folhas podem ter uma ou mais camadas de parênquima paliçádico. Nas mesmas plantas de regiões temperadas, com considerável suprimento hídrico, o parênquima paliçádico é localizado, geralmente, próximo à face superior (adaxial ou ventral) da folha e o parênquima esponjoso próximo à face inferior (abaxial ou dorsal); a folha assim constituída é chamada dorsiventral ou bifacial, como, por exemplo, a folha de *Datura arborea* (saibranca) mostrada na figura 15. O parênquima paliçádico pode ocorrer em ambos os lados, como é comum em folhas com caracteres xeromorfos e a folha será denominada isolateral ou unifacial (Fig. 16).

As células do parênquima esponjoso têm formas variadas e os espaços intercelulares são consideravelmente

acentuados; estas células, entretanto, têm em comum a presença de lobos, pelos quais, conectam-se com as demais.

Também é importante perceber que há uma perfeita continuidade entre os tecidos do caule e da folha. Tal fato é evidenciado ao observar que há continuidade entre o mesofilo das folhas e o córtex do caule, ambos de origem do meristema fundamental (Fig. 17).

Outras espécies, particularmente pertencentes a certas monocotiledôneas, têm o mesofilo uniforme (mesofilo homogêneo), sem distinção entre os tipos de parênquimas paliçádico e esponjoso. A estrutura frouxa do mesofilo aumenta a área de contato entre cada célula e o ar ali existente.

No mesofilo pode estar presente a hipoderme (Fig. 18), que é um tecido originário do meristema fundamental; ainda podem ocorrer esclerênquima e colênquima, este último sendo freqüente externamente aos feixes de maior calibre (Fig. 19).

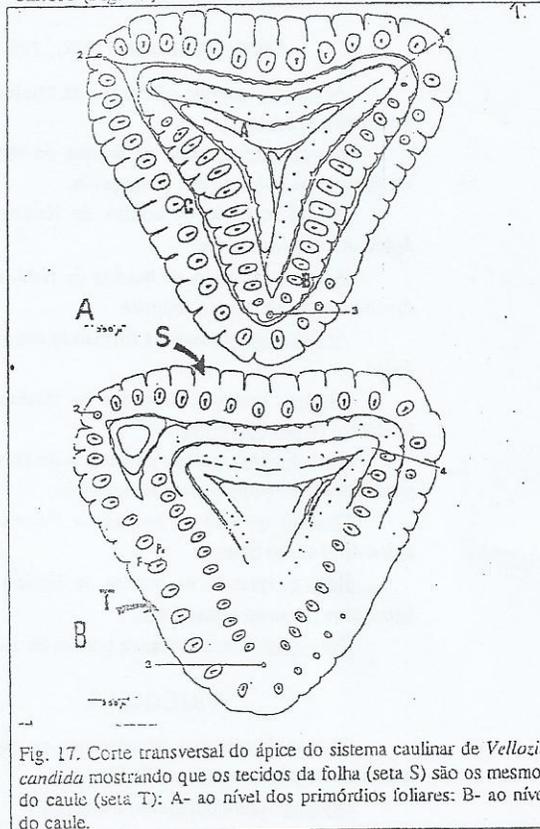


Fig. 17. Corte transversal do ápice do sistema caulinar de *Vellozia candida* mostrando que os tecidos da folha (seta S) são os mesmos do caule (seta T): A- ao nível dos primórdios foliares; B- ao nível do caule.

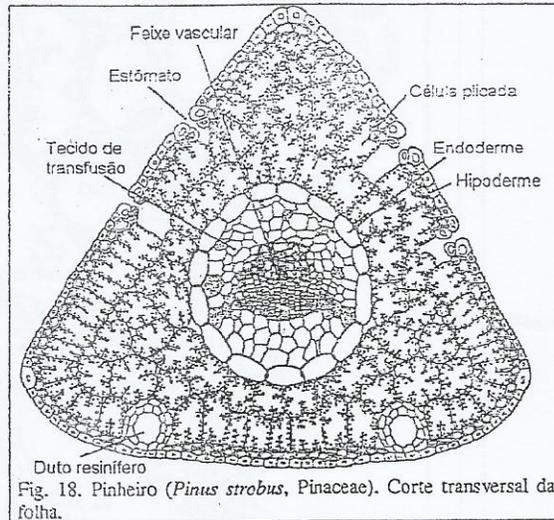


Fig. 18. Pinheiro (*Pinus strobus*, Pinaceae). Corte transversal da folha.

O sistema vascular da folha é distribuído paralelo à superfície da lâmina, sendo interconectado por suas ramificações, o que estabelece relação espacial com o mesofilo. Os feixes vasculares podem ser chamados de nervuras (ou veias) e os padrões formados pelas mesmas são chamados padrões de nervação ou de venação. Macroscopicamente, os principais são: o reticulado, que é um sistema de ramificações com nervuras delgadas, que divergem de outras de maior calibre; e o paralelo onde as nervuras dispõem-se no sentido longitudinal e têm calibre aproximadamente uniforme. Nos dois sistemas, ocorrem anastomoses, de modo que, ao microscópio, o padrão paralelo também apresenta retículos. As últimas ramificações, que geralmente são as de calibre menor, podem terminar livremente no mesofilo. O tipo reticulado é mais freqüente em eudicotiledôneas e paleoervas e o paralelo, em monocotiledôneas, mas algumas destas, como por exemplo nas Alismataceae e no gênero *Smilax*, ocorrem o padrão reticulado.

O pecíolo tem estrutura consideravelmente variável, porém em alguns grupos pode ser semelhante ao caule (Fig. 18). Os feixes vasculares são colaterais e bicolaterais; estes últimos, quando ocorrem, encontram-se apenas nas nervuras mais conspícuas. A posição dos tecidos vasculares é a mesma encontrada no caule, portanto, o xilema encontra-se próximo à face adaxial e o floema, à abaxial (Fig. 15).

Nas eudicotiledôneas, as nervuras maiores são envoltas por parte do tecido fundamental, o qual possui um número relativamente pequeno de cloroplastos. Este tecido é diferenciado, geralmente em parênquima e colênquima; este último situado, junto à epiderme de ambas as faces. As nervuras de calibre menor estão imersas no mesofilo. Os feixes vasculares são envolvidos por células compactadas, em geral de natureza parenquimática,

contendo quantidade variável de cloroplastos. Trata-se da endoderme, que em muitos livros é chamada de bainha do feixe (Fig. 18). Em várias fanerógamas, as endodermes prolongam-se até as epidermes e estas regiões do prolongamento são chamadas extensões da endoderme (ou da bainha), as quais parecem auxiliar na distribuição mais eficiente da água proveniente do xilema pelo mesofilo. Em várias monocotiledôneas, entre outras, a endoderme pode ser esclerenquimática. Nas nervuras de porte maior pode haver um pequeno crescimento secundário (Fig. 19 A).

As terminações vasculares são as extremidades das nervuras de menor calibre, que atuam, significativamente, no transporte da água e dos metabólitos; distribuem a corrente transpiratória pelo mesofilo e são pontos de partida para a absorção dos produtos da fotossíntese e sua translocação. Nas terminações vasculares, as angiospermas em geral, têm o xilema formado por traqueídes curtas e o floema, por elementos de tubo crivado estreitos, com células companheiras largas. As bainhas dos feixes (endoderme ou endoderme e periciclo) envolvem as terminações, isolando o floema e o xilema do ar existente nos espaços intercelulares.

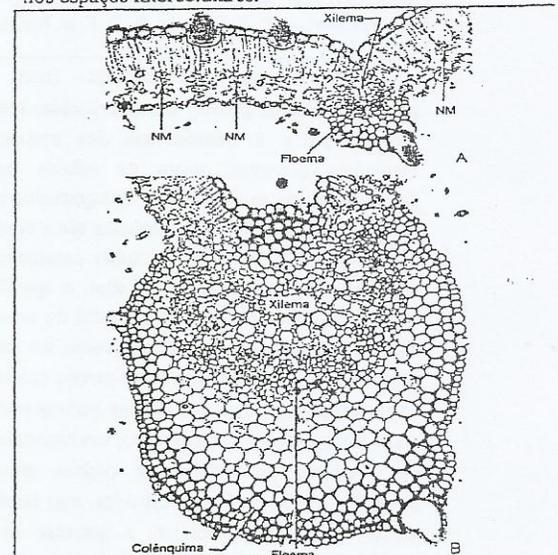


Fig. 19. Corte transversal da folha de cânhamo ou maconha (*Cannabis sativa*, Cannabinaceae). A. Nervuras laterais menores (NM); B. Nervura mediana em detalhe. Retirado de Esau (1974).

As nervuras menores (Fig. 20) têm as células do parênquima vascular, com um tamanho relativo grande; algumas têm protoplasto denso (células companheiras). Ambas células (companheiras e parenquimáticas) são denominadas células intermediárias, pois estabelecem comunicação entre o mesofilo e os elementos crivados na translocação dos metabólitos. Em várias eudicotiledôneas estas células apresentam protuberâncias nas paredes celulares, o que resulta num aumento considerável de

superfície da membrana plasmática e são chamadas células de transferência (Fig. 22 e 23), que são células especializadas em transportar grande volume a curta distância.

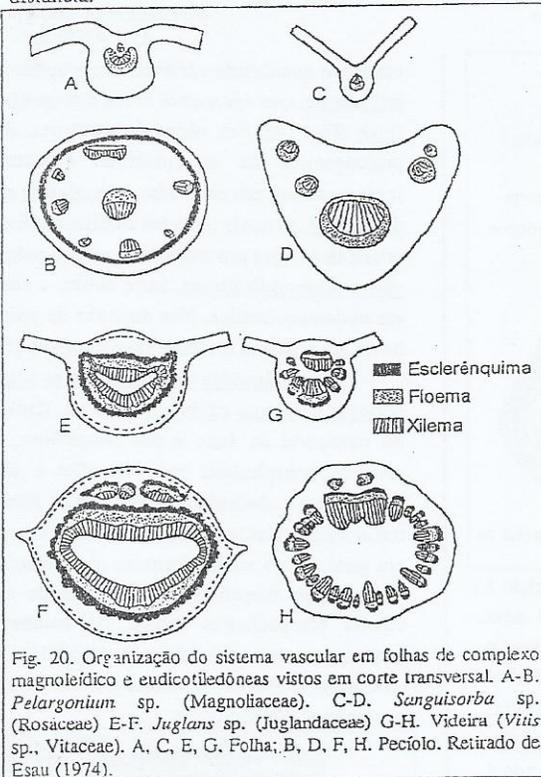


Fig. 20. Organização do sistema vascular em folhas de complexo magnolióide e eudicotiledôneas vistos em corte transversal. A-B. *Pelargonium* sp. (Magnoliaceae). C-D. *Sanguisorba* sp. (Rosaceae) E-F. *Juglans* sp. (Juglandaceae) G-H. Videira (*Vitis* sp., Vitaceae). A, C, E, G. Folha; B, D, F, H. Pecíolo. Retirado de Esau (1974).

As células intermediárias (com ou sem protuberâncias da parede) são relacionadas com a tomada dos solutos e a transferência dos mesmos para os elementos crivados, sejam os solutos produtos da fotossíntese, ou sejam aqueles transportados à folha pela corrente transpiratória. Os caminhos são o simplástico e o apoplástico. Na figura 21, as linhas contínuas indicam o caminho simplástico, as pontilhadas, o apoplástico, e as setas (em ambos), a direção (sentido) do movimento. Os solutos provenientes do xilema podem ser transportados para as várias regiões através da parede celular, antes de entrar no protoplasma das células parenquimáticas, onde serão transportados via simplasto, aos elementos crivados. Os produtos da fotossíntese podem mover-se pelo simplasto até os elementos crivados, mas também podem passar pela parede celular, e associar os caminhos apoplástico e simplástico até os elementos crivados.

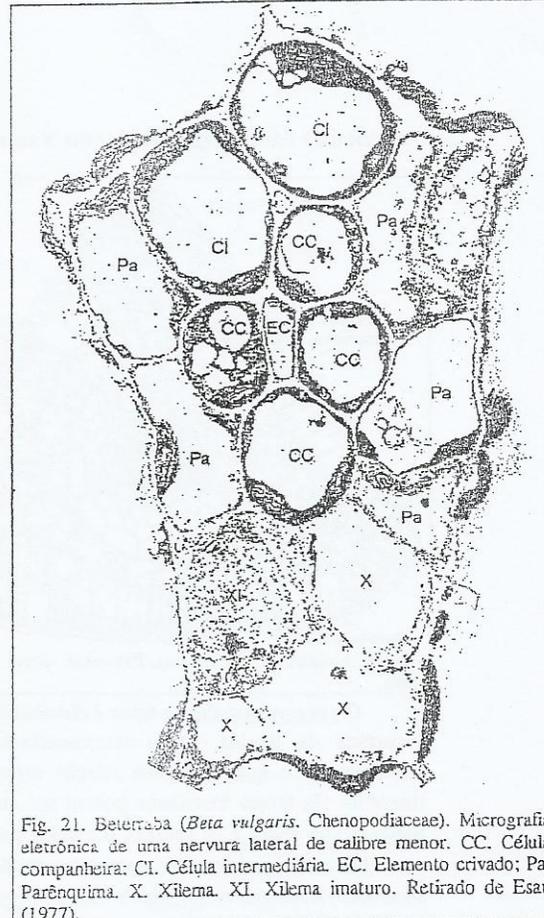


Fig. 21. *Beterraba* (*Beta vulgaris*, Chenopodiaceae). Micrografia eletrônica de uma nervura lateral de calibre menor. CC. Célula companheira; CI. Célula intermediária; EC. Elemento crivado; Pa. Parênquima. X. Xilema. XI. Xilema imaturo. Retirado de Esau (1977).

ADAPTAÇÕES EM FOLHAS DE ANGIOSPERMAS.

Com base na relação vegetal-água, as plantas são classificadas como xerófitas, mesófitas e hidrófitas. As xerófitas são adaptadas a ambientes secos; as mesófitas precisam de considerável suprimento hídrico no solo e umidade relativa alta; as hidrófitas precisam de grande suprimento hídrico, muitas delas crescem parcial ou totalmente submersas em água. Os caracteres morfológicos típicos destes grupos, são denominados xeromorfos, mesomorfos, hidromorfos e são evidenciados, geralmente, na folha.

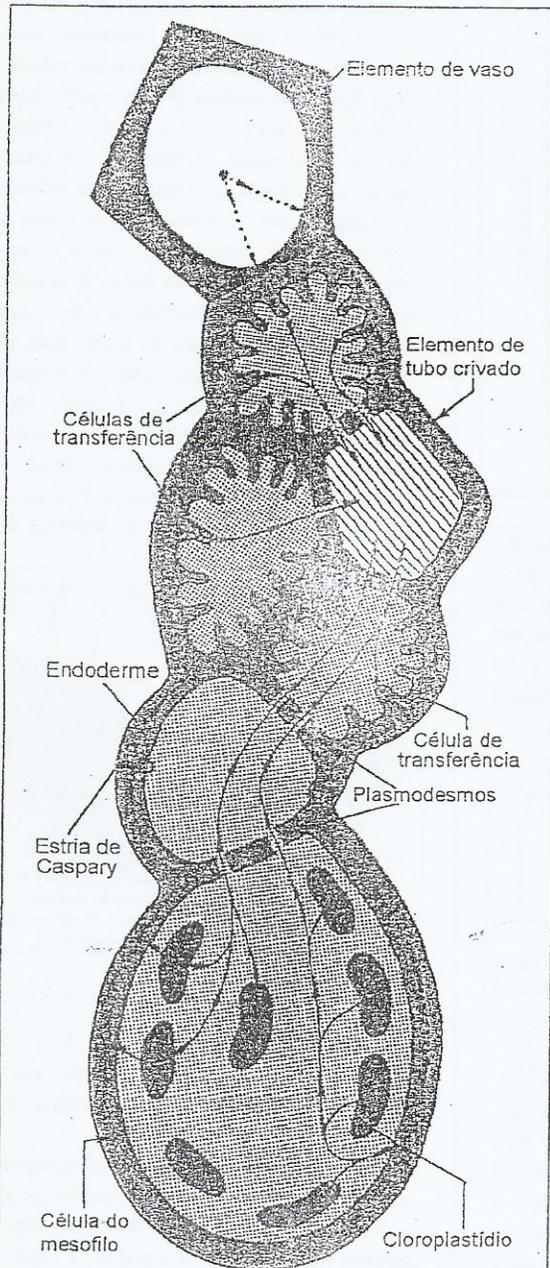


Fig. 22. Diagrama de um grupo de células de uma nervura lateral de calibre menor de uma eudicotiledônea, mostrando o movimento do soluto durante o carregamento de um elemento crivado. As estrias de Caspary podem estar presentes ou serem inconspícuas. Modificado de Esau (1977).

CARACTERES MESOMORFOS (FIG. 15).

São os caracteres gerais já comentados, onde a folha é dorsiventral (clorênquima diferenciado em paliçádico e esponjoso).

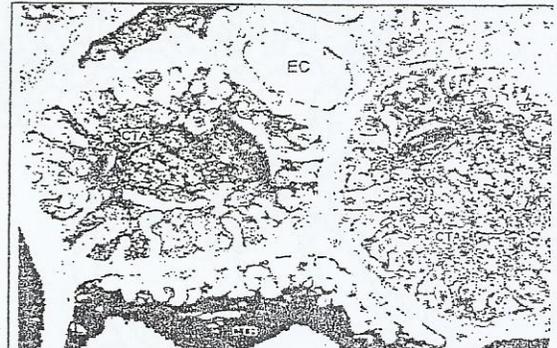


Fig. 23. *Armeria corsega* (Plumbaginaceae), micrografia eletrônica. As células de transferência caracterizam-se pelas protuberâncias da parede celular; CTA, células de transferência tipo A (células companheiras); CTB, células de transferência tipo B (parênquima); EC, elemento crivado. Retirado de Esau (1977).

CARACTERES HIDROMORFOS (FIG. 23 E 24).

A análise morfológica, entretanto, não é suficiente para chegar-se à classificação da planta quanto ao fator água, devendo ser complementada por estudos ecológicos e fisiológicos. Existem plantas que apresentam caracteres concernentes a certo tipo de ambiente, porém não fazem parte do mesmo, como é o caso de *Nerium oleander* (espírradeira), que apresenta os estômatos situados em criptas (caráter xeromorfo), porém não é considerada como xerófita. Por outro lado, pode-se ter espécies de ambiente seco, que não apresentam caracteres xeromorfos, como é o caso de *Prunus amygdalus*, entre outras.

A temperatura, o ar e a concentração e composição dos sais na água são fatores que influenciam as plantas aquáticas. O caráter hidromorfo marcante é a redução dos tecidos de sustentação e vasculares, principalmente do xilema, além da presença de grandes espaços intercelulares.

A epiderme toma parte na absorção dos nutrientes; suas paredes celulares e sua cutícula são delgadas. Frequentemente possuem cloroplastos. Nas folhas totalmente submersas, a epiderme não apresenta estômatos, porém naqueles que se encontram emersas, os estômatos ocorrem e se localizam na epiderme superior (adaxial). Algumas espécies apresentam hidropótios que são estruturas secretoras, que absorvem e eliminam sais (Fig. 25).

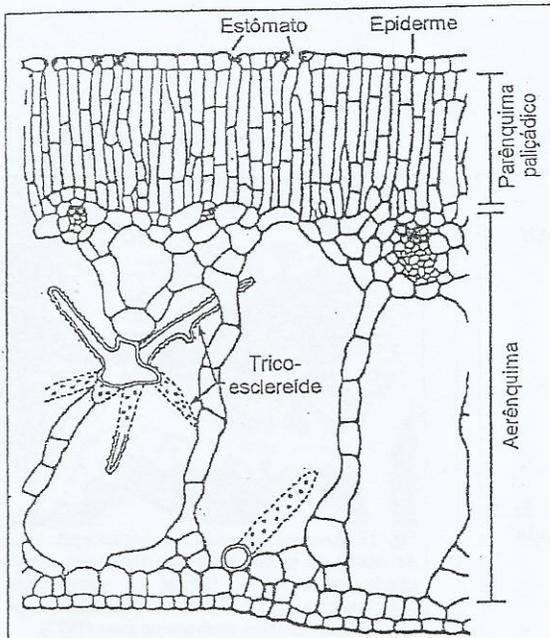


Fig. 24. Nenúfar (*Nymphaea* sp.). Folha, corte transversal. Retirado de Esau (1974).

Nas folhas e caules das plantas aquáticas ainda, são comuns câmaras de ar, que são espaços intercelulares, geralmente de forma regular, que ocupam um grande espaço na folha. É o caso de *Potamogeton* (Potamogetonaceae) e *Eichhornia* (Pontederiaceae). As câmaras são separadas, na maioria das vezes, por tabiques de uma ou duas camadas de células com cloroplastos.

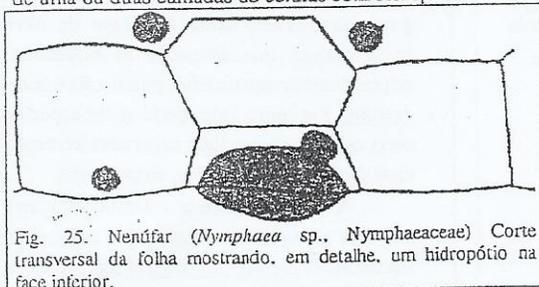


Fig. 25. Nenúfar (*Nymphaea* sp., Nymphaeaceae) Corte transversal da folha mostrando, em detalhe, um hidropótio na face inferior.

CARACTERES XEROMORFOS (FIG. 16, 18 E 26).

O caráter predominantemente xeromorfo diz respeito à razão volume e superfície externa, ou seja, considerando-se o volume da folha, a sua superfície externa é pequena, ou ainda, as folhas são pequenas e compactadas. Admite-se que a redução da superfície externa é acompanhada por certas mudanças na estrutura interna da folha, tais como: a redução do tamanho das células, aumento do espessamento das paredes celulares e da cutícula, maior densidade do sistema vascular e dos estômatos, parênquima paliçádico em quantidade maior do

que o esponjoso ou apenas parênquima paliçádico, espaços intercelulares relativamente muito pequenos. É comum encontrar-se nas folhas suculentas, tecido armazenador de água (parênquima aquífero); em outras espécies ocorre hipoderme, com ou sem cloroplastos. Também são caracteres xeromorfos a presença de numerosos tricomas e esclerênquima abundante. Entretanto, nem sempre a presença desses caracteres deve ser relacionada com o fator água; eles também podem ocorrer quando o solo é deficiente em nutrientes. Por exemplo, a falta de nitrogênio conduz à formação adicional de esclerênquima, deste modo, tal caráter é consequência da deficiência daquele nutriente no solo. É conhecido que o grau de salinidade dos solos está relacionado com o aparecimento de caracteres de suculência na folha. A intensa iluminação, acompanhada de deficiência de água resulta, aparentemente, na adição de parênquima paliçádico. A redução do tamanho das folhas é relacionada com a redução da transpiração. O aumento do número de estômatos possibilita facilidades nas trocas de gases; assim como o aumento de parênquima paliçádico favorece a fotossíntese. O grande número de tricomas é associado, algumas vezes ao isolamento do mesófilo de excesso de calor.

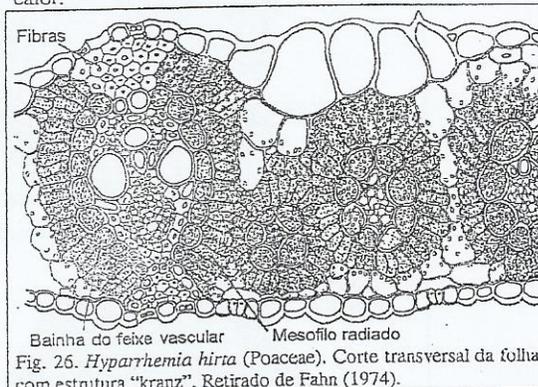


Fig. 26. *Hypparrhenia hirta* (Poaceae). Corte transversal da folha com estrutura "kranz". Retirado de Fahn (1974).

ADAPTAÇÕES EM FOLHAS DE GIMNOSPERMAS.

As folhas de gimnospermas (Fig. 17) são menos variáveis em estruturas do que as das angiospermas. A folha na maioria dos casos é sempre verde e tem, geralmente, caracteres xeromorfos.

Em *Pinus* as folhas aciculadas agrupam-se (duas ou três) em ramos muito curtos, chamados braquiblastos. De acordo com o número de folhas agrupadas, a seção das mesmas será diferente. O exemplo da figura 18 mostra a seção da folha de pinheiro (*Pinus strobus*), indicando a ocorrência de três folhas no ramo de origem, que completaria a circunferência.

A epiderme é formada por células de paredes muito espessadas e cobertas por cutícula espessa. Os estômatos distribuem-se em fileiras, por todas as faces e são afundados (localizados em níveis inferiores à epiderme). Uma hipoderme de células esclerificadas localiza-se sob a epiderme, exceto debaixo dos estômatos. O mesofilo é formado por parênquima clorofiliano, cujas células apresentam invaginações das paredes (mesofilo plicado); nele ocorrem dutos resiníferos. Na região central da folha está presente o sistema vascular, formado por um cordão de xilema e um de floema (em geral são dois cordões de cada) que é circundado pelo tecido de transfusão (formado por traqueídes e células de parênquima), resultante do periciclo. Neste tecido, próximo ao floema, encontram-se células com citoplasma denso, as chamadas células albuminosas. O sistema vascular, juntamente com o tecido de transfusão são circundados pela endoderme. Pode ocorrer, ainda, crescimento secundário incipiente, acrescentando apenas alguns elementos ao sistema vascular.

RELAÇÃO FORMA-FUNÇÃO.

A estrutura de determinados órgãos, particularmente a folha, está intimamente relacionada com a função. Com relação à fotossíntese, são conhecidos dois ciclos de fixação do gás carbônico (CO_2) - o ciclo de Calvin-Benson ou C_3 , que é caracterizado por apresentar como primeiro produto, o ácido fosfoaléico, um ácido com 3 átomos de carbono; e o ciclo de Hatch-Slack ou C_4 , onde o primeiro produto corresponde ao ácido oxalacético, com 4 átomos de carbono.

A estrutura dessas plantas (que são chamadas, respectivamente plantas C_3 e C_4) mostra caracteres particulares quanto à anatomia e ultra-estrutura.

As folhas das plantas C_3 , geralmente, são dorsiventrals (Fig. 15) ou isobilaterals (Fig. 16); a endoderme dos feixes vasculares nessas folhas pode não

ser conspícua ou quando bem caracterizada, suas células possuem número relativamente pequeno de organelas, especialmente cloroplastos e mitocôndrias; portanto, o amido é formado em proporções aproximadas, por todo o mesofilo.

As plantas C_4 apresentam anatomia "kranz" (Fig. 26) (kranz, coroa em alemão, é devido à semelhança entre a estrutura e o objeto). Nesta estrutura, a endoderme é conspícua, com uma grande concentração de organelas, principalmente cloroplastos, mitocôndrias e microcorpos. Os cloroplastos da endoderme costumam ter tonalidade diferente dos demais; a quantidade de amido produzida por tais organelas é maior que a quantidade de amido produzida pelas mesmas nas células do mesofilo. Neste último, as células dispõem-se radialmente, circundando parcial ou totalmente a endoderme.

Em várias espécies C_4 os cloroplastos da endoderme diferem daqueles presentes no mesofilo, em tamanho e estrutura; os da endoderme podem ser maiores ou apresentar uma disposição particular dos tilacóides. Esta diferença estrutural, entretanto, não é generalizada; podem ocorrer espécies com anatomia "kranz" com cloroplastos que apresentam semelhança estrutural. Ainda podem ocorrer espécies com anatomia "kranz" que não fazem fotossíntese C_4 .

As plantas C_4 utilizam o CO_2 com maior eficiência do que as plantas C_3 e, deste modo, mostram uma baixa liberação de CO_2 , proveniente da fotorrespiração. O ciclo C_4 é característico de plantas que necessitam de altas temperaturas para se desenvolverem. É encontrado em várias monocotiledôneas (Poaceae, Cyperaceae e Xyridaceae) e eudicotiledôneas (Amaranthaceae, Euphorbiaceae, Aizoaceae, Chenopodiaceae, Asteraceae, entre outras). As plantas C_4 são tropicais e ocorrem em ambientes xerófitos. De acordo com a posição filogenética das famílias C_4 , este tipo de metabolismo é considerado mais recente do que o C_3 .

REPRODUÇÃO SEXUADA NAS PLANTAS.

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

Desde que a vida surgiu no planeta, muitas das potencialidades dos seres vivos modificaram-se, exceto a sua capacidade de reprodução. A vida de cada indivíduo é finita, mesmo que possa durar de 3.000 a 5.000 anos, como ocorre em certas gimnospermas (*Pinus aristata* - Pinaceae e *Sequoiadendron giganteum* - Taxodiaceae) ou 12.000 anos como certos arbustos de creosoto (*Larrea* sp. - Zygophyllaceae). Assim, a perpetuação da espécie só é garantida pela sua capacidade reprodutora.

A conquista do ambiente terrestre só foi possível quando as plantas sofreram mutações que lhes permitiram, fora da água, formar estruturas especializadas para absorver a água do solo (raízes com pêlos absorventes), um sistema condutor para distribuir a água no interior das plantas (elementos traqueais) e, também, de um sistema de revestimento (epiderme com cutícula) especializado para reter essa água no interior da planta. Através de mutações foram aparecendo estruturas, cada vez mais especializadas, para realizar essas funções.

Da mesma maneira que ocorreram mutações que tornaram os órgãos vegetativos aptos a explorarem outros ambientes, ocorreram, também mutações que tornaram os processos reprodutivos cada vez mais independentes da água para a sua concretização, isto é, para que a célula sexual masculina pudesse alcançar a célula sexual feminina.

Como já foi visto nas briófitas, observa-se uma alternância de gerações em que a geração gametofítica (n) é a perene, apresentando arquegônios que contêm oosferas no megagametófito ou geração feminina, e os anterídios, que contêm anterozóides no microgametófito ou geração masculina. O anterozóide é flagelado e atinge a oosfera nadando no meio líquido que se encontra ao redor e no colo do arquegônio.

Nas pteridófitas ocorre uma inversão e a geração perene é a esporofítica (2n) e a efêmera a gametofítica, mas, da mesma maneira que nas briófitas, os anterozóides são flagelados e só atingem a oosfera nadando em meio líquido, inclusive, no interior do colo do arquegônio.

No grande grupo das plantas com sementes (Spermatophyta), isto é, nas gimnospermas e nas angiospermas é que se verifica uma total libertação do meio líquido ambiental para que a célula sexual masculina atinja a feminina. Nas gimnospermas primitivas como Cycadophyta e também nas Ginkgophyta ainda se formam anterozóides móveis. Há uma câmara (câmara arquegonial) junto aos arquegônios, preenchida por líquido produzido pela planta, permitindo aos anterozóides nadar e fecundar

as oosferas. Nas coníferas (Coniferophyta), em Gnetophyta e angiospermas (Anthophyta) as células masculinas são desprovidas de flagelos. O gameta masculino é levado diretamente até a oosfera pelo tubo polínico. Fala-se então em sifonogamia.

Um aspecto notável verificado nas espermatófitas, comparando-se com as pteridófitas, é a grande redução do megagametófito, o qual nas espermatófitas está completamente incluso no esporófito, no interior dos óvulos. Estes últimos encontram-se nos megasporófilos do estróbilo feminino nas gimnospermas e dentro do ovário da flor nas angiospermas. A flor é uma estrutura exclusiva das angiospermas, daí esse grupo de plantas constituírem as Anthophyta, cujos os esporângios situam-se na flor.

O óvulo aparece exclusivamente no grupo das espermatófitas. Ele é o precursor ontogenético da semente. Este nada mais é do que um megasporângio, que se encontra envolvido por tegumento(s), ou seja, geralmente 1 tegumento em gimnospermas e 2 em angiospermas. No tegumento há uma abertura, que é a micrópila, por onde entrará o grão-de-pólen nas gimnospermas ou o tubo polínico nas angiospermas.

Os microsporângios (ou sacos polínicos) encontram-se nos microsporófilos do estróbilo masculino nas gimnospermas e, nas angiospermas, no interior da antera no estame.

TIPOS DE REPRODUÇÃO.

REPRODUÇÃO ASSEXUADA OU AGÂMICA.

Neste tipo de reprodução, as unidades reprodutivas podem corresponder a porções consideráveis do organismo, englobando até diversos órgãos, ou apenas uma célula (esporos). Cada unidade reprodutiva origina diretamente um novo indivíduo.

A reprodução assexuada ocorre nas fanerógamas de várias maneiras, como por exemplo: segmentação de cladódios articulados em cactos (*Zygocactus* - Cactaceae); por tubérculos na batata (*Solanum tuberosum* - Solanaceae); por estolhos no morangueiro (*Fragaria vesca* - Rosaceae); por bulbilhos nas Agavaceae; por brotamentos em caules e folhas como em Crassulaceae, begônia (*Begonia* - Begoniaceae) e violeta africana (*Saintpaulia* - Violaceae).

REPRODUÇÃO SEXUADA OU GÂMICA.

Na reprodução sexuada, as unidades reprodutivas são sempre unicelulares e um novo indivíduo só é produzido após a união (singamia) de 2 unidades, que são os gametas ou células sexuais. Tais células são destituídas

de parede celular, sendo delimitadas apenas pela membrana citoplasmática, tornando a fusão possível.

O principal significado da reprodução sexuada é de que, mais que a propagação da espécie, ela possibilita a recombinação de genes, de modo que os descendentes são geneticamente distintos dos genitores, o que prevê importante mecanismo de adaptação.

TEORIAS DA ORIGEM DAS GERAÇÕES GAMETOFITICA E ESPOROFITICA.

Conforme mostrou Hofmeister em 1851, nas plantas terrestres (Briófitas, Pteridófitas e Fanerógamas) e em muitas algas e fungos, ocorre um ciclo de vida com alternância de gerações (metagênese) haplóide e diplóide (ciclo haplodiplóntico), com a singamia e a meiose ocorrendo bem separadas (Fig. 1).

Nas Briófitas, a geração duradoura é gametofítica, enquanto nas Pteridófitas e demais plantas vasculares a geração perene é a esporofítica. Existe muita controvérsia sobre a origem dessas duas gerações, com duas teorias básicas conflitantes.

A teoria antitética, proposta inicialmente por Celakowsky em 1874, considera que teria havido um intercalamento de uma geração esporofítica nova e diferente entre duas gerações gametofíticas, por um atraso na meiose.

A teoria homóloga, defendida por Pringsheim em 1877, admite uma origem comum e similar para as duas gerações. Os defensores desta teoria assumem como importante suporte a ocorrência em algas como *Ulva* e *Cladophora* (Chlorophyta) de gametófitos e esporófitos semelhantes e fotossintetizantes. Tal teoria é apoiada ainda pela ocorrência natural ou artificial de gametófitos, formados a partir de porções do esporófito sem formação de esporos (aposporia) ou de gametófitos que produzem esporófitos sem processo sexual (apogamia).

TERMINOLOGIA PARA ESTRUTURAS REPRODUTIVAS E GERAÇÕES DAS TRAUQUEÓFITAS.

Esta síntese terminológica e conceitual apresenta a correspondência entre os vários termos comumente encontrados na literatura botânica. Os termos com os prefixos micro (que se referem a partes reprodutoras masculinas) e os com o prefixo mega ou macro (que se referem a partes reprodutoras femininas) são tradicionais e encontrados freqüentemente em livros textos. Em obras de embriologia mais especializadas, esses prefixos são substituídos por andro (masculino) e gino (feminino), mas em livros textos são pouco freqüentes. Por essa razão, demos preferência aos termos tradicionais.

Microstróbilo ou androstróbilo: um estróbilo (eixo caulinar modificado portando esporófilos) que produz micrósporos.

Microsporófilo ou androsporófilo: estrutura de natureza foliar (um esporófilo) que sustenta um ou mais microsporângios.

Microsporângio ou androsporângio ou saco polínico: é um esporângio produtor de micrósporos.

Microsporócito ou androsporócito: célula diplóide que sofre meiose e a partir da qual se desenvolvem os micrósporos.

Micrósporo ou androsporo ou grão-de-pólen em estado unicelular: esporos a partir dos quais se originará um microgametófito.

Microgametófito ou andrófito ou gametófito masculino ou microprotalo ou grão-de-pólen a partir do estado bicelular: planta sexuada masculina, originada a partir de um micrósporo. Representa a geração sexuada masculina (o haplonte masculino), que produz então as estruturas reprodutivas: os gametas masculinos, os quais podem ser anterozóides ou células espermáticas, conforme sejam providos ou não de flagelos, respectivamente.

Anterídio ou androgônio: gametângio masculino. É a estrutura inserida no microgametófito e que produz os anterozóides.

Megastróbilo ou ginostróbilo ou macrostróbilo: estróbilo (eixo caulinar modificado portando esporófilos) que produz megásporos.

Megasporófilo ou ginosporófilo ou macrosporófilo: estrutura de natureza foliar (um esporófilo) que sustenta um ou mais megasporângios.

Megasporângio ou ginosporângio: esporângio produtor de megásporos. O megasporângio nas pteridófitas apresenta uma parede, com uma ou duas camadas de células e o tecido interno a essa parede pode todo ele tornar-se germinativo. Nas espermatófitas, o megasporângio é um tecido parenquimático mais ou menos desenvolvido, chamado nucelo, no interior do qual uma célula sofre meiose e dá origem aos megásporos. O megasporângio é envolto por um ou dois tegumentos e então é chamado óvulo.

Megasporócito ou ginosporócito ou célula mãe-de-megásporo. Célula diplóide que sofre meiose e dá origem aos megásporos.

Megásporo ou ginósporo ou macrosporo: esporos a partir dos quais se originará um megagametófito.

Megagametófito ou ginófito ou macrogametófito ou gametófito feminino ou megaprotalo: planta originada a partir de um megásporo. Representa a geração sexuada feminina (o haplonte feminino).

Arquegônio ou ginogônio: gametângio feminino. É a estrutura que porta a célula germinativa (oosfera) no

megagametófito.

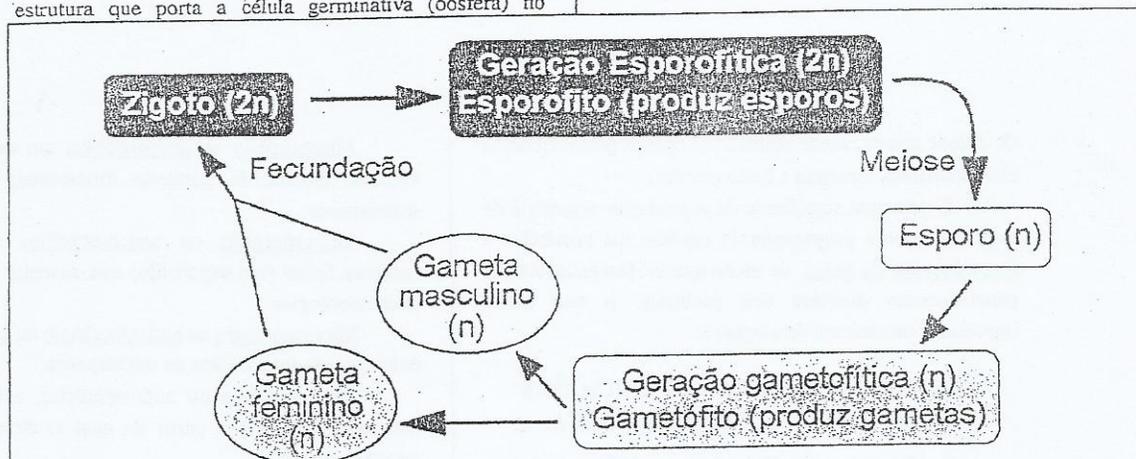


Fig. 1 - Ciclo haplodiplôntico. Tal como nos ciclos de vida ilustrados a seguir, os organismos e/ou tecidos diplóides estão indicados em tom cinza escuro e os haplóides em cinza claro.

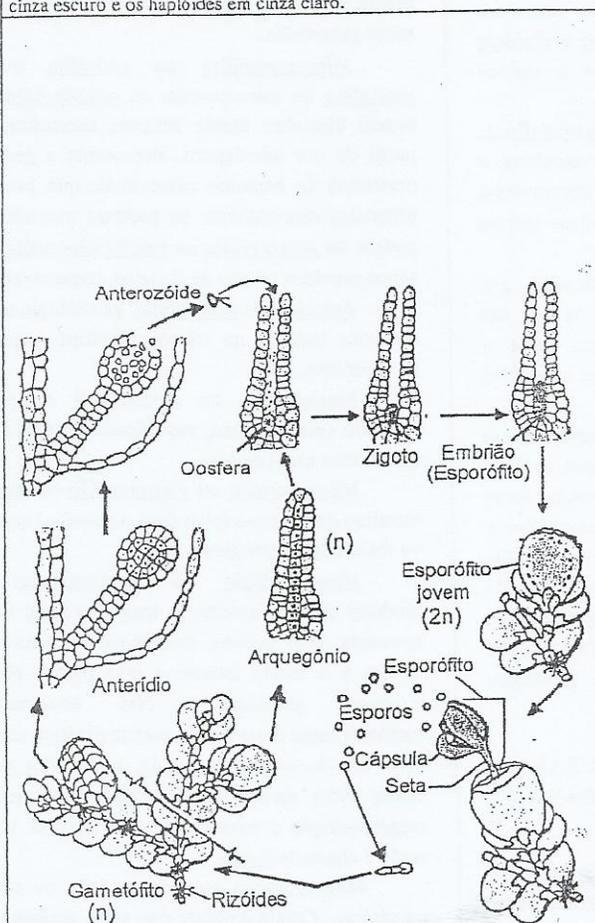


Fig. 2. Ciclo de vida de uma hepática (Divisão Hepatophyta - Classe Marchantiopsida). Briófito.

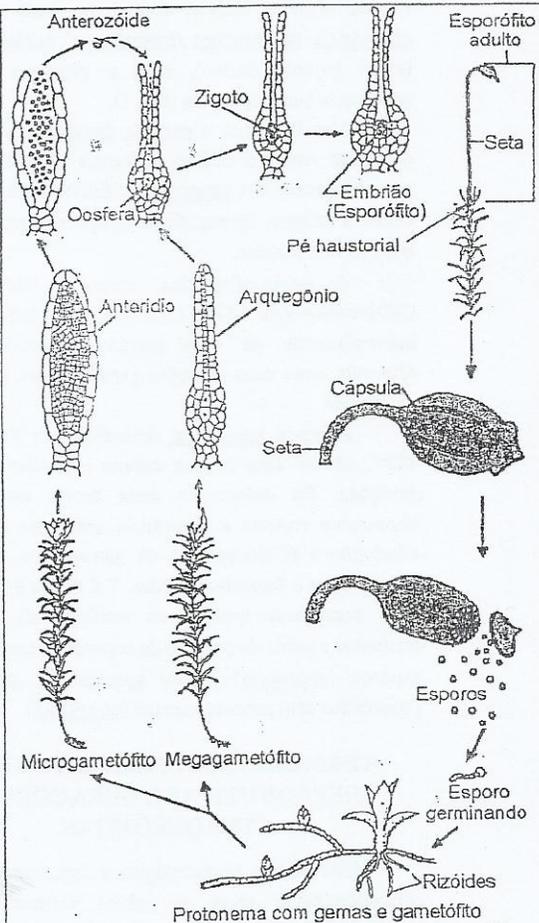


Fig. 3. Ciclo de vida de um musgo (Divisão Bryophyta - Classe Bryopsida). Briófito.

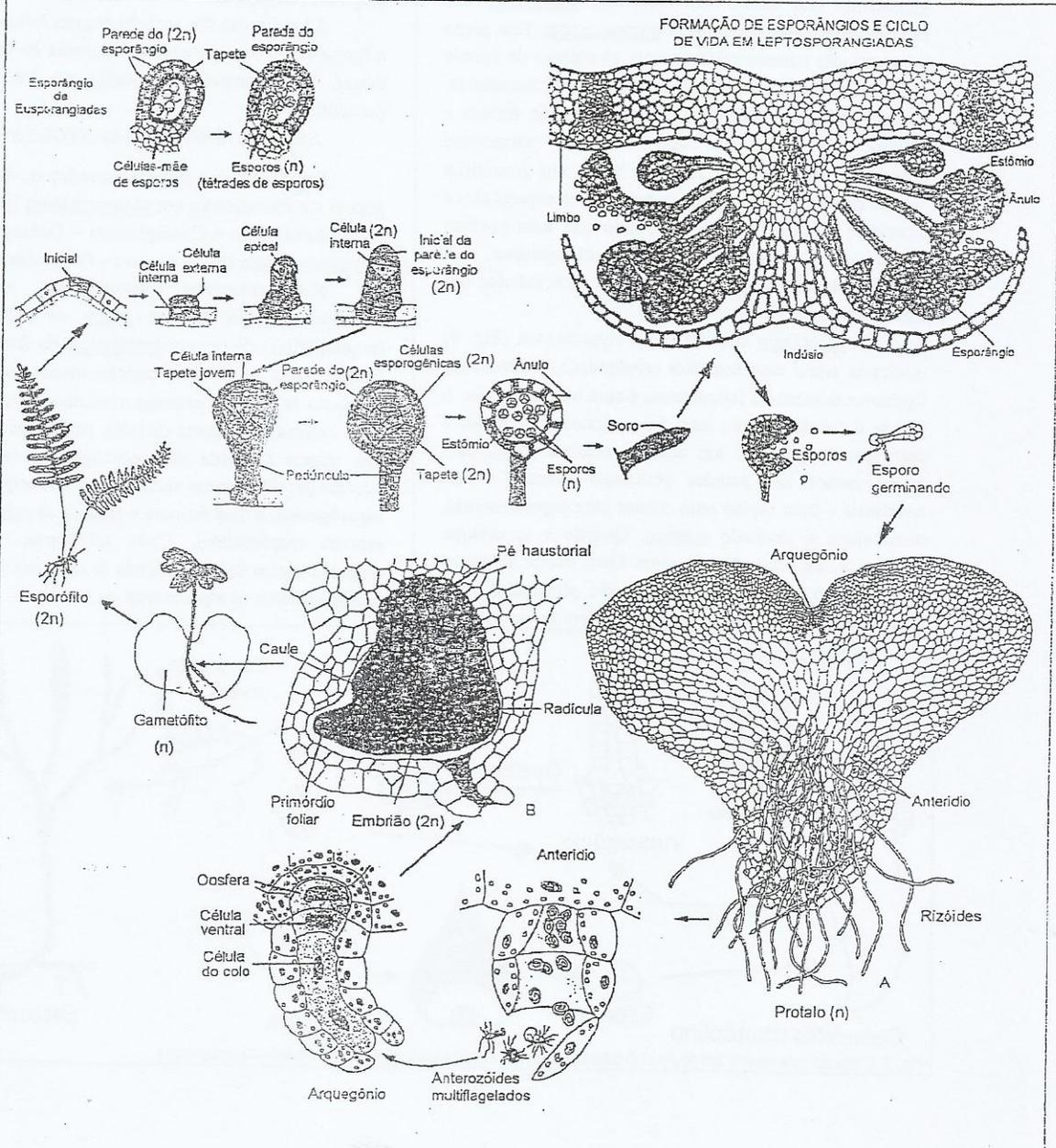


Fig. 4. Ciclo de vida de uma samambaia (Divisão Pterophyta - Família Polypodiaceae). Pteridófita isosporada. Acima é mostrada a formação de esporângios em samambaias eusporangiadas e abaixo nas leptosporangiadas. O protalo (gametófito) é bissexuado e em detalhes são mostrados um arquegônio e um anterídio, de onde são liberados os anterozóides multiflagelados, que fecundam a oosfera. Para chegarem até o arquegônio, é necessária a presença de um filme de água envolvendo o protalo. O embrião se forma dentro do arquegônio inicialmente e vive por algum tempo nutrido pelo protalo. Modificado de vários autores.

REPRODUÇÃO SEXUADA NOS GRUPOS DE PLANTAS TERRESTRES.

Nas Briófitas (hepáticas, musgos), o gametófito (n) taloso ou folhoso (caulídio e filídios), avascular, é de vida livre e dominante; o esporófito (2n - seta e cápsula) é um

verdadeiro parasita do gametófito e efêmero. Os anterozóides (gametas masculinos) produzidos nos anterídios (gametângios) são biflagelados e alcançam os arquegônios (gametângios femininos) nadando em meio líquido, por quimiotactismo, até fecundar a oosfera (gameta feminino) (Fig. 2 e 3).

Em todas as plantas vasculares (Traqueófitas), ou seja, a partir das Pteridófitas (avencas, samambaias, etc.) observa-se o predomínio da geração esporofítica, representada neste grupo por plantas com sistema vascular bem desenvolvido, com rizoma, raízes e folhas, enquanto o gametófito está muito reduzido. As Pterophyta são representadas pelas samambaias homosporadas. Este grupo apresenta um número relativamente abundante de fósseis desde o Carbonífero, tendo até hoje muitos representantes, os quais mostram uma grande diversidade de formas e hábitos. No ciclo de vida de uma samambaia (Polypodiaceae) (Fig. 4), forma-se ainda um gametófito verde e de vida livre, o protalo, o qual produz arquegônios e anterídios na face inferior, lembrando que seus gametas masculinos (anterozóides) são multiflagelados. Os esporângios são reunidos em soros na face inferior das frondes do esporófito.

O esporângio maduro nas Polypodiaceae (Fig. 4) mostra-se como uma estrutura arredondada, podendo ser ligeiramente achatada lateralmente e com um pedúnculo. A parede é constituída por uma única camada de células e nesta parede forma-se um anel de células, ânulo, com espessamentos nas paredes periclinais internas e nas anticlinais e uma região com células sem espessamentos, constituindo o chamado estômio. Quando o esporângio amadurece, em condições de pouca água, ocorre a ruptura na região do estômio; os esporos são eliminados num sistema de catapulta. Os esporângios podem se agrupar em

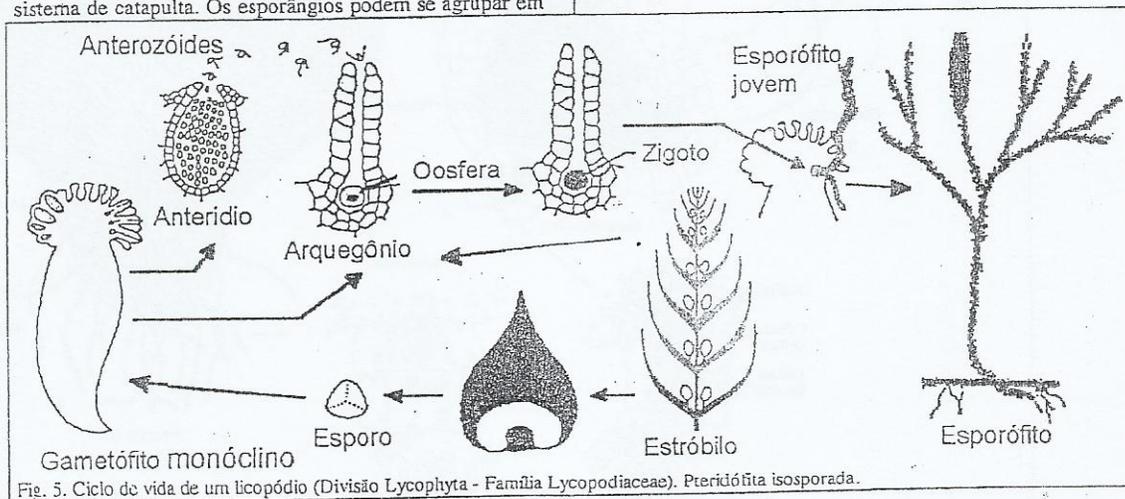
uma estrutura denominada soro. Em muitos gêneros e em algumas famílias de Pterophyta, os soros ficam expostos, mas em várias espécies eles são cobertos por uma evaginação especializada da folha, o indúscio. Este se destaca quando o esporângio está maduro, possibilitando a dispersão dos esporos.

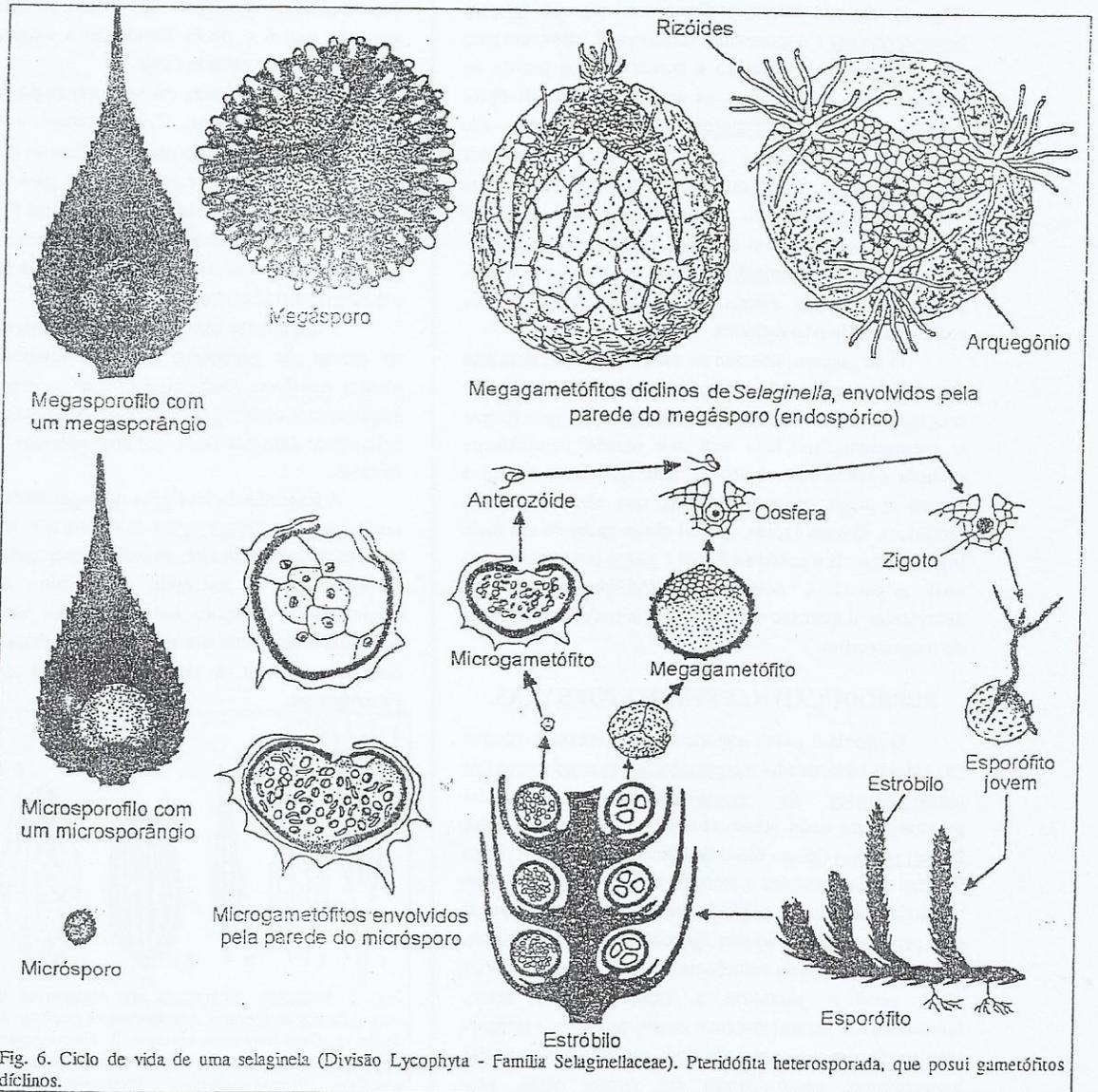
A localização dos esporângios nas folhas ou frondes, a forma dos soros, presença ou ausência de indúscio, entre outras, são características usadas em taxionomia das pteridófitas.

ESPOROGÊNESE E GAMETOGÊNESE.

Em termos da estrutura reprodutiva, as Pterophyta podem ser classificadas em eusporangiadas (ex.: *Marattia* sp. - Marattiaceae e *Ophioglossum* - Ophioglossaceae) e leptosporangiadas (ex.: *Adiantum* - Polypodiaceae).

Nas samambaias eusporangiadas, o esporângio forma-se a partir de um grupo de células iniciais (arquesporiais) de origem epidérmica, na face abaxial da fronde. Estas se dividem periclinalmente, resultando na formação de camadas externas e internas. As duas camadas mais externas por novas divisões periclinais e anticlinais dão origem à parede do esporângio; as camadas mais internas por divisões em vários planos dão origem ao tecido esporogênico, o qual formará o tapete e as células-mãe dos esporos (esporócitos). Cada célula-mãe por meiose originará quatro esporos (tétrade de esporos). O tapete tem função de nutrir os esporos (Fig. 4).





Os esporos dão origem a gametófitos (protalos) bissexuados e de vida livre (Fig. 4). Estes são achatados, cordiformes e clorofilados. É uma estrutura membranácea com uma camada de células na margem, porém mais espessa na região central. Os gametófitos apresentam numerosos rizóides na porção mais inferior da face ventral. Nesta região formam-se os anterídios, os quais diferenciam-se geralmente primeiro que os arquegônios. Estes últimos diferenciam-se na porção mais superior do gametófito, junto a reentrância e têm a forma de uma “garrafinha” com um “pescoço” proeminente. No arquegônio, na porção do “pescoço” diferencia-se a célula do colo (binucleada), seguida da célula ventral do canal e, internamente, na porção mais dilatada, a oosfera.

Após a fecundação, que depende da água de chuva para a chegada dos anterozóides flagelados até a oosfera, forma-se um embrião que originará o esporófito (Fig. 4). O embrião se desenvolve dentro do gametófito formando aí a raiz e as primeiras folhas; através de uma estrutura chamada pé (com função haustorial), retira a sua nutrição a partir das células do gametófito (Fig. 4). Durante o desenvolvimento do esporófito, a raiz primária degenera e surgem as raízes adventícias perto das folhas ou frondes, tornando-se independente do gametófito.

REPRODUÇÃO NAS LYCOPHYTA.

Por outro lado, nas *Lycopodiaceae* e *Selaginellaceae*, também pteridófitas, os esporângios estão

agrupados em estróbilos, que são eixos caulinares terminais cujas folhas (esporófilos) portam um esporângio. Entretanto, em Lycopodiaceae (Fig. 5) os esporos são todos iguais (plantas isosporadas) e o gametófito (protalo monóclio = um leito) tem vida livre, e em Selaginellaceae (Fig. 6) aparece um dimorfismo nos esporos (plantas heterosporadas) e o gametófito (díclino = 2 leitões, um para cada sexo) é mais reduzido e nunca deixa a parede do esporo. Neste último grupo, os esporos são de dois tipos: microsporos e macrosporos. Os microsporos são numerosos, pequenos e produzidos por meiose nos microsporângios. Cada microsporo formará depois um gametófito masculino no seu interior, o qual produzirá anterozóides biflagelados. Os megásporos são bem maiores e em cada megasporângio são produzidos quatro megásporos, todos férteis, correspondentes à tetrade resultante de divisão meiótica.

O megásporo, liberado no solo, passará por uma fase de núcleos livres (após sucessivas divisões do núcleo do megásporo), após o que ocorre a celularização, para formar o megagametófito. Este terá sua parede parcialmente rachada quando estiver pronto. Este diferencia no ápice alguns arquegônios com oosferas, que são as gametas femininas. O anterozóide, que ali chega nadando em meio líquido, fecunda a oosfera e forma o zigoto (endospórico), o qual originará a nova planta diplóide. Assim, em *Selaginella*, o embrião endospórico é nutrido com reservas do megagametófito.

REPRODUÇÃO NAS SPERMATOPHYTAS.

O próximo passo importante no processo evolutivo das plantas terrestres foi a permanência dos megásporos nos megasporângios da planta-mãe, passo que foi provavelmente dado primeiramente no Carbonífero pelas Pteridospermas (grupo fóssil de Gimnospermas com partes vegetativas semelhantes a frondes de Pteridófitas, mas que produziam sementes). Segundo Steeves (1983), nas épocas que precederam o primeiro aparecimento das sementes, houve um aumento da ocorrência de heterosporia, o que ao nível genético garantiria a separação dos sexos, favorecendo a recombinação e tendo, portanto, vantagem seletiva. Porém, tal separação pode ser obtida apenas por heterotalismo, como ocorre em muitas algas, sem diferenciação no tamanho dos esporos. A diferença entre os tamanhos dos esporos provavelmente teria um maior significado em relação à nutrição. O megásporo, que dá origem ao gametófito feminino, deve ter uma quantidade de reservas suficiente para nutrir o esporófito em desenvolvimento, enquanto o microsporo necessita de quantidade de reserva muito menor, pois sua atividade é encerrada com a liberação dos gametas masculinos. Desse

modo, torna-se uma questão de eficiência e economia, pois os recursos energéticos são alocados somente onde são necessários. A transição de uma planta heterosporada que libera os seus esporos, para uma planta que produz sementes, envolve mudanças simples, mas a visualização dos estágios intermediários não é fácil. Estruturalmente, a semente, que é o óvulo fecundado e amadurecido, tem como precursor o próprio óvulo.

Forma-se também, no megasporângio (nucelo) uma tetrade de megásporos. Três perecem e apenas um permanece funcional, que passa pela fase de núcleos livres, antes de ocorrer celularização para formar o megagametófito. Esta fase de núcleos livres forma mais de mil núcleos em Cycadales, enquanto que em angiospermas forma apenas oito núcleos que, após a celularização, foram um megagametófito com sete células.

É importante observar que, na evolução, o número de células do gametófito feminino diminui muito nas plantas vasculares. Outro aspecto também importante é que enquanto nos outros grupos formam-se muitas oosferas, ou pelo menos duas por óvulo, nas angiospermas apenas uma é formada.

A importância biológica da capacidade de produzir sementes pelas Fanerógamas deve-se a que o processo de fecundação ocorre *in situ*, através da transferência do grão-de-pólen até a micrópila do óvulo. Além disso, originalmente, o esporo das criptógamas vasculares com sua parede resistente era um agente de dispersão, função essa que passou a ser exercida pela semente nas Fanerógamas.

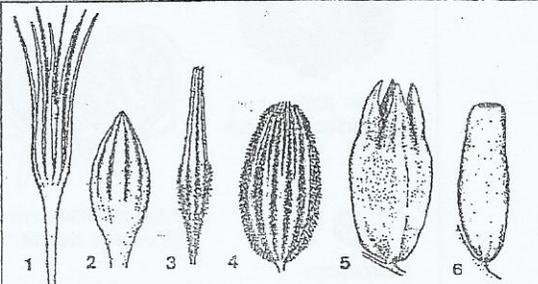


Fig. 7. Formação progressiva dos tegumentos envolvendo o nucelo de pteridospermas, que finalmente resultou na formação do óvulo. 1. *Genomosperma kidstoni*; 2. *Genomosperma latens*; 3. *Salpingostoma dasu*; 4. *Physostoma elegans*; 5. *Eurystoma angulare*; 6. *Stamnostoma huttonense*. Andrews (1963) modificado por Menezes & Castro (2000).

As Pteridospermas (fósseis) e todas as Gimnospermas, juntamente com as Angiospermas constituem um grande grupo conhecido como Spermatophyta, ou seja, plantas com sementes. Nessas plantas, a fecundação da oosfera se dá sobre a planta-mãe e aí ocorre o desenvolvimento parcial do esporófito jovem (embrião) dentro da semente. A semente foi provavelmente

o fator mais importante do rápido sucesso das plantas espermatófitas, pois garante maior chance de sobrevivência do que o esporo. Assim, a semente evoluiu por uma especialização da condição heterosporada.

Nas Gimnospermas, os microsporângios e megasporângios são geralmente reunidos em estróbilos separados, freqüentemente (mas nem sempre) em indivíduos distintos (plantas dióicas) monóica = 1 casa, para os dois sexos; dióica = 2 casas, uma para cada sexo. Em todas elas, o megasporângio apresenta-se envolvido por um tecido novo, o tegumento, formando, em conjunto, a estrutura denominada óvulo, conforme já dito, que é precursor ontogenético da semente.

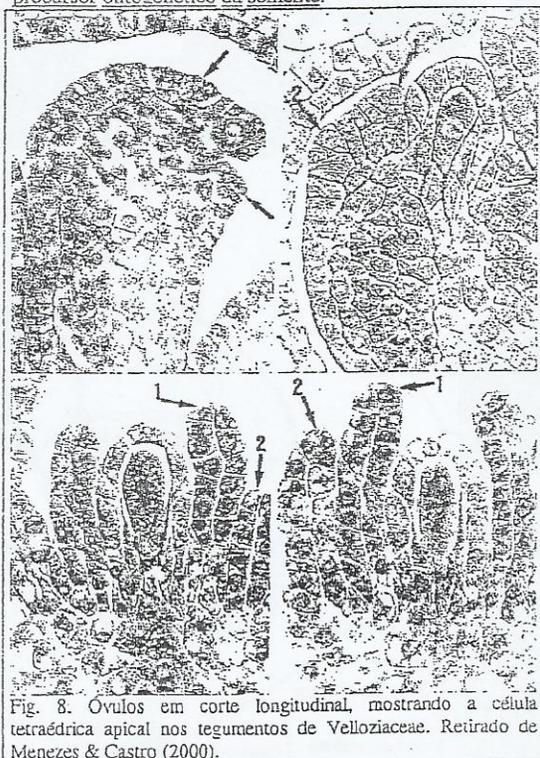


Fig. 8. Óvulos em corte longitudinal, mostrando a célula tetraédrica apical nos tegumentos de Velloziaceae. Retirado de Menezes & Castro (2000).

Andrews (1963 *apud* Menezes & Castro 2000) propôs a formação dos tegumentos que envolvem o nucelo a partir de *Genomosperma kidstoni*, que para ele é a evidência fóssil mais primitiva do que ainda se poderia considerar uma semente. Nela, o nucelo aparece envolvido por oito filamentos (esporofilos estéreis) unidos na base e livres na maior parte de sua extensão. Em *Genomosperma latens*, os filamentos aparecem unidos no ápice. Outros fósseis mostram uma soldadura progressiva, até o megasporângio estar totalmente envolvido, exceto no local da micrópila (Fig. 7-6).

Adicionalmente, alguns autores (Bouman 1978, 1984; Tilton & Lersten, 1981 *apud* Menezes & Castro 2000) observaram que nos tegumentos dos óvulos de

angiospermas há a presença de células tetraédricas (Fig. 8), que existem nos ápices caulinares de pteridófitas, e são elas que contribuem para a formação desses tegumentos e consistem uma evidência anatômica da origem desses tegumentos a partir de esporofilos, em adição à evidência paleobotânica (Menezes & Castro 2000).

No ápice do óvulo, o tegumento deixa uma abertura (micrópila) onde pousarão ou penetrarão os micrósporos, tipicamente dispersos pelo vento neste grupo de plantas. Nas Gimnospermas, os óvulos estão diretamente expostos ao ar, derivando desse caráter o seu nome, ou seja, sementes nuas.

Em Gimnospermas da Classe Cycadophyta (*Cycas*, - família Cycadaceae - *Encephalartos*, *Zamia* - família Zamiaceae - etc.), os micrósporos trazidos pelo vento são fixados numa gota de líquido secretada no ápice do óvulo; com a evaporação, os micrósporos são retraídos para o interior da micrópila até o fundo da câmara polínica no ápice do megasporângio.

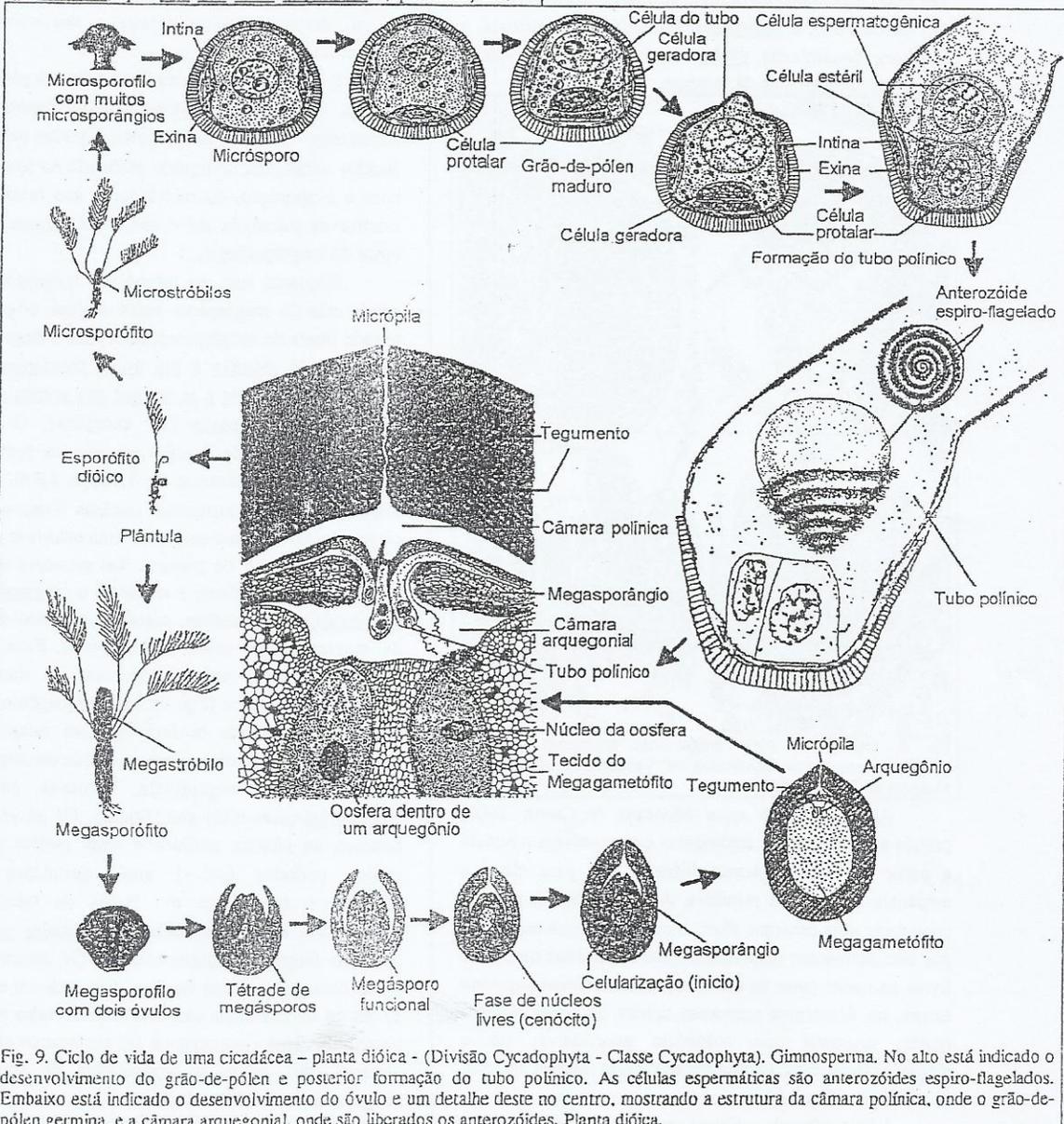
Enquanto isso, no interior do megasporângio, uma célula-mãe de megásporos sofre meiose originando uma tetrade linear de megásporos, dos quais 3 degeneram. Esta tendência de redução a um único megásporo fértil por megasporângio tende a se manter nos grupos superiores a partir de Cycadophyta (há exceções). O megásporo aumenta seu volume e então ocorre uma proliferação de seus núcleos até números de 1.000 a 3.000. Do estágio inicial cenocítico (numerosos núcleos livres numa massa citoplasmática), forma-se depois uma estrutura celular com o desenvolvimento de paredes. Tal estrutura ocupa quase todo o interior do óvulo e constitui o megagametófito ou megaprotalo, que cresceu, portanto, nutrido-se do tecido do megasporângio sobre a planta-mãe. Esse gametófito feminino quando maduro diferencia de dois a vários arquegônios no ápice (Fig. 9); cada arquegônio contém no interior uma grande oosfera (gameta feminino). Logo abaixo da câmara polínica, entre o tecido do megasporângio e o ápice do megaprotalo, forma-se uma câmara arquegonial preenchida com líquido. Os micrósporos que estavam na câmara polínica e onde podem permanecer longos períodos (até 1 ano), germinam formando gametófitos masculinos em forma de tubo, em cuja extremidade são diferenciadas duas células espermiáticas que são flageladas (anterozóides). Os anterozóides nas Cycadaceae têm muitos flagelos dispostos em espiral (Fig. 9). Esses anterozóides são liberados do tubo e nadam no líquido da câmara arquegonial até alcançar os arquegônios. Nota-se aqui, ainda, a dependência de água para se complementar a fecundação, o que talvez possa ser explicado como uma característica relictual que relaciona esse grupo com ancestrais (Pteridófitas) que necessitavam de água como meio para a movimentação dos anterozóides.

Entretanto, o líquido nas Cycadophyta não é mais a água de chuva e, principalmente, o processo da fecundação se faz dentro do corpo da planta.

O passo evolutivo seguinte foi dado pelas Gimnospermas da Classe Coniferophyta (*Pinus*, *Araucaria*, *Cupressus*, etc.), envolvendo a formação de tubos polínicos, os quais crescem até o arquegônio e deixam ali os gametas masculinos, que não são mais flagelados e, portanto, não

são mais chamados anterozóides. Assim, cessa a partir das coníferas a dependência de água em estado líquido para se dar a fecundação. A fecundação por meio de tubos polínicos é conhecida como sifonogamia, é característica das Coniferophyta, Gnetophyta e Antophyta.

As principais etapas do ciclo de vida de *Pinus* (Pinaceae), uma conífera, estão ilustradas na figura 10.



MEGASPOROGÊNESE E MEGAGAMETOGÊNESE.

Na região adaxial da escama carpelar forma-se o óvulo. Em camadas profundas do megasporângio, que é a também denominado nucelo, origina-se a célula-mãe de

megásporos (diplóide), que após sofrer meiose dá origem aos quatro megásporos, dos quais três degeneram (Fig. 10 e 11A). O único megásporo funcional é haplóide. Após uma série de divisões mitóticas nucleares (cariocinese), esse

megásporo funcional dá origem a uma célula multinucleada (Fig. 11B), constituindo o megagametófito cenocítico. Posteriormente esse megagametófito torna-se celular; a celularização é gradativa, de maneira centrípeta, isto é, as primeiras células aparecem na região mais periférica. O desenvolvimento dos arquegônios geralmente ocorre antes de ser completada a celularização e o seu número varia de

2-6 (Fig. 11C). As coníferas, em geral, apresentam 2 arquegônios. Em *Mycrocycas* pode ocorrer até 200 arquegônios. Nos gêneros *Gnetum* (Gnetaceae) e *Welwitschia* (Welwitschiaceae) não existem arquegônios, interpretando-se tal ausência como uma redução, característica portanto derivada evolutivamente. Entretanto o grupo apresenta sempre duas oosferas.

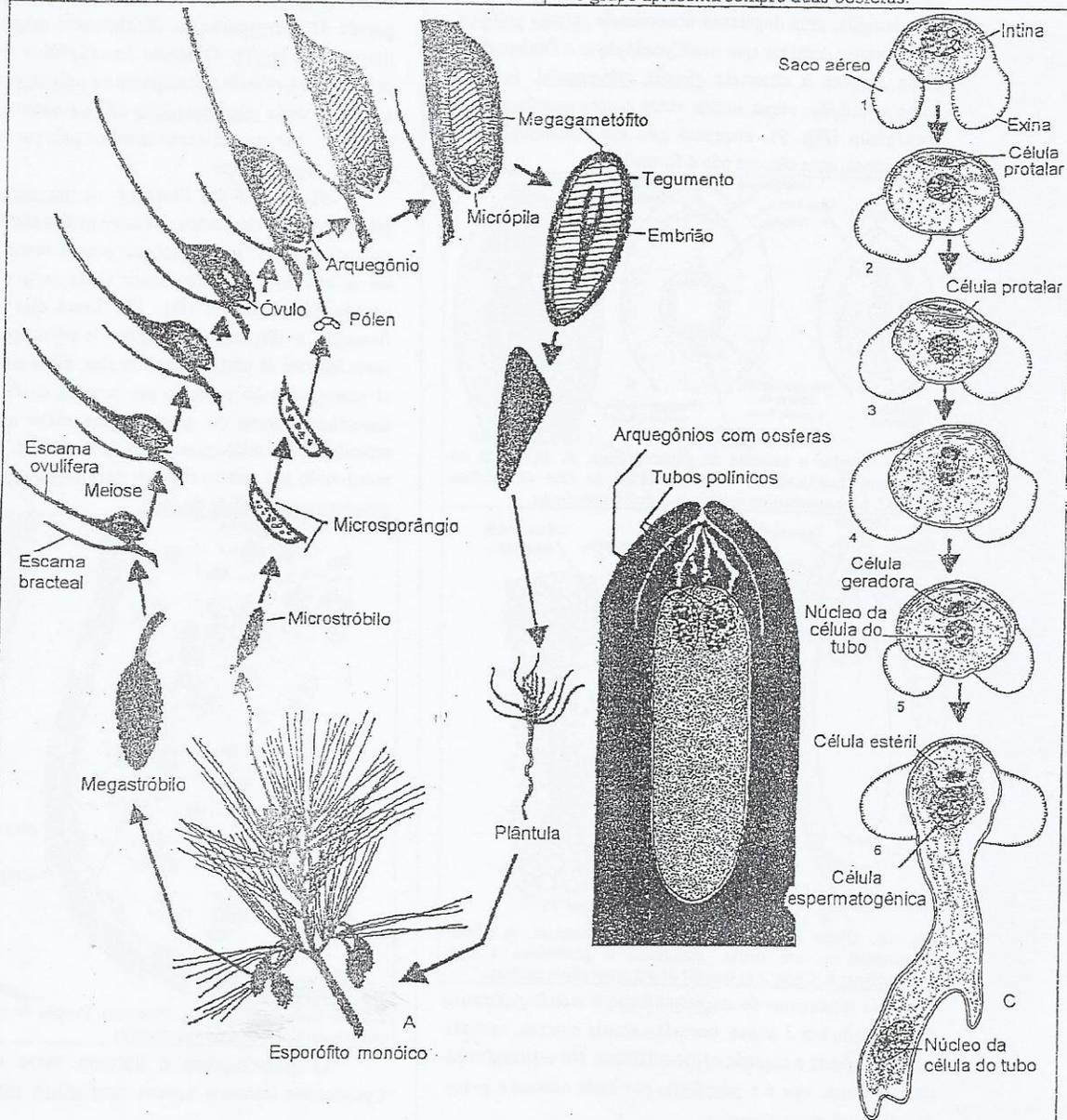


Fig. 10. A. Ciclo de vida de uma conífera (Divisão Coniferophyta - Classe Coniferophyta - Família Pinaceae). Gimnosperma; B. Os tubos polínicos alcançam diretamente aos arquegônios; C. Desenvolvimento do gametófito de pinheiro (*Pinus nigra*, Pinaceae). 1. Microsporo; 2-6. Estágios sucessivos do desenvolvimento do grão-de-pólen.

A inicial arquegonial é uma célula superficial, diferenciada na extremidade micropilar do megagametófito

e divide-se periclinalmente, dando origem a uma célula pequena, de posição externa, denominada célula primária

do colo e outra, mais interna, chamada célula central. A célula primária do colo sofre 2 divisões anticlinais, formando quatro células do colo. A célula central aumenta de tamanho e torna-se vacuolada. Posteriormente, o núcleo divide-se, formando-se a célula ventral do canal e a oosfera. No caso de *Pinus* há uma parede separando a célula ventral do canal e a oosfera. A célula ventral do canal eventualmente degenera (Fig. 12).

Durante o crescimento do megagametófito, o tecido do nucelo vai sendo digerido, restando ao final uma pequena porção dele junto à região da micrópila. Células do ápice do nucelo residual desintegram-se formando, na base da micrópila, uma depressão denominada câmara polínica. É importante lembrar que nas Cycadophyta e Ginkgophyta ainda aparece a chamada câmara arquegonial, formada como o próprio nome indica entre o megasporângio e o arquegônio (Fig. 9), enquanto que em Coniferophyta e Gnetophyta, essa câmara não é formada.

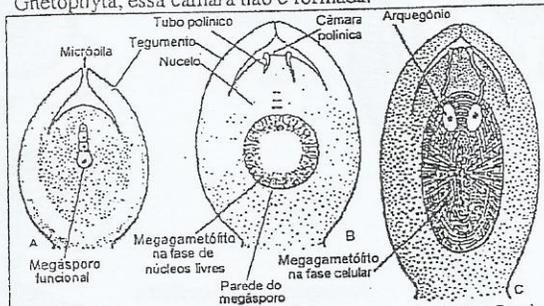


Fig. 11. Óvulos e semente de gimnospermas. A. Formação do megásporo funcional; B. Megagametófito na fase de núcleos livres; C. Megagametófito celular com dois arquegônios.

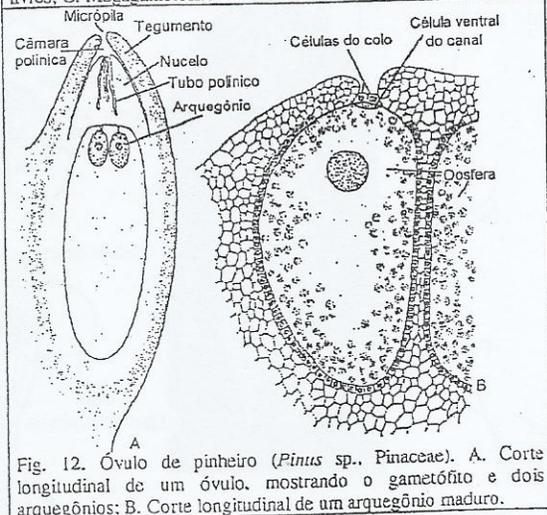


Fig. 12. Óvulo de pinheiro (*Pinus* sp., Pinaceae). A. Corte longitudinal de um óvulo, mostrando o gametófito e dois arquegônios; B. Corte longitudinal de um arquegônio maduro.

O tegumento do megasporângio é histologicamente diferenciado em 3 zonas: camada carnosa externa, camada pétrea mediana e camada carnosa interna. No tegumento há uma abertura, que é a micrópila, por onde entrará o grão-de-pólen nas gimnospermas.

MICROSPOROGÊNESE E MICROGAMETOGÊNESE.

Os esporângios masculinos, em número variável (2 a 7) desenvolvem-se na superfície abaxial (inferior) do microsporófilo. Não há um padrão para o início de formação do microsporângio; em certos gêneros as iniciais (arquesporiais) consistem de um grupo de células superficiais, enquanto que em outros elas são hipodermiais. As iniciais dividem-se periclinamente e dão origem às células que formarão a parede do microsporângio e a um grupo de células esporogênicas.

A parede do microsporângio é composta de várias camadas de células. As células esporogênicas, internas à parede do microsporângio, dividem-se e originam o tecido nutritivo, o tapete. O tecido esporogênico é constituído pelas células-mãe de micrósporos ou microsporócitos. Após a meiose, cada microsporócito origina quatro micrósporos haplóides, que permanecem envoltos pela parede da célula-mãe por algum tempo.

Na maioria das Pinaceae, os microgametófitos ou grãos-de-pólen são alados. As asas ou aias são formadas em consequência da separação que ocorre entre a intina e a exina, enquanto os micrósporos ainda estão envoltos pela parede da célula-mãe (Fig. 10). Essas asas servem para flutuação e dispersão dos grãos-de-pólen pelo vento. A parte inferior da parede, entre as alas, é lisa e delgada e por aí emerge o tubo polínico por ocasião da fecundação. A superfície externa do grão-de-pólen exibe uma escultura reticulada. O microgametófito jovem (Fig. 10) acha-se constituído por quatro células: duas protáticas, uma célula geradora e uma célula do tubo.

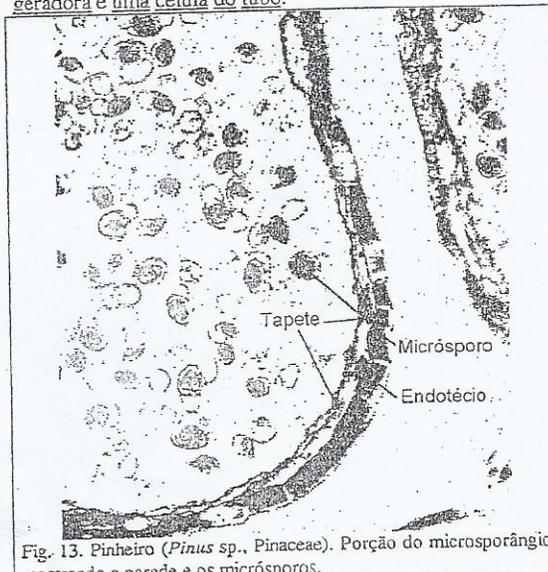


Fig. 13. Pinheiro (*Pinus* sp., Pinaceae). Porção do microsporângio mostrando a parede e os micrósporos.

O grão-de-pólen é liberado nesse estágio. Nas Cycadaceae forma-se apenas uma célula protática e em

Ginkgo (Ginkgoaceae) duas. Nas Taxodiaceae, Cupressaceae, Cephalotaxaceae e Taxaceae as células protálicas estão ausentes, enquanto que nas Araucariaceae elas ocorrem em maior número. São células efêmeras e não desempenham papel importante no desenvolvimento do futuro microgametófito; são meros vestígios evolutivos do corpo vegetativo do gametófito masculino que costumava ser chamado de protalo masculino (célula protálica ou protalar).

Em *Pinus*, quando da liberação dos grãos-de-pólen, a camada externa do microsporângio (endotécio) é constituída por células que apresentam, freqüentemente, espessamentos reticulados helicoidais ou anelares relacionados com a abertura do microsporângio (Fig. 13).

POLINIZAÇÃO E FECUNDAÇÃO.

As Cycadophyta atuais são dióicas e as coníferas atuais são predominantemente monóicas, ou seja, ambos os tipos de estróbilos ocorrem no mesmo indivíduo. A condição dióica é encontrada em Taxaceae, na maioria das Araucariaceae, em Podocarpaceae e em alguns gêneros de Cupressaceae.

A polinização é feita pelo vento. Um fato notável no ciclo reprodutivo das gimnospermas é o longo intervalo entre a polinização e a fecundação. Nas Cycadales, em geral, há um ano de intervalo; em *Pinus*, em geral é 4 meses, mas pode chegar até 15.

Em *Pinus*, no final da primavera e início do verão, o eixo do estróbilos feminino alonga-se e com isso as escamas ovulíferas separam-se. Os grãos-de-pólen trazidos pelo vento espalham-se entre as escamas e aderem à gota de polinização que exsuda da extremidade micropilar do óvulo. Após a polinização, as escamas ovulíferas voltam a se unir e permanecem unidas até que as sementes sejam liberadas dos cones maduros.

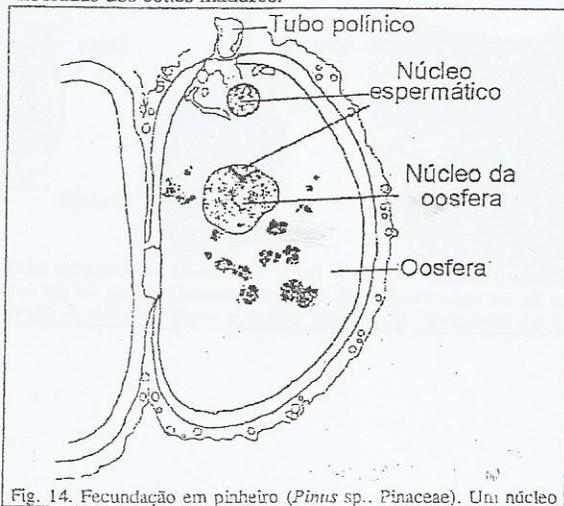


Fig. 14. Fecundação em pinheiro (*Pinus* sp., Pinaceae). Um núcleo

espermático une-se à oosfera. O segundo núcleo espermático visto mais abaixo não é funcional e eventualmente se degenera. Retirado de Raven *et al.* 1996

Quando ocorre a polinização, o grão-de-pólen em *Pinus* contém quatro células. Por outro lado, o óvulo recebe o grão-de-pólen quando ainda está na fase de célula-mãe de megásporos, no tecido do megasporângio (nucelo). Durante todo o período que leva à formação do megagametófito e dos respectivos arquegônios (em geral doze meses) o grão-de-pólen fica na câmara polínica. Aí o tubo polínico emerge e a célula geradora divide-se para formar a célula estéril e a célula espermatogênica (Fig. 10). Esta última dá origem a dois gametas de tamanhos diferentes, representados por dois núcleos, com citoplasma e paredes definidas. Após a formação dos gametas, o tubo polínico cresce através do nucelo.

Desde que vários grãos-de-pólen atingem o ápice do nucelo, um número correspondente de tubos polínicos podem ser formados, mas geralmente só dois ou três tubos atingem o megagametófito. A extremidade do tubo polínico alcança o megagametófito e atinge o arquegônio, atravessa as células do colo e então se rompe, descarregando os dois gametas no citoplasma da oosfera. A fecundação consiste na fusão do núcleo do gameta maior com o núcleo da oosfera; o outro gameta degenera (Fig. 14).

A fecundação da oosfera dá origem ao embrião. Em *Pinus*, por clivagem nos estágios iniciais do desenvolvimento do embrião, formam-se quatro embriões genotipicamente idênticos. Cada embrião é sustentado pelo seu suspensor. Além disso, em *Pinus* formam-se dois ou mais arquegônios e como cada um destes, após ser fecundado, origina quatro embriões ocorre poliembrionia. Entretanto, somente um dos embriões sobrevive, em geral, o que é empurrado mais profundamente no tecido do megagametófito. Tal embrião cresce às custas das reservas dos tecidos do megagametófito circundante. O tegumento do óvulo também sofre alterações estruturais e, assim, após a fecundação, o óvulo transforma-se em semente, liberada no outono do segundo ano, que se segue o início da polinização.

Em *Pinus*, durante o desenvolvimento da semente, ocorrem modificações nas três camadas que constituíam o tegumento do óvulo. A camada externa degenera, a camada pétreia se transforma no revestimento da semente e a interna se torna papirácea.

A ausência de anterozóides móveis e o desenvolvimento de tubos polínicos que levam os gametas masculinos (imóveis) até os arquegônios, são importantes caracteres que distinguem Coniferophyta, Gnetophyta e Angiospermae das Cycadophyta e das Ginkgophyta. Por isso, os três primeiros grupos citados constituem as chamadas Sifonógamas.

É ainda importante salientar que estudos mais recentes têm dado ênfase à polinização por insetos (besouros) nas Cycadophyta, embora durante muito tempo tenha sido admitida a polinização pelo vento. Estudos recentes demonstraram também que ocorre dupla

fecundação em *Ephedra* e *Gnetum* (Gnetophyta) e, assim, a dupla fecundação considerada como exclusiva das angiospermas, pode ter ocorrido num ancestral comum das angiospermas e gnetófitas.

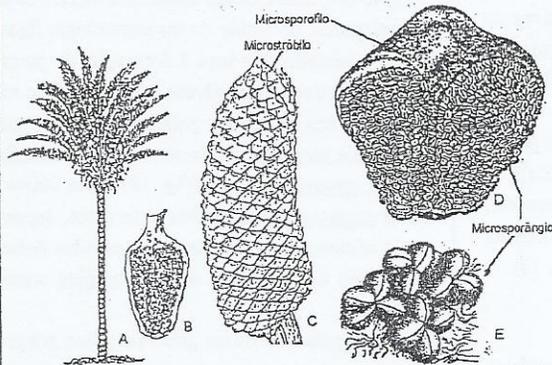


Fig. 15. Estruturas reprodutoras masculinas de Cycadales. família Cycadaceae. A. *Cycas media*; B. *Encephalartos* sp.; C-E. *Macrozamia* sp.

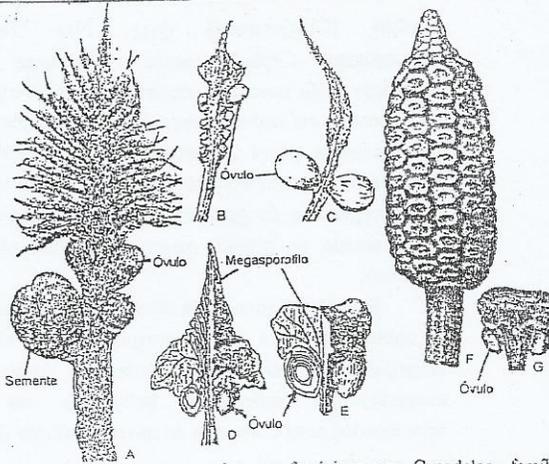


Fig. 16. Estruturas reprodutoras femininas em Cycadales. família Cycadaceae. A. Megasporofilo de *Cycas revoluta*; B. Megasporofilo de *Cycas rumphii*; C. Megasporofilo de *Cycas normanbyana*; D. Megasporofilo de *Dioon edule*; E. Megasporofilo de *Zamia integrifolia*. F-G. *Zamia floridana*. F. Megastróbilis; G. Megasporofilo.

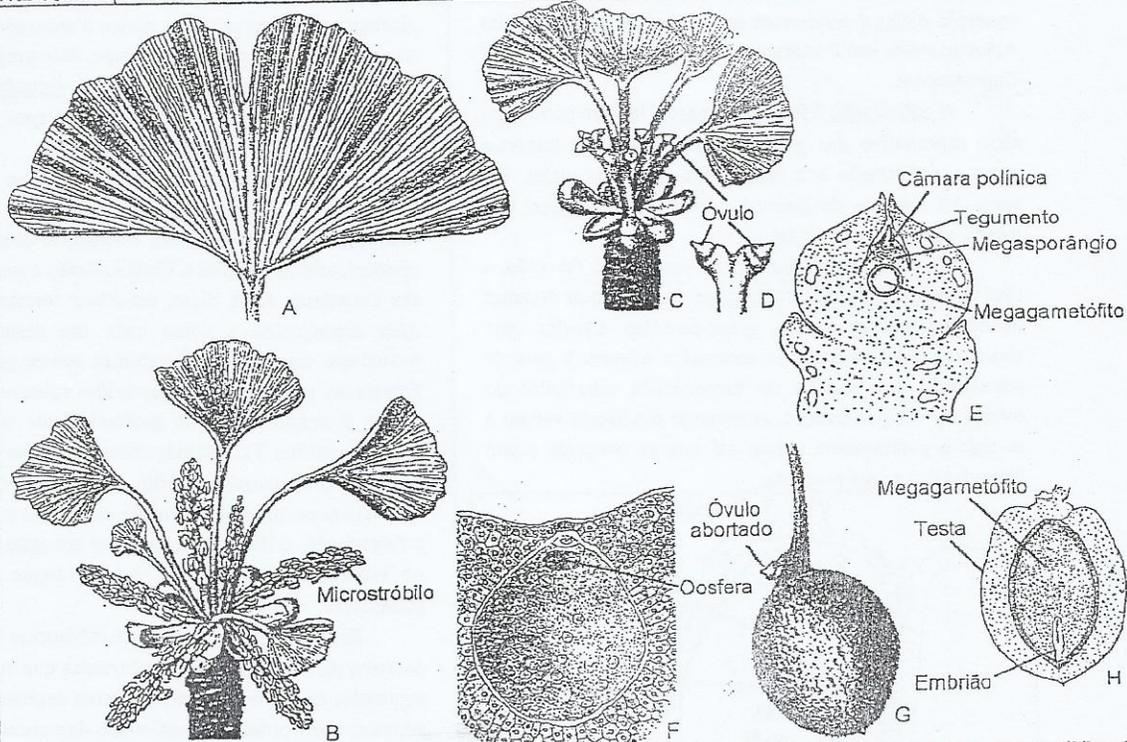


Fig. 17. Aspectos das estruturas reprodutoras de *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae). A. Folha; B. Terminação de ramo com microstróbilis; C. Terminação de ramo com estruturas ovulíferas; D. Detalhe da estrutura ovulífera; E. Corte longitudinal mediano de um óvulo; F. Corte longitudinal mediano de um óvulo desenvolvido na região do arqueônio; G. Semente madura e óvulo abortado; H. Corte longitudinal mediano de um óvulo desenvolvido na região do arqueônio.

mediano de uma semente madura.

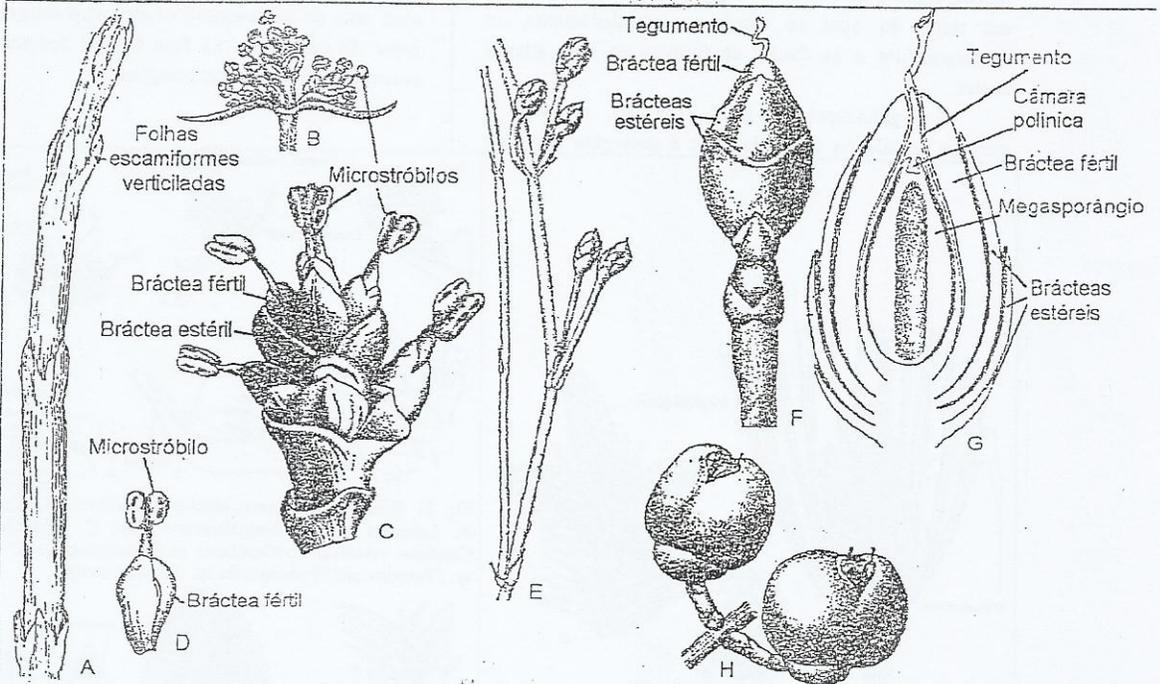


Fig. 18. Aspectos das estruturas reprodutoras de *Ephedra* sp. (Ephedraceae). A. Ramo estéril com folhas escamiformes verticiladas; B. Terminação de ramo com microstróbilos; C. Detalhe do ramo; D. Detalhe do microstróbilo; E. Ramo com estruturas reprodutoras femininas; F. Detalhe da estrutura reprodutora feminina; G. Corte longitudinal mediano de um óvulo; H. Sementes maduras.

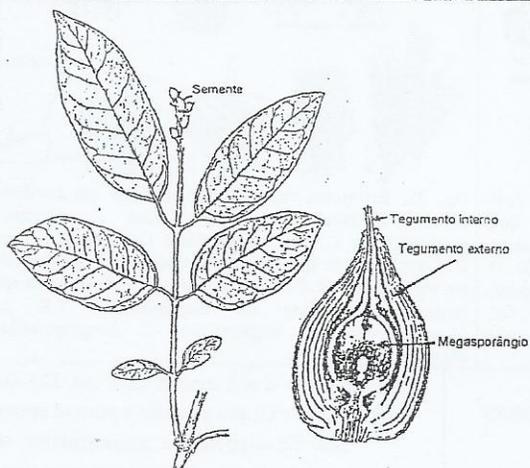


Fig. 19. Estruturas reprodutoras femininas em *Gnetum indicum* (Gnetaceae).

SEMENTE.

A semente madura nas Gimnospermas apresenta externamente a manutenção do tegumento, que forma a testa (diploide) e internamente permanecem restos do megasporângio (diploide) e o tecido do megagametófito (haploide), o qual serve de reserva alimentar para o embrião (diploide). Este é diferenciado em suspensor, eixo caulinar embrionário (hipocótilo e epicótilo), raiz embrionária

(radícula) e folhas embrionárias (vários cotilédones). Nas coníferas, por exemplo, o embrião porta geralmente 8 cotilédones.

ESTRUTURAS DE REPRODUÇÃO NAS GIMNOSPERMAS – ESTRÓBILOS E ESPOROFILOS.

Os esporângios das Gimnospermas estão localizados em esporófilos, que podem estar isolados, mas freqüentemente estão reunidos em torno de um eixo central, formando os estróbilos. Os estróbilos são sempre laterais, apesar de em algumas Cycadales parecerem terminais. Segundo Stevenson (1988), na época da produção dos estróbilos, o ramo se divide dicotomicamente e um dos lados se desenvolve no estróbilo, ficando o outro dormente. Após o desenvolvimento e queda do estróbilo, o outro ramo começa a produção de ramos vegetativos.

Os estróbilos ou produzem micrósporos ou megásporos, com a única exceção das Bennettitales, grupo fóssil das Cycadophyta, onde num mesmo eixo estrobilar eram produzidos micrósporos e megásporos. Nas Cycadophyta, os estróbilos estão em plantas separadas em Cycadales (Fig. 10), ocorrendo o mesmo nas Ginkgophyta em *Ginkgo* (Fig. 17), e nas Gnetophyta em *Gnetum* (Fig. 19); *Welwitschia* e na maioria das *Ephedra* (Ephedraceae - Fig. 18). As Pinophyta podem ter espécies exclusivamente

monóicas como em *Pinus* (Fig. 20), dióicas como em *Podocarpus* (Podocarpaceae) ou dióicas e monóicas como em *Araucaria* (Araucariaceae - Fig. 22).

Nos grupos mais primitivos como Cycadophyta, o estróbilo (quando existe, pois nas plantas femininas os megasporófilos podem estar isolados - Fig. 16) é um eixo em torno do qual se dispõem, espiraladamente, os megasporófilos e os óvulos se formam na face adaxial destes.

Em gimnospermas mais evoluídas, o óvulo é também situado na face adaxial e é protegido por duas

escamas: escama ovulífera (ou carpelar) e escama bracteal (ou de cobertura). Segundo evidências do estudo de fósseis, a escama bracteal é de origem foliar e a ovulífera é um ramo reduzido. Essas escamas também se dispõem espiraladamente no eixo do megatróbilo, que é composto.

O estróbilo masculino (microstróbilo) consiste de uma série de microsporófilos dispostos espiraladamente ao redor de um eixo e na face abaxial dos microsporófilos encontram-se os microsporângios.

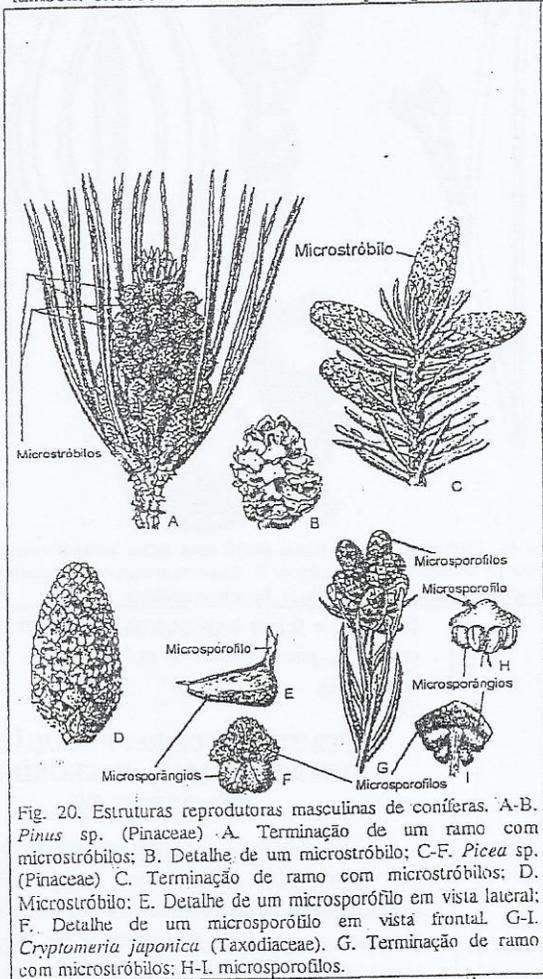


Fig. 20. Estruturas reprodutoras masculinas de coníferas. A-B. *Pinus* sp. (Pinaceae). A. Terminação de um ramo com microstróbilos; B. Detalhe de um microstróbilo; C-F. *Picea* sp. (Pinaceae). C. Terminação de ramo com microstróbilos; D. Microstróbilo; E. Detalhe de um microsporófilo em vista lateral; F. Detalhe de um microsporófilo em vista frontal. G-I. *Cryptomeria japonica* (Taxodiaceae). G. Terminação de ramo com microstróbilos; H-I. microsporófilos.

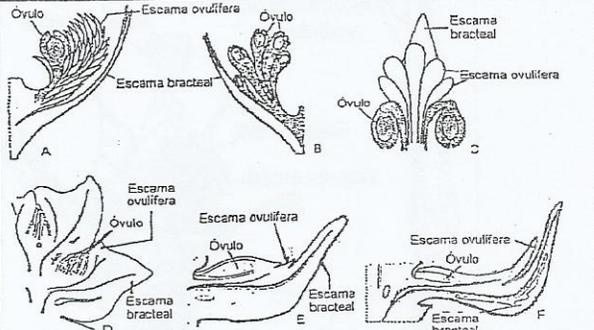


Fig. 21. Relação das escamas bracteal e ovulífera A-C. Coníferas fósseis. A. *Lebachia* sp.; B. *Ernestiodendron* sp.; C. *Glyptolepis* sp. D-F Coníferas viventes. D. *Cupressus* sp. (Cupressaceae); E. *Cunninghamia* sp. (Taxodiaceae); F. *Araucaria* sp. (Araucariaceae).

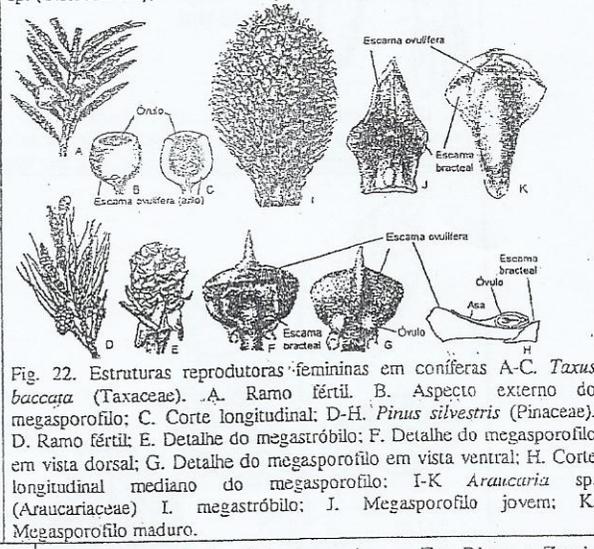


Fig. 22. Estruturas reprodutoras femininas em coníferas A-C. *Taxus baccata* (Taxaceae). A. Ramo fértil; B. Aspecto externo do megasporófilo; C. Corte longitudinal; D-H. *Pinus silvestris* (Pinaceae). D. Ramo fértil; E. Detalhe do megatróbilo; F. Detalhe do megasporófilo em vista dorsal; G. Detalhe do megasporófilo em vista ventral; H. Corte longitudinal mediano do megasporófilo; I-K *Araucaria* sp. (Araucariaceae). I. megatróbilo; J. Megasporófilo jovem; K. Megasporófilo maduro.

MEGASTRÓBILOS OU ESTRÓBILOS PRODUTORES DE MEGÁSPOROS

São diferentes nos vários grupos. Nas Cycadophyta podem estar ausentes em *Cycas* ou presentes e simples em *Dioon* (Zamiaceae), *Zamia* e *Welwitschia*. Em *Cycas* (Fig. 16 A-C), os megasporófilos são claramente foliares, grandes e se dispõem na porção terminal do caule e portam

geralmente de 5 a 8 óvulos cada um. Em *Dioon* e *Zamia* (Fig. 16 D, E e G) são peltados e portam apenas 2 óvulos.

Nas Gnetophyta, os megatróbilos são pequenos, com poucos óvulos (1 a 3) protegidos por pares de brácteas, como em *Ephedra* (Fig. 18), enquanto que em *Gnetum* (Fig. 19), os óvulos se dispõem em verticilos e são cobertos por um involúcro.

Nas Ginkgophyta, em *Ginkgo* (Fig. 17) forma-se uma estrutura peduncular, sempre com dois óvulos.

Nas Pinophyta, os megatróbilos são ausentes por exemplo em *Taxus* (Taxaceae - Fig. 22 A-C) e presentes nos outros gêneros. Os megatróbilos neste grupo são compostos, isto é, formados basicamente por um eixo caulinar, o qual suporta a escama à qual está preso o óvulo (escama ovulífera) e que é sustentada por uma escama estéril (escama bracteal). Esta organização é de difícil interpretação morfológica, porém, existem boas evidências fósseis (Fig. 21 A-C) para que se aceite que a escama bracteal é de natureza foliar e a escama ovulífera é um ramo reduzido, que nasce na axila da escama bracteal. (Fig. 21 D-F). As escamas bracteal e ovulífera variam em forma, tamanho e grau de fusão (uma com a outra) de acordo com os vários grupos, constituindo, portanto, um excelente caráter taxionômico principalmente ao nível de família. Além disso é um bom caráter filogenético, pois sua presença é constante desde as primeiras Pinales do Carbonífero.

Nas Pinophyta (Fig. 22) também há variação no número de óvulos por escama bracteal. Em geral, portam 2 óvulos. Em *Podocarpus* e *Taxus*, cada pedúnculo produz um só óvulo. Em *Podocarpus*, as escamas bracteais são muito reduzidas e a única escama ovulífera é bem desenvolvida e cobre quase completamente o óvulo. Em *Taxus*, o óvulo é preso a um ramo lateral fértil e faltam as escamas ovulíferas e bracteal. Na época da polinização forma-se um arilo, que é um involúcro carnoso que chega a cobrir quase totalmente a semente (Fig. 22 A-C).

O estróbilos monóclino (bissexuado) das Bennettitales, fósseis do grupo das Cycadophyta. Preso ao eixo central, havia os óvulos pedunculados, separados por escamas estéreis e circundados por um verticilo de microsporófilos. Externamente havia escamas estéreis de proteção.

A primeira fase do desenvolvimento do megagametófito é caracterizada por uma série de divisões nucleares, seguida pela formação de parede da periferia para o centro. Esta estrutura é encerrada pela parede do megásporo que, em alguns casos, pode aumentar em espessura durante o desenvolvimento do óvulo ou após a formação das paredes das células que compõem o megagametófito. Certas células mais próximas da micrópila dão lugar aos arquegônios (gametângios femininos), que podem variar de 2 até vários.

Rodeando o megasporângio, do qual é livre apenas na porção terminal, existe um tegumento, exceto em Gnetales (Fig. 19), que apresenta dois tegumentos como nas Angiospermas. O tegumento se abre no ápice formando a

micrópila, que propiciará a entrada, para o interior do óvulo, do microgametófito (gametófito masculino ou grão-de-pólen em estado triclular).

REPRODUÇÃO NAS ANGIOSPERMAS.

Finalmente, nas Angiospermas (Magnoliophyta) (Fig. 23), que representam o grupo mais abundante e com maior diversidade entre as plantas terrestres (mais de 250.000 espécies), o avanço evolutivo em relação às Gymnospermas envolveu mudanças tanto vegetativas quanto reprodutivas, destacando-se:

a) óvulos e sementes não mais estão expostos diretamente ao ar, mas incluídos num ovário (ou urna, daí derivando o nome do grupo); o ovário evoluiu provavelmente do dobramento e soldadura das bordas do megasporófilo ou carpelo;

b) como consequência, o grão-de-pólen não pousa mais diretamente na micrópila do óvulo, mas numa região receptiva especializada do ovário, o estigma (Fig. 23);

c) óvulo tem geralmente dois tegumentos (Fig. 23) – nas Asteride têm apenas 1 e plantas da família Santalaceae (ex.: *Struthanthus* sp - Loranthaceae) não apresentam tegumento;

d) órgãos de reprodução não estão mais reunidos em estróbilos, mas em flores as quais são interpretadas basicamente como um eixo caulinar curto, portando folhas modificadas em sépalas e pétalas, dispostas em torno de microsporófilos (estames) e megasporófilos (ovários) (Fig. 23 e 24);

e) redução extraordinária do gametófito feminino. O megásporo funcional da tetrade de megásporos originados por meiose (três megásporos em geral degeneram, persistindo apenas um), cujo núcleo se divide por 3 mitoses consecutivas. A estrutura octo-nucleada resultante é o saco embrionário, que ocupa boa parte do óvulo. Começa então a celularização para a formação do megagametófito. Dos 8 núcleos formados originam-se 7 células: 3 agrupadas próximo à micrópila, 3 na extremidade oposta e 1 com 2 núcleos, localizada centralmente. As 3 primeiras se diferenciam em 2 sinérgides dispostas lateralmente e uma oosfera (gameta feminino) entre estas. As outras 3 constituem as antípodas. No centro do megagametófito ficam os 2 núcleos restantes, chamados de núcleos polares da célula central ou célula mediana, porque migraram dos pólos micropilar e calazal (Fig. 23). Esse é o tipo mais comum de saco embrionário, mas há variações (Fig. 27).

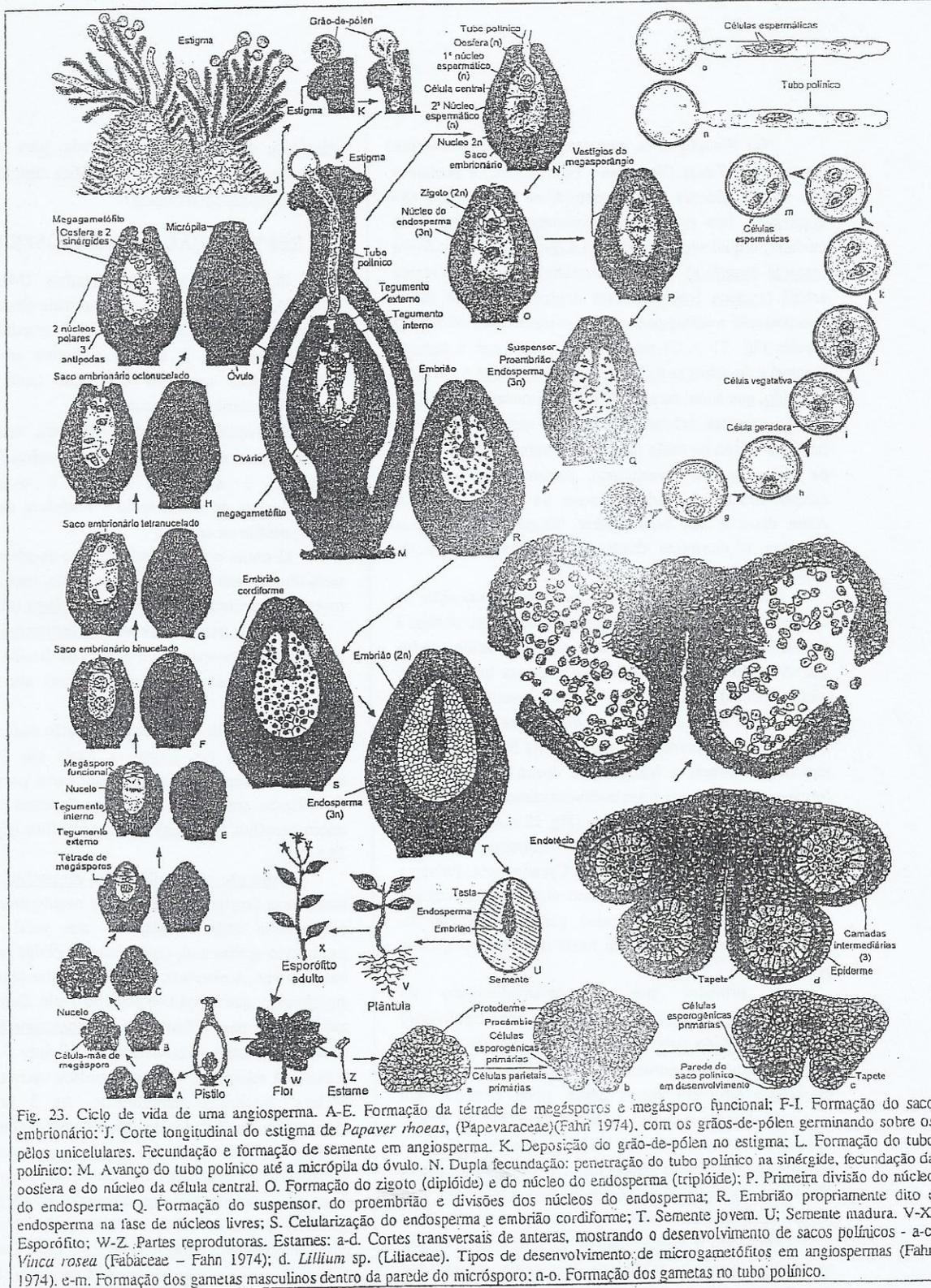


Fig. 23. Ciclo de vida de uma angiosperma. A-E. Formação da tetrade de megásporos e megásporo funcional; F-I. Formação do saco embrionário; J. Corte longitudinal do estigma de *Papaver rhoeas*, (Papeveraceae)(Fahn 1974), com os grãos-de-pólen germinando sobre os pêlos unicelulares. Fecundação e formação de semente em angiosperma. K. Deposição do grão-de-pólen no estigma; L. Formação do tubo polínico; M. Avanço do tubo polínico até a micrópila do óvulo. N. Dupla fecundação: penetração do tubo polínico na sinérgide, fecundação da oosfera e do núcleo da célula central. O. Formação do zigoto (diplóide) e do núcleo do endosperma (triplóide); P. Primeira divisão do núcleo do endosperma; Q. Formação do suspensor, do proembrião e divisões dos núcleos do endosperma; R. Embrião propriamente dito e endosperma na fase de núcleos livres; S. Celularização do endosperma e embrião cordiforme; T. Semente jovem. U; Semente madura. V-X. Esporófito; W-Z. Partes reprodutoras. Estames: a-d. Cortes transversais de anteras, mostrando o desenvolvimento de sacos polínicos - a-c. *Vinca rosea* (Fabaceae - Fahn 1974); d. *Lilium* sp. (Liliaceae). Tipos de desenvolvimento de microgametófitos em angiospermas (Fahn 1974). e-m. Formação dos gametas masculinos dentro da parede do micrósporo; n-o. Formação dos gametas no tubo polínico.

f) dupla fecundação, característica quase exclusiva das angiospermas (sabe-se hoje que ocorre também nas Gnetophyta), ilustrada na figura 23 E e F. O tubo polínico que cresceu através do estilo até o ovário de uma flor, dirige-se para a micrópila do óvulo, atravessa a camada de células restantes do megasporângio que envolve o saco embrionário, penetra neste último e lança em seu interior as duas células espermáticas (gametas masculinos). Uma delas vai fundir-se com a oosfera, formando o zigoto diplóide. A outra une-se aos dois núcleos polares da célula mediana originando uma célula triplóide, a qual divide-se muitas vezes formando um tecido triplóide denominado endosperma. Frequentemente o endosperma acumula grande quantidade de reservas nutritivas (amido, açúcares, óleos, etc.). A partir de sucessivas divisões do zigoto, forma-se o embrião, que cresce às custas do endosperma, digerindo-o. Com a modificação dos tegumentos envolventes, surge a partir do óvulo fecundado uma semente, que contém em seu interior um novo indivíduo diplóide em estado embrionário (Fig. 23 L-S).

ESTRUTURAS DE REPRODUÇÃO NAS ANGIOSPERMAS.

FLOR.

Numa flor típica são formados quatro tipos de estruturas: as sépalas, cujo conjunto é o cálice e as pétalas que constituem a corola, ambas estruturas estéreis, cujo conjunto forma o perianto e as estruturas reprodutivas estão representadas pelos estames formando o androcéu e os carpelos constituindo o gineceu. Em algumas flores, os verticilos de sépalas, pétalas e estames estão fundidos, formando uma estrutura denominada hipanto (Fig. 24). A fusão pode envolver só os apêndices florais constituindo o hipanto apendicular ou também o receptáculo floral, formando o hipanto receptacular. Neste, o ovário fica "mergulhado" no receptáculo floral e isto pode ser detectado pela inversão dos feixes vasculares dos carpelos (Fig. 25).

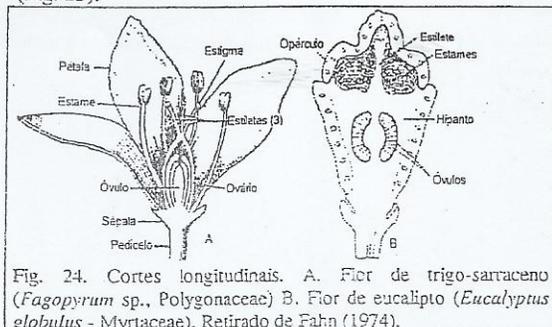


Fig. 24. Cortes longitudinais. A. Flor de trigo-sarraceno (*Fagopyrum* sp., Polygonaceae) B. Flor de eucalipto (*Eucalyptus globulus* - Myrtaceae). Retirado de Fahn (1974).

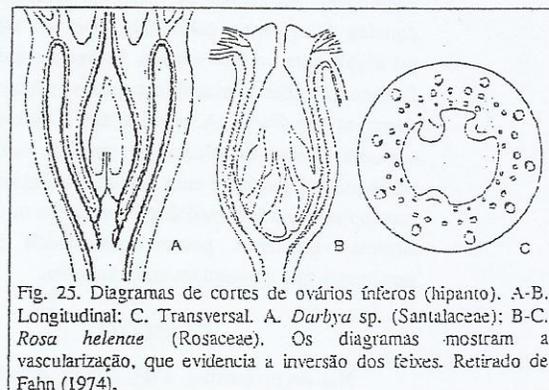


Fig. 25. Diagramas de cortes de ovários ínferos (hipanto). A-B. Longitudinal. C. Transversal. A. *Darbya* sp. (Santalaceae); B-C. *Rosa helenae* (Rosaceae). Os diagramas mostram a vascularização, que evidencia a inversão dos feixes. Retirado de Fahn (1974).

ONTOGÊNESE.

O meristema floral é caracterizado por uma zona de células vacuoladas, recobertas por uma zona de células relativamente pequenas e com citoplasma denso. Os primórdios de todos os órgãos florais geralmente iniciam-se por divisões anticlinais da camada mais externa do ápice meristemático floral e por divisões peri e anticlinais e oblíquas nas camadas mais internas. A partir das divisões das células meristemáticas situadas abaixo das camadas externas dos meristemas florais do ápice caulinar e/ou das gemas laterais, originam-se protuberâncias. Por crescimento contínuo e diferenciação das protuberâncias são formados os vários órgãos florais (Fig. 26). O desenvolvimento dos meristemas apical e das gemas ocorre numa certa ordem, refletindo o tipo de inflorescência.

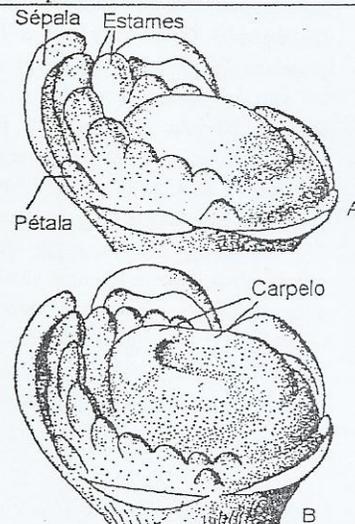


Fig. 26. Meristemas florais. A. Formação de sépalas, pétalas e estames; B. Início da formação do carpelo. Retirado de Fahn (1974).

O desenvolvimento das sépalas e pétalas se dá por atividade dos meristemas apical, marginal e intercalar, à semelhança do desenvolvimento das folhas.

SÉPALAS E PÉTALAS.

No caso das sépalas clorofiladas, de um modo geral, estas se assemelham à estrutura das folhas. No caso das sépalas e pétalas coloridas, estas apresentam diferenças anatômicas. As células da epiderme geralmente mostram paredes finas e as pericliniais externas são papilosas, principalmente na face adaxial. Estômatos são raros e não funcionais, podendo ocorrer tricomas e estruturas secretoras como os osmóforos. A cutícula tem diferente espessura, segundo o tipo de planta. O mesofilo consiste só de parênquima lacunoso e suas células contêm pigmentos nos cromoplastos ou nos vacúolos (antocianina ou betalaína). O sistema vascular é pouco desenvolvido e os feixes geralmente não apresentam esclerênquima.

CARPELOS.

Nas Angiospermas, a folha carpelar (megasporofilo) dobra-se e suas margens fundem-se, encerrando em seu interior os óvulos. A parte apical da folha carpelar transforma-se numa região especializada para o pouso e a germinação do grão-de-pólen: o estigma. O estigma pode ser sésil ou, mais freqüentemente, estar ligado ao ovário por uma projeção, o estilete. O estigma e o estilete têm características especiais, que possibilitam os grãos-de-pólen germinar e penetrar nos óvulos. A parte basal da folha carpelar é dilatada, o ovário, contendo de um a vários óvulos. Estigma, estilete e ovário formam, em conjunto, o pistilo.

No estigma a epiderme é papilosa (Fig. 23-J) e glandular, caracterizada por células ricas em protoplasto. A secreção pode ser encontrada sobre as células ou nos espaços subcuticulares e sua composição pode variar. Em *Petunia* (Solanaceae) a secreção consiste de lipídios, carboidratos e aminoácidos e em *Nicotiana tabacum* (Solanaceae) foram encontrados lipídios e fenóis. As proteínas têm um papel importante na interação do pólen e o estigma, para reações de compatibilidade e/ou incompatibilidade. No estigma podem ser formados tricomas, os quais são densos e curtos, como por exemplo, em feijão e papoula (Fig. 14) e longos e ramificados nas gramíneas e outras plantas polinizadas pelo vento.

O estilete pode ser sólido ou fistulado (oco). Neste último caso, forma-se um canal ou muitos canais, dependendo do número de carpelos. Na maioria das angiospermas o estilete é sólido. No estilete, forma-se internamente um tecido especializado, através do qual o grão-de-pólen germina, denominado tecido transmissor.

Este é responsável pela nutrição, auxiliando o crescimento do tubo polínico. No estilete sólido, o tecido transmissor constitui-se de células alongadas com citoplasma denso. Os grãos-de-pólen migram entre as paredes das células. No estilete oco, este é geralmente glandular, apresentando células papilosas com cutícula, podendo ser unisseriado ou multisseriado como em *Cucurbita* (Cucurbitaceae). O tipo de secreção pode variar conforme a espécie e mesmo durante o desenvolvimento desta. Em Liliaceae a secreção é mucilaginosa (polissacarídeos), em tomate contêm inicialmente carboidratos e posteriormente proteínas. Além do tecido transmissor que reveste internamente o estilete, este é constituído por parênquima com feixes vasculares e a epiderme externa pode apresentar estômatos.

O ovário em corte transversal apresenta uma epiderme coberta por cutícula e o parênquima como tecido de preenchimento. O sistema vascular é representado pelo feixe vascular dorsal, homólogo ao da nervura mediana da folha e os feixes marginais ou ventrais, situados lateralmente que são contíguos ao dorsal. Quando os carpelos se fundem, os feixes vasculares marginais são vistos lateralmente ao dorsal e se os carpelos se dobram, eles são encontrados ventralmente, em relação ao dorsal. Os feixes vasculares que suprem os óvulos, usualmente se originam do feixe ventral do carpelo e se ramificam chegando até a placenta (local na parede onde o óvulo se prende).

No ovário podemos encontrar um ou mais óvulos e por ocasião da fecundação, o óvulo está completamente formado, apresentando as seguintes partes:

Tegumento é o tecido que envolve completamente o nucelo, com exceção da região da micrópila, abertura através da qual penetra o tubo polínico. Geralmente ocorre em número de um ou dois e pode estar ausente, como certas famílias de plantas parasitas, citando-se o caso das Loranthaceae. O(s) tegumento(s) origina(m)-se geralmente por divisões a partir da célula apical piramidal. Quando os dois tegumentos estão presentes, o interno geralmente origina-se primeiro ou, às vezes, simultaneamente com o tegumento externo. Nos óvulos com dois tegumentos, a micrópila é formada por ambos ou só pelo tegumento interno; raramente ela é formada pelo tegumento externo. A condição bitegumentada é considerada primitiva e a mudança para a condição unitegumentada deve ter ocorrido por supressão de um dos tegumentos (Piperaceae) ou pela fusão dos primórdios tegumentares (Anacardiaceae).

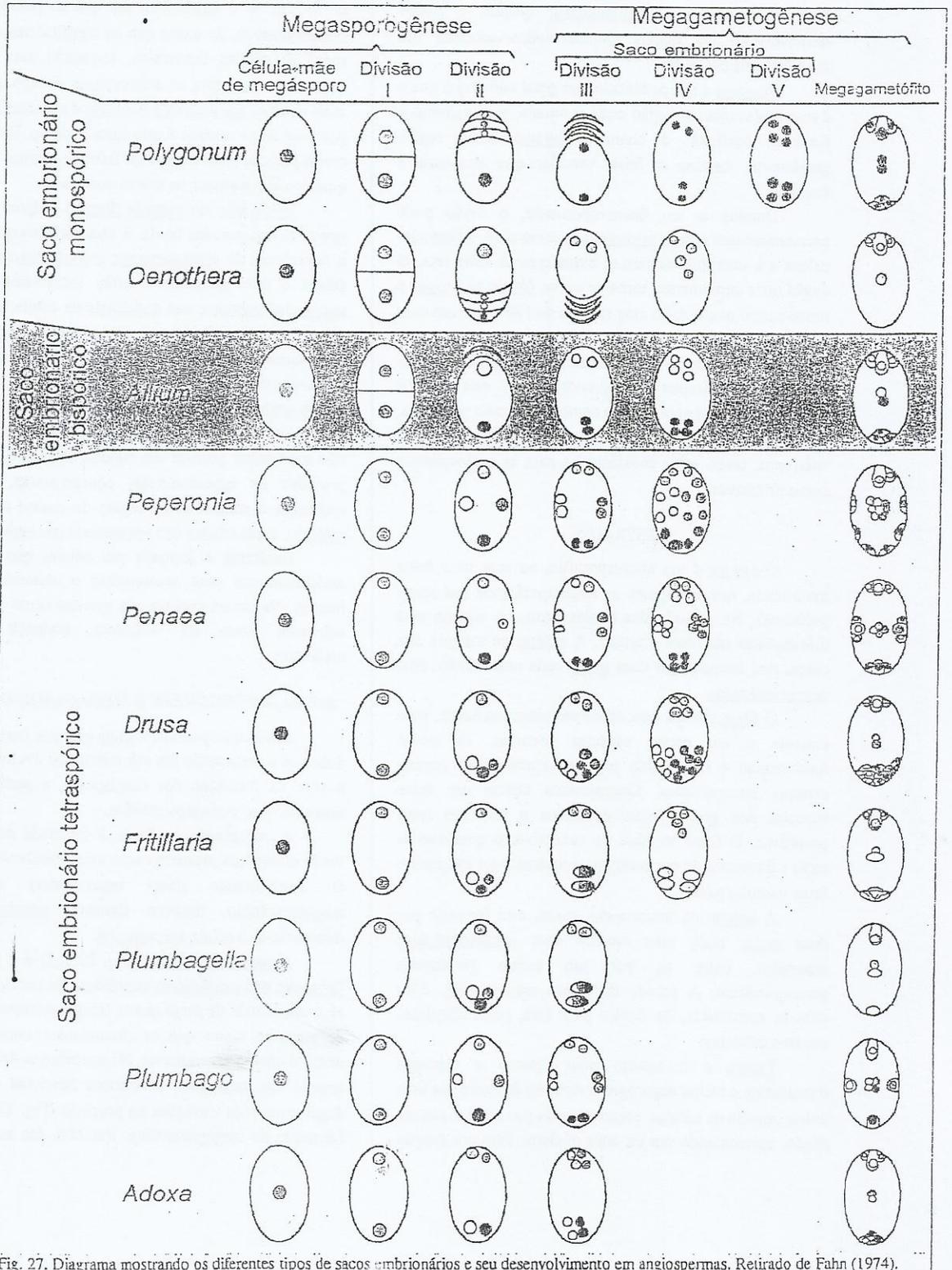


Fig. 27. Diagrama mostrando os diferentes tipos de sacos embrionários e seu desenvolvimento em angiospermas. Retirado de Fahn (1974).

Nucelo é o corpo central do óvulo, onde tem lugar os processos de megasporogênese. Durante a formação do saco embrionário, o nucelo é total ou parcialmente consumido. O óvulo varia também com relação ao tamanho do nucelo. Ele é chamado crassinucelado quando o nucelo é bem desenvolvido e tenuinucelado quando é pouco desenvolvido. Os óvulos tenuinucelados ocorrem nas famílias mais evoluídas.

Funículo é um pedúnculo, em geral curto, que une o óvulo à placenta. A região onde o nucelo, tegumento(s) e funículo confluem é chamada calaza; nessa região geralmente, termina o feixe vascular que atravessa o funículo.

Durante o seu desenvolvimento, o óvulo pode permanecer reto (óvulo ortótropo) e, nesse caso, o funículo, calaza e a micrópila situam-se numa mesma linha reta. O óvulo mais comumente, torna-se curvo (óvulo anátropo) e nesse caso o óvulo sofre uma rotação de 180° , fazendo com que a micrópila aproxime-se do funículo. Entre esses dois tipos há vários outros intermediários. Devido à ocorrência de óvulos ortótropos em gimnospermas, este tipo é considerado por alguns autores como sendo mais primitivo, porém nas angiospermas primitivas ocorrem os óvulos anátropos, sendo estes considerados para as angiospermas como primitivos.

ESTAMES.

O estame é um microsporófilo, ou seja, uma folha modificada, que transporta os microsporângios (ou sacos polínicos). Na maioria das angiospermas, o estame está diferenciado em filete e antera. A antera, na maioria dos casos, está formada por duas tecas: cada uma contém dois microsporângios.

O filete mostra uma epiderme uniestratificada, com cutícula e em certas espécies tricomas. O tecido fundamental é constituído por parênquima com poucos espaços intercelulares. Centralmente ocorre um feixe vascular nos grupos mais evoluídos e três nos mais primitivos. O filete termina no conectivo, o qual une as tecas e é constituído por tecido parenquimático e por onde o feixe vascular passa.

A antera, na maioria dos casos, está formada por duas tecas: cada uma contém dois microsporângios separados, entre si, por um tecido geralmente parenquimático. A parede da antera madura (Fig. 23d) acha-se constituída, de dentro para fora, pelos seguintes estratos celulares:

Tapete é o estrato mais interno e circunda diretamente o tecido esporógeno. Acha-se formado por uma única camada de células, caracterizadas por um citoplasma denso, apresentando um ou mais núcleos. Tem por função

nutrir os micrósporos, contribuindo ainda para a formação de parede destes, sendo consumido totalmente durante o processo de formação do grão-de-pólen. Segundo seu comportamento, reconhecem-se dois tipos de tapete: o secretor, em que as paredes celulares permanecem intactas e "*in situ*" e o ameboidal, em que as paredes celulares desintegram-se, de modo que os constituintes celulares de todas as células fundem-se, formando uma massa que rodeia por completo os micrósporos. O tipo secretor é o mais comum. Camada intermediária é constituída, em geral, por uma única camada e tem curta duração. Entretanto, em certas plantas como *Lilium* sp. formam-se mais camadas, as quais podem persistir na antera madura.

Endotécio (ou camada fibrosa) é típico das anteras que se abrem por uma fenda. A característica mais notável é a ocorrência de espessamentos secundários, na forma de faixas e que, geralmente, estão localizados na parede tangencial interna e nas anticlinais da célula, sendo que a parede tangencial externa permanece delgada. Esses espessamentos formam-se pouco antes da liberação dos grãos-de-pólen e têm por função provocar a deiscência da antera madura. Esta é causada por um processo relacionado com a desidratação das células do endotécio: As paredes não espessadas perdem sua rigidez, enquanto que aquelas providas de espessamentos conservam-na, levando o endotécio a romper-se na região de menor resistência, o estômio, cujas células não apresentam tais espessamentos.

Epiderme é formada por células que se dividem anticlinalmente para acompanhar o aumento do tecido interno. Na antera madura, ela persiste como uma camada achatada, junto ao endotécio, podendo apresentar estômatos.

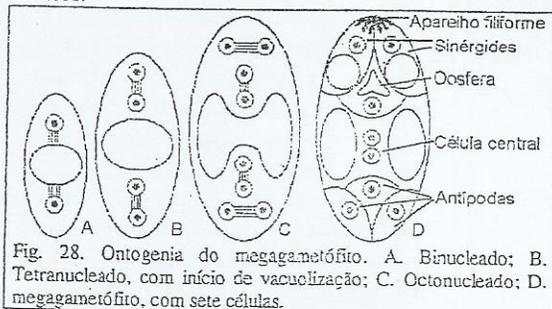
MEGASPOROGÊNESE E MEGAGAMETOGÊNESE.

Nas Angiospermas, a folha carpelar (megasporófilo) dobra-se e encerrando em seu interior os óvulos. O óvulo é o sítio de formação dos megásporos, a partir dos quais desenvolve-se o megagametófito.

A ontogênese do óvulo é mostrada na fig. 23. O óvulo emerge da placenta como uma protuberância cônica. O aparecimento do(s) tegumento(s) delimita o megasporângio, também chamado nucelo, no qual diferencia-se a célula arquesporial.

A megasporogênese (Fig. 23 A-I) é o processo de formação dos megásporos haplóides. No nucelo diferencia-se a célula-mãe de megásporos (megasporócitos), diplóide, de tamanho maior que as circundantes, com citoplasma denso e núcleo proeminente. Na maioria das Angiospermas, apenas um megásporo permanece funcional e os outros degeneram, mas variações no processo (Fig. 27) que leva à formação do megagametófito. Em 75% das angiospermas,

este é do tipo *Polygonum* (descrito pela primeira vez no gênero *Polygonum*), também chamado monospórico, pois resulta de apenas um dos quatro megásporos resultantes da meiose.



O megásporo funcional, mais comumente aquele voltado para a calaza, aumenta de volume nutrindo-se do tecido do nucelo e seu núcleo sofre três divisões mitóticas originando oito núcleos haplóides mergulhados no único citoplasma (célula cenocítica). Até esta fase, o megagametófito é chamado de saco embrionário. Após a primeira divisão, os dois núcleos resultantes do núcleo do megásporo dirigem-se para cada um dos pólos da célula. As outras duas divisões ocorrem nos pólos, originando, portanto, quatro núcleos em cada pólo. Dois destes núcleos (1 de cada pólo) migram para a região central da célula. Posteriormente ocorre a celularização, originando sete células. As três células situadas no extremo micropilar, formam o aparelho oosférico, constituído pela oosfera, que é o gameta feminino e duas sinérgides. Estas sinérgides apresentam na parte superior uma estrutura chamada de aparelho fibrilar (projeções da parede da sinérgide) e são consideradas, por alguns autores, como o vestígio das células que em grupos ancestrais formaram o colo dos arquegônios. No extremo calazal do saco embrionário estão três células, as antípodas, que, segundo os filogenistas, podem ser homólogas às células vegetativas do megagametófito dos ancestrais das angiospermas. Entre esses dois grupos de células, está a célula mediana ou central, que contém dois núcleos polares (que vieram dos pólos da célula cenocítica, inicialmente formada). Os dois núcleos podem se fundir antes da fecundação. De qualquer maneira, a célula mediana é a única célula diplóide ($n+n$) do megagametófito; as demais são haplóides (Fig. 28).

Deve ser lembrado, que a fase de núcleos livres (célula cenocítica) acima mencionada é homóloga àquela que se observa no megásporo de *Selaginella* e no óvulo das gimnospermas. Em gimnosperma, formam-se até 3.000 núcleos. Em angiospermas, em geral, apenas oito e, portanto, aqui ocorre o extremo da redução.

Como já foi dito, nem todas as espécies apresentam um megagametófito com sete células e nem seguem o mesmo padrão de desenvolvimento descrito. Contudo, o

megagametófito maduro deve conter no mínimo uma oosfera e um núcleo polar.

MICROSPOROGENESE E MICROGAMETOGÊNESE.

O estame é um microsporófilo, ou seja, uma folha modificada, que transporta os microsporângios ou sacos polínicos. A antera, na maioria dos casos, está formada por duas tecas: cada uma contém dois microsporângios. Estes são encarregados de produzir os microsporos a partir de um tecido esporógeno especial, constituído pelas células-mãe de microsporos (microsporócitos).

No primórdio de estame, a antera acha-se constituída pelo meristema fundamental circundado pela protoderme (Fig. 23a). Durante seu desenvolvimento a antera adquire um contorno tetralobado e em cada lóbulo diferencia-se, sub-epidermicamente, as células arquesporais, compreendendo em geral várias fileiras verticais. As células arquesporais são reconhecidas pelo seu maior tamanho, alongamento radial e núcleo proeminente. Tais células dividem-se periclinalmente dando origem, externamente, à camada parietal primária e, internamente, ao tecido esporógeno primário. As células da camada parietal sofrem novas divisões periclinais e anticlinalis originando a paredo da antera, cujo número de camadas é variável. As células esporogênicas funcionam, diretamente ou após algumas divisões mitóticas, como células-mãe de microsporos (ou microsporócitos) e do tapete (Fig. 23b-c).

A microsporangênese (Fig. 23-e-o) é o processo que leva à formação de microsporos. Enquanto a parede do microsporângio está sendo formada (endotécio e camadas intermediárias), as células-mãe de microsporos, que são diplóides, aumentam de volume e sofrem meiose, originando quatro microsporos haplóides. Estes, em conjunto, formam a tétrade de microsporos. Antes da divisão mitótica, a parede primária do microsporócito é substituída por camadas de calose e, no final da divisão, cada microsporo está revestido por calose não apresentando conexões protoplasmáticas com os demais. São reconhecidos dois tipos de formação de parede durante a microsporangênese (Fig. 29). No tipo sucessivo, a citocinese ocorre após cada divisão meiótica, formando uma díade ao fim da primeira divisão e uma tétrade de microsporos ao fim da meiose (Fig. 29 A-E), como ocorre em muitas monocotiledôneas (*Zea mays* - Poaceae). No tipo chamado de simultâneo formam-se, ao mesmo tempo, no final da meiose quatro microsporos (Fig. 29 F-I); este tipo é comum em dicotiledôneas (ex.: *Melilotus alba* - Fabaceae).

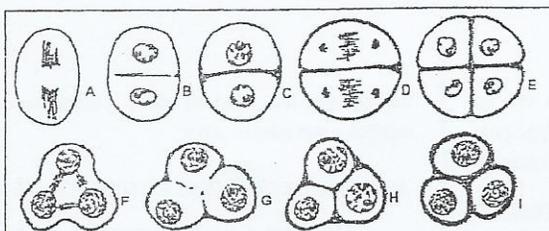


Fig. 29. Tipos de formação da tetrade de microsporos. A-E. Tipo sucessivo: F-I. Tipo simultâneo. Retirado de Fahn (1974).

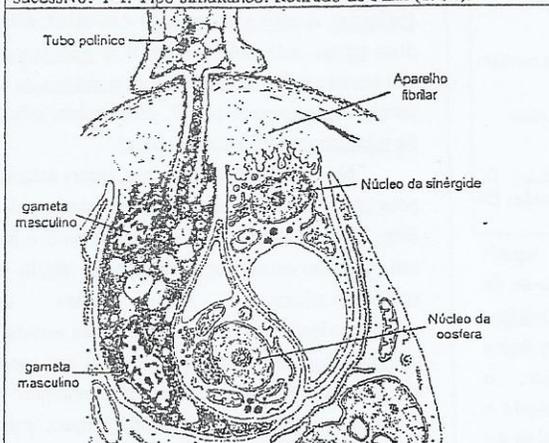


Fig. 30. Diagrama de eletronicografia da entrada do tubo polínico, descarregando os gametas.

Nas angiospermas (Fig. 20), o microsporo sofre duas divisões mitóticas, originando três células, sendo que duas são gaméticas. A primeira divisão mitótica resulta em duas células de tamanhos diferentes: a maior, chamada célula vegetativa (sifonogênica), é responsável pela formação do tubo polínico e a menor, chamada célula geradora (anteriorial), origina os gametas. A célula geradora está inicialmente ligada à parede do grão-de-pólen. Posteriormente ela se destaca, torna-se esférica e fica envolta pelo citoplasma da célula vegetativa. Ela, então, se divide dando origem a duas células gaméticas. Esta segunda divisão mitótica pode ocorrer ainda no grão-de-pólen não germinado (Fig. 23 e-m) ou, mais comumente, quando este já formou o tubo polínico (Fig. 23 o-n).

A parede do pólen é formada pela exina e intina. A exina, por sua vez, é formada pela sexina, porção esculpura mais externa e pela nexina, mais interna. A sexina tem projeções, as báculas, que se alargam no ápice, e em alguns grupos se unem formando o chamado teto. A intina, situada internamente, é de natureza pectico-celulósica. A exina externa, é de natureza mais complexa, sendo constituída de esporopolenina (polímeros de carotenóides ou de ésteres de carotenóides). É provavelmente o composto orgânico mais resistente que se conhece, o que faz dos pólenes um importante elemento em Paleobotânica. A esporopolenina é sintetizada no tapete e citoplasma dos microsporos.

A célula vegetativa forma o tubo polínico. A parede deste deposita-se internamente à intina e o citoplasma acumula-se na região sub-apical do tubo. A região apical do tubo está desprovida de organelas e contém numerosas vesículas, derivadas de dicitiossomas e estão relacionadas com a síntese da parede.

O pólen geralmente tem aberturas ou poros, que são áreas mais delgadas da exina e através das quais o tubo polínico emerge durante a germinação. Além disso, permitem também as mudanças de volume do grão, tornando possível a sua acomodação às variações de umidade. As aberturas podem ser circulares (poros) ou semelhantes a sulcos (colpos) ou a associação de ambos (colporos). O número de aberturas também é variável, ocorrendo apenas uma nas monocotiledôneas e na maioria das Ranales e três ou mais nas dicotiledôneas.

Além das aberturas e da estratificação da parede, são também variáveis a ornamentação da exina, a forma e o tamanho do grão. Disso resultam numerosos tipos de grãos, conferindo-lhes valor como caráter taxionômico. As ornamentações elaboradas estão relacionadas com a polinização entomófila, enquanto que os grãos lisos são característicos de plantas anemófilas.

A parede do pólen transporta proteínas, citando-se entre estas as proteínas alergógenas e as que atuam ainda no reconhecimento de pistilos de plantas geneticamente compatíveis. As proteínas presentes nos pólenes de plantas incompatíveis induzem a formação de um tampão de calose no estigma ou estilete, impedindo o crescimento do tubo polínico.

A unidade polínica é a forma de como o pólen encontra-se agrupado no lóculo da antera madura, forma essa na qual ele é dispersado. Na maioria das espécies, os grãos apresentam-se isolados ou em mônades, mas em cerca de cinquenta e cinco famílias de angiospermas eles formam unidades polínicas maiores: díades, tétrades, políades, másculas e polínios. Depois das mônades, as tétrades são as unidades mais comuns. As políades resultam do agrupamento de um número definido (múltiplo de 4) de grãos-de-pólen. As másculas resultam de um número grande e indefinido de grãos-de-pólen. Os polínios reúnem todos os grãos-de-pólen de um ou mais lóculos de uma antera. As másculas e polínios são as unidades polínicas mais evoluídas.

POLINIZAÇÃO E FECUNDAÇÃO.

O primeiro passo para a fecundação é a entrada dos gametas masculinos no megagametófito. Para que ocorra a fecundação, primeiramente o grão-de-pólen deve ser levado até o estigma. Este processo é conhecido como polinização e é efetuado por agentes polinizadores (animais, vento,

etc.). O grão-de-pólen é retido no estigma pela ação de um líquido exsudado das papilas estigmáticas; o exsudato proporciona um meio adequado para a germinação do grão-de-pólen, provendo-o de água e nutrientes (açúcares, lipídios e substâncias protéicas).

O tubo polínico atravessa o estilete digerindo a camada péctica das células do tecido transmissor (estilete sólido - dicotiledôneas) ou deslocando-se sobre a epiderme glandular do canal do estilete (estilete aberto - monocotiledôneas) e chega até o óvulo, penetrando nele geralmente através da micrópila. Uma vez no óvulo, o tubo polínico atravessa o aparelho filiforme (projeções da parede da sinérgide no lado micropilar) de uma das sinérgides. As sinérgides têm por função receber o tubo polínico (Fig. 30). A membrana plasmática da sinérgide que recebeu o tubo degenera e um dos gametas entra em contato com a membrana plasmática da oosfera e o outro com a da célula mediana. Os núcleos gaméticos, após a fusão das membranas plasmáticas, são levados então passivamente pela corrente citoplasmática em direção ao núcleo da oosfera ou da célula mediana. A fusão de um dos gametas masculinos com o núcleo da oosfera resulta no zigoto ($2n$), que, por divisões mitóticas, dará o embrião. O outro gameta masculino funde-se aos núcleos polares formando o núcleo endospermico primário, que é triploide ($3n$) e, por divisões sucessivas dará o endosperma, o tecido nutritivo do embrião das angiospermas. Após a fecundação, salvo exceções, as antípodas degeneram. É importante lembrar que a presença do endosperma é um caráter de angiospermia, isto é, é específico das angiospermas. A dupla fecundação com formação de endosperma é pois, um importante caráter de angiospermia. Em *Ephedra* há dupla fecundação, mas o segundo núcleo fecundado produz embrião extra-numerário e não endosperma.

Após a fecundação, o óvulo transforma-se em semente. A oosfera fecundada por meio de uma série de divisões celulares e nucleares forma um conjunto de células, cujo número varia, bem como o grau de organização, dependendo do tipo de planta. Esse conjunto de células é o jovem embrião do esporófito, ou melhor, o pró-embrião da próxima geração, o chamado germe da semente. Em algumas angiospermas, como por exemplo as orquídeas, o embrião entra num período de dormência após o desenvolvimento de poucas células. Na maioria das angiospermas, o embrião se desenvolve dando origem a uma estrutura constituída do eixo hipocótilo-radicular, dos cotilédones e da plúmula.

CONSIDERAÇÕES FINAIS (FIG. 9-10 E 23).

As angiospermas mostram vários avanços em relação a seus ancestrais imediatos, as gimnospermas, os quais são, a seguir, mencionados:

1) Houve redução no número de células do megagametófito. Essa redução conduz, provavelmente a uma reprodução mais eficiente, pois menos energia é perdida quando a oosfera não é fecundada.

2) Os óvulos passaram a ficar protegidos. Nas gimnospermas os óvulos nascem na superfície de folhas férteis (megasporófilos), enquanto na angiospermas as folhas férteis (carpelos) dobram-se e as margens fundem-se, encerrando os óvulos em seu interior. Essa mudança trouxe importantes benefícios: a) protege os óvulos contra o dessecamento, ataque de predadores e parasitas; b) a parede do ovário (carpelo) transforma-se na parede do fruto, que tende a proteger a semente, e pode atuar na sua dispersão.

3) A dupla fecundação das angiospermas provavelmente ajuda a fazer um melhor uso das reservas energéticas, pois o óvulo não acumula até que a fecundação tenha ocorrido, enquanto que nas gimnospermas o megagametófito amadurece e armazena reservas antes da fecundação. Se não houver fecundação, desperdiça-se energia.

4) A polinização por animais é mais eficiente daquela feita pelo vento. A rápida expansão das angiospermas deveu-se, em parte, à polinização por insetos.

MENEZES, N. L. & CASTRO, N. M. 2000. Células piramidais apicais dos tegumentos do óvulo em Velloziaceae e suas relações filogenéticas. Bol. Mus. Biol. Mello Leitão (n. Ser) 11/12:49-56.

FLOR: ORGANIZAÇÃO E TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS.

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

As angiospermas constituem uma divisão com a maior diversidade do reino vegetal, contribuindo com cerca de 220.000 espécies das 1,4 milhão descritas entre todos os seres vivos sobre a Terra (Cronquist 1988). Esse grupo só é ultrapassado em número de espécies pelos insetos (cerca de 750.000). As angiospermas representam mais do dobro do número de espécies conhecidas de vírus, monera, fungos, algas, briófitas, pteridófitas e gimnospermas, que perfazem cerca de 108.000 espécies (Wilson 1988).

As angiospermas predominam atualmente em quase todas as latitudes e altitudes terrestres, sendo ultrapassadas pelas Coníferas, nas florestas temperadas dos Estados Unidos e Canadá e pelos líquenes e musgos nas tundras do norte da Europa Oriental.

As angiospermas variam em hábito desde ervas de alguns milímetros como algumas espécies de Lemnaceae, até ervas maiores, lianas, epífitas, arbustos até grandes árvores, com mais de 100 metros de altura como algumas espécies de *Eucalyptus*. Essas plantas são geralmente autótrofas e terrestres, porém várias espécies ou até famílias são saprófitas ou parasitas e outras são aquáticas de águas doces, sendo inclusive o único grupo de plantas vasculares que colonizaram com sucesso o hábitat marinho, como as famílias Ruppiaceae e Hydrocharitaceae.

ORIGEM.

Doyle e Donoghne (1988), utilizando análise cladística, relacionam o grupo das angiospermas com outros grupos que produzem sementes, considerando-o um grupo monofilético, caracterizado por 9 autapomorfias (caracteres que não existiam no grupo ancestral) além de outros caracteres não exclusivos.

Autapomorfias podem ocorrer em partes vegetativas/reprodutivas, sendo as seguintes:

Partes vegetativas: elementos de tubo crivado e células companheiras derivados de mesmas iniciais.

Partes reprodutivas: 1) estames com 2 pares laterais de sacos polínicos. 2) Endotécio hipodermal na antera. 3) Carpelo fechado, com estigma, onde ocorre a germinação do grão-de-pólen. 4) Parede do megásporo sem esporopolenina. 5) Estrutura de parede do grão-de-pólen com ausência de endexina laminada e ectoxina diferenciada em camada do pé, columela e teto. 6) Microgametófito (gametófito masculino ou grão-de-pólen ou andrófito)

Engleriana e está expressa por exemplo na classificação adotada no livro de Joly (1987). Uma das famílias considerada primitiva nesse sistema é

maduro tricelular, ao contrário das 4-5 ou mais células das gimnospermas e sem células estéreis ou protalares. 7) megagametófito geralmente com apenas 7-16 células e sem arquegônios característicos das gimnospermas. 8) Dupla fecundação associada à formação do endosperma.

O conjunto dos caracteres reprodutivos está reunido em estrutura exclusiva desse grupo, a flor, cuja diversidade existente, do Cretáceo até o presente, é o reflexo dos sofisticados sistemas de cruzamentos que estão envolvidos no grupo (Friis *et al.* 1988).

A evolução da flor foi seguramente um dos principais fatores que determinaram o sucesso e a grande diversidade das angiospermas. Portanto, o estudo da estrutura e evolução da flor é de importância capital na elucidação da filogenia e classificação deste grupo de plantas. Infelizmente, o registro fóssil de flores, frutos e sementes é escasso.

A típica flor das angiospermas é monoclina, (monoclino = 1 leito, espécie hermafrodita) com carpelos e estames inseridos no mesmo receptáculo e protegidos por apêndices estéreis, tendo as sépalas usualmente a função de proteção e as pétalas de atração de polinizadores. Os carpelos ocupam a posição central da flor, exceto pela flor de *Lacandonia schismatica* (descrita em 1988), onde os estames ocupam a porção central.

Caracterizar as angiospermas primitivas significa determinar os padrões florais mais antigos e identificá-los com as famílias ou gêneros a que pertencem, sendo portanto tais grupos os mais primitivos. A metodologia para tal análise é a associação do estudo dos fósseis e do ambiente onde essas plantas viveram e, mais recentemente, também da análise cladística. Deve-se levar em conta a existência de homologia ou analogia entre as características utilizadas. Os sistemas modernos de classificação das angiospermas tomam como base a presença nos diferentes grupos de caracteres apomórficos (evoluídos), principalmente relacionados com as flores.

Os padrões florais considerados mais primitivos estão expressos através de duas teorias ainda aceitas.

TEORIA DO PSEUDANTO.

Segundo Wettstein (1907), as flores mais primitivas para as angiospermas eram pequenas, unissexuais e anemófilas. Tal posição foi aceita pela escola

Chloranthaceae. (pertencente ao complexo magnoleídeo). Crane *et al.* (1989) estudaram flores masculinas e pólen do Cretáceo Superior da Suécia e do Cretáceo Inferior dos

Estados Unidos, descrevendo o gênero *Chloranthisenum*, cuja flor é muito semelhante a *Chloranthus*, um dos quatro gêneros de Chloranthaceae. Por outro lado, já haviam sido estudados pólenes de *Ascarina* também do Cretáceo, os quais são muito semelhantes aos de *Hedyosmum*, outro gênero de Chloranthaceae. Tais fósseis mostram a antiguidade das flores aclamídeas e unissexuais.

TEORIA EUANTIAL OU ANTOSTROBILAR.

Proposta por Arber e Parkin em 1907, considera a flor primitiva como possuindo numerosas partes livres, incluindo cálice, corola, androceu e gineceu, distribuídos espiraladamente sobre um receptáculo alongado, perianto vistoso e polinização entomófila. As Magnoliales viventes representam os protótipos desse tipo mais primitivo e tal teoria forma a base para vários sistemas de classificação atuais, como o proposto por Cronquist (1988). Tal padrão floral também é encontrado nos depósitos do Cretáceo, estando entre os mais antigos as flores e frutos de *Archaeanthus*. Apesar da existência de flores aclamídeas muito antigas no registro fóssil, consideramos que o padrão plesiomórfico (primitivo) das flores de angiospermas atuais é aquele definido pela teoria euantial.

A partir do modelo de flor primitiva, as tendências evolutivas gerais se deram nos seguintes sentidos: redução do número de elementos; disposição espiralada dos elementos passando à disposição cíclica; tépalas indiferenciadas passando à diferenciação de cálice e corola; adnação e união dos elementos; mudança de simetria da flor de actinomorfa para zigomorfa; formação de hipanto que gradualmente se funde ao ovário, com passagem do ovário súpero para ovário ínfero e reunião de flores em inflorescências.

Deve-se levar em consideração que os vários caracteres referidos evoluem independentemente. Desse modo, para se determinar o grau de evolução de um táxon (qualquer grupo taxonômico) devem ser associados o conjunto dos caracteres plesiomórficos e apomórficos.

Como referido anteriormente, o avanço das angiospermas em relação às gimnospermas está intimamente relacionado ao aparecimento de uma estrutura nova - a flor.

ONTOGÊNESE.

A flor começa o seu desenvolvimento da mesma forma que as folhas, ou seja, por divisões periclinais de células meristemáticas situadas abaixo das camadas externas do ápice da gema. Por crescimento contínuo e diferenciação das protuberâncias formadas, os vários órgãos florais são formados. Entretanto, diferentemente das gemas vegetativas que se desenvolvem em um ramo com nós e

internós, cada flor individual é um ramo curto, cujas várias partes, quando totalmente desenvolvidas, não são separadas por internós.

A flor é um órgão constituído por um eixo caulinar de crescimento limitado (receptáculo), que porta apêndices estéreis (sépalas e pétalas) e apêndices férteis (estames e carpelos). O receptáculo é geralmente plano, porém, em algumas famílias, pode ser côncavo ou convexo. A flor é sustentada pelo pedicelo, que é um eixo caulinar que nasce na axila de uma ou mais brácteas (folha modificada associada às flores ou inflorescências) (Fig. 1).

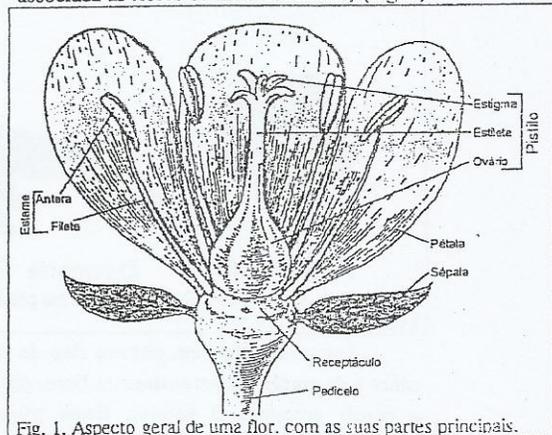


Fig. 1. Aspecto geral de uma flor, com as suas partes principais.

PERIANTO.

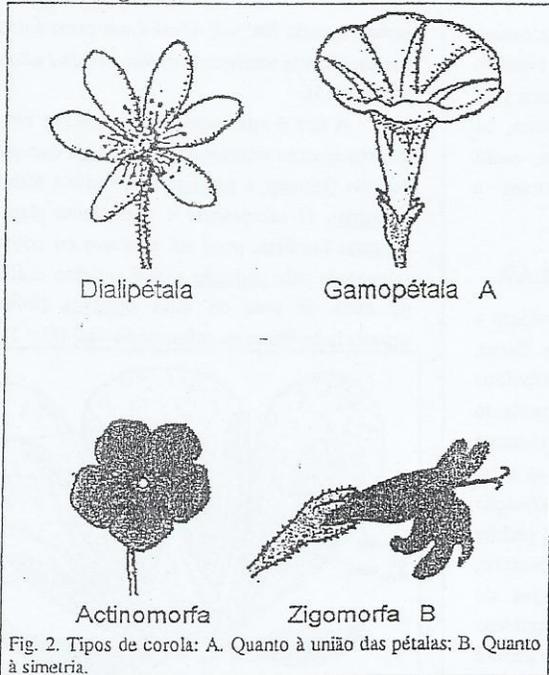
Os apêndices florais mais externos são estéreis e constituem o perianto, sendo formado pelas sépalas e pétalas.

O conjunto das sépalas forma o cálice que é geralmente verde e envolve, nos estágios iniciais, as outras partes do botão floral. As sépalas podem ser livres entre si e o cálice é denominado dialissépalo, ou podem ser unidas entre si sendo o cálice então gamossépalo.

Internamente ao cálice forma-se a corola, que pode ser definida como o conjunto das pétalas. Estas geralmente têm textura mais delicada que as sépalas e apresentam diferentes cores. Pouquíssimas espécies possuem pétalas verdes ou negras. Os diferentes formatos e cores da corola estão muito relacionados aos diferentes polinizadores das angiospermas. Da mesma forma que o cálice, a corola pode apresentar as pétalas livres entre si: corola dialipétala ou as pétalas unidas: corola gamopétala (Fig. 2 A). As pétalas podem se apresentar com diferentes arranjos, determinando diferentes formas das corolas que podem variar nas famílias e gêneros das angiospermas.

Na corola das angiospermas pode ser traçado mais de um plano de simetria sendo a flor então denominada actinomorfa. Em se traçando um só plano de simetria a flor é zigomorfa. Existe na família Marantaceae as flores

assimétricas, onde não podem ser traçados planos de simetria (Fig. 2 B).



Em geral existe um número fixo de elementos do cálice e da corola. Assim existem as flores dímeras quando a corola apresenta 2 pétalas; flores trímeras quando apresentam 3 pétalas; flores tetrâmeras quando apresentam 4 pétalas ou múltiplo de 4; flores pentâmeras quando apresentam 5 pétalas ou múltiplo de 5 e flores hexâmeras quando possuem 6 pétalas. Enquanto as flores trímeras ocorrem principalmente nas Monocotiledôneas, as flores dímeras, tetrâmeras e pentâmeras são mais comuns nas eudicotiledôneas (Fig. 3 A).

Quando se analisa o perianto das angiospermas verifica-se que nem sempre cálice e corola estão presentes na mesma flor e tal fato recebe nomes especiais. Se a flor não possui cálice e nem corola é uma flor aclamídea (neste caso ocorrem apenas as estruturas de reprodução); se possui apenas o cálice é uma flor monoclamídea e se possui cálice e corola é uma flor diclamídea. Quando a flor possui as sépalas e pétalas muito diferentes entre si em textura e coloração, a flor é diclamídea heteroclamídea, como ocorre na maioria das eudicotiledôneas. Por outro lado, as sépalas e pétalas podem ser semelhantes em coloração e textura e, neste caso, as flores são diclamídeas homoclamídeas (Fig. 3 B) e as peças chamam-se tépalas.

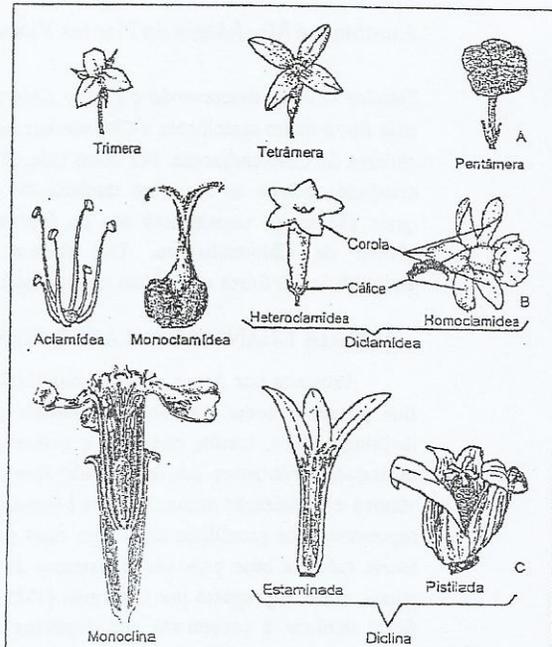


Fig. 3. A. Flores quanto ao número de peças do perianto; B. Quanto à diferenciação das peças do perianto; C. Flores quanto a dimorfismo sexual.

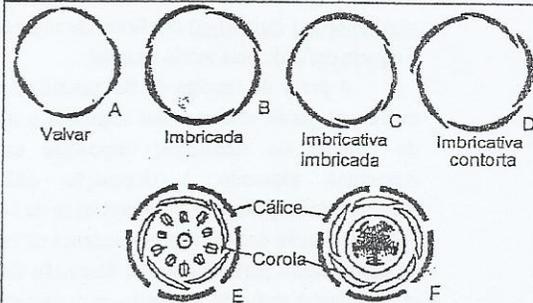


Fig. 4. Prefloração. A-D. Tipos de prefloração. E. Flor estaminada apresentando prefloração do cálice valvar e da corola imbricativa contorta; F. Flor pistilada apresentando prefloração do cálice valvar e da corola imbricativa contorta.

A flor jovem encontra-se no estágio de botão floral. Nesta fase é possível a análise da prefloração do cálice e ou da corola. A prefloração é a disposição que as sépalas ou pétalas tomam no botão floral. As sépalas podem apenas se tocar e a prefloração do cálice é valvar ou uma sépala pode recobrir a outra, tendo-se então uma prefloração imbricativa. Se cada sépala recobre a seguinte e é recoberta pela anterior a prefloração é imbricativa contorcida (ou contorta), se, no entanto, existe uma das sépalas totalmente interna e outra sépala totalmente externa e as restantes se recobrem e são recobertas tem-se uma prefloração imbricativa imbricada. Tal conjunto de denominações é válido também para a prefloração da corola (Fig. 4).

Durante a maturação da flor, essa passa do estágio de botão para a ântese, que pode ser definida como o momento de abertura do botão floral.

A tendência geral na evolução do perianto foi passar do ancestral com perigônio de tépalas numerosas, indiferenciadas, para as flores com perianto composto por dois ciclos distintos: cálice e corola. As sépalas são sempre homólogas às tépalas de um perianto primitivo indiferenciado; as pétalas podem ter duas origens diferentes: algumas são tépalas modificadas, outras são estaminódios (estames modificados, estéreis). Exemplos interessantes que ilustram essas tendências são encontrados em *Magnolia*, gênero onde tem-se todos os estágios de transição, desde espécies com perianto indiferenciado até espécies com um ciclo de sépalas muito distintas do ciclo de pétalas. Em espécies de *Nymphaea* (Nymphaeaceae), encontramos, numa única flor, a transição completa entre estames, estaminódios e pétalas (Fig. 5).

Ao longo da evolução verificou-se a tendência de redução do número de elementos do perianto (indefinido na flor primitiva, regular nas flores avançadas) e estabeleceram-se tendências para fixação de flores trímeras principalmente em famílias primitivas do complexo magnoleídic (Annonaceae, Lauraceae, Magnoliaceae) e na maioria das monocotiledôneas; e de flores dímeras, tetrâmeras e pentâmeras na maioria das eudicotiledôneas. Redução externa do perianto aconteceu nas plantas com flores monoclamídeas (as quais possuem apenas cálice) ou nas flores aclamídeas (sem perianto).

A tendência à fusão dos elementos levou ao aparecimento de flores com cálice gamossépalo e/ou com corola gamopétala. As corolas gamopétalas iniciais eram provavelmente de simetria actinomorfa e a partir delas evoluíram as flores zigomorfas (Fig. 6). Estas tendências evolutivas provavelmente ocorreram em resposta às pressões seletivas no sentido de aumentar a variedade de mecanismos de polinizadores especializados.

A evolução do perianto pode ser perfeitamente acompanhada pelo registro fóssil, onde se verifica que a partir de flores aclamídeas e diclamídeas homoclamídeas do Cretáceo, foram aparecendo os diferentes padrões florais, sendo que as flores zigomorfas e com longos tubos apareceram somente após o Terciário (Fig. 7).

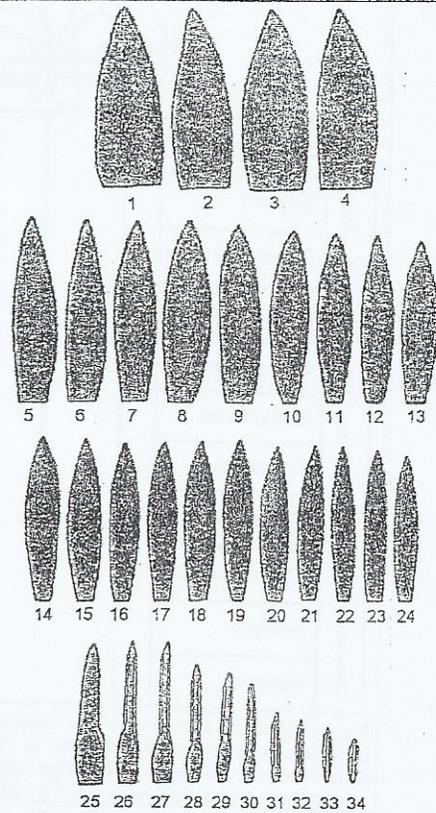


Fig. 5. Transição das partes florais de nenúfar (*Nymphaea* sp., Nymphaeaceae). 1-4. Estruturas sepaloídes; 5-24. Estruturas petaloídes; 25-34. Estames.

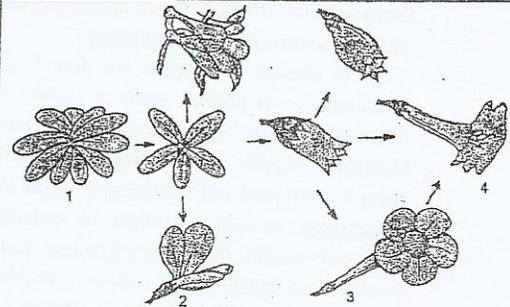


Fig. 6. Variação morfológica evolutiva da corola das angiospermas. 1. Sem diferenciação entre sépalas e pétalas; 2. Corola dialipétala, com diferenciação de cálice e corola; 3. Corola gamopétala, actinomorfa; 4. Corola gamopétala, zigomorfa.

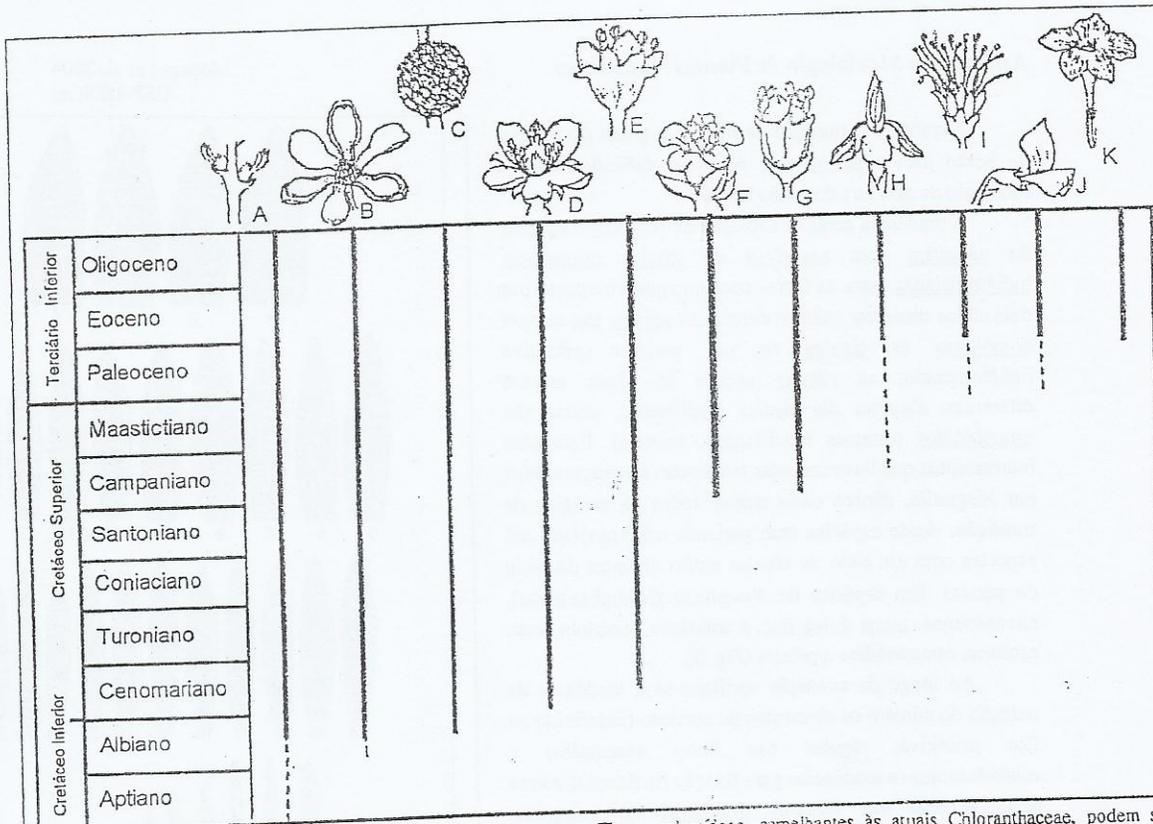


Fig. 7. Época de aparecimento dos diferentes tipos de flores. A. Flores aclamídeas, semelhantes às atuais Chloranthaceae, podem ser masculinas, femininas ou hermafroditas; B. Flores acíclicas tipo *Magnolia* sp. (Magnoliaceae). C. Flores monoclamídeas, diclinas; D. Flores heteroclamídeas, actinomorfas; E. Flores epíginas, heteroclamídeas; F. Flores gamopétalas; G. Flores epíginas e monoclamídeas; H. Flores zigomorfais; J. Flores papilionáceas; K. Flor funelforme.

ANDROCEU.

Internamente ao perianto, desenvolve-se o androceu, formado pelos estames, que se distribuem em um ou mais verticilos entre o perianto e o gineceu.

O número de estames por flor é variável, desde flores com um só estame, como no gênero *Euphorbia*, até flores com mais de 100 estames como em certas espécies de Myrtaceae. Apesar dessa variação, pode-se relacionar o número de estames com o de pétalas. Assim temos as flores isostêmones, quando o número de estames é igual ao número de pétalas; flores oligostêmones, quando o número de estames é menor do que o número de pétalas; e, flores polistêmones, quando o número de estames é maior do que o número de pétalas (Fig. 9).

Com relação ao número de verticilos do androceu temos flores haplostêmones, quando há somente um verticilo de estames; flores diplostêmones, quando há dois verticilos sendo o externo alternado às pétalas; e, flores obdiplostêmones, quando há dois verticilos sendo o externo oposto às pétalas. Entretanto, observa-se frequentemente a aplicação do termo diplostêmones com a acepção de

androceu ou flor com número de estames correspondendo ao dobro do número de pétalas (Font Quer 1985).

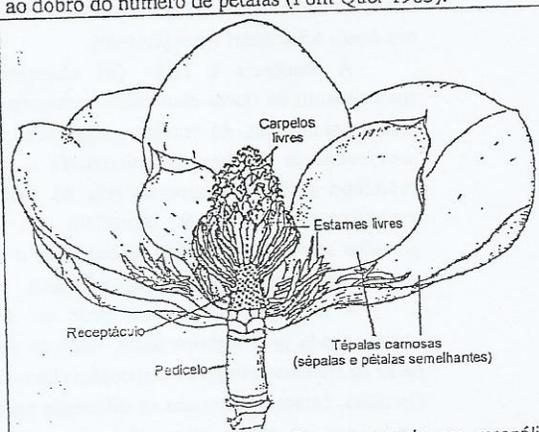


Fig. 8. Padrão floral plesiomórfico, encontrado em magnólia (*Magnolia* sp., Magnoliaceae).

Individualmente, cada estame é formado pelo filete, antera e o conectivo. Classicamente o estame é interpretado como um microsporófilo que porta os microsporângios (sacos polínicos). O filete é a parte estéril do estame, geralmente de forma alongada e que porta em sua porção

apical a antera, a qual tem forma globosa e contém em seu interior geralmente quatro sacos polínicos, sendo um anterior e outro posterior. Estes juntos formam uma teca. A porção estéril que se situa entre as duas tecas é o conectivo (Fig. 10).

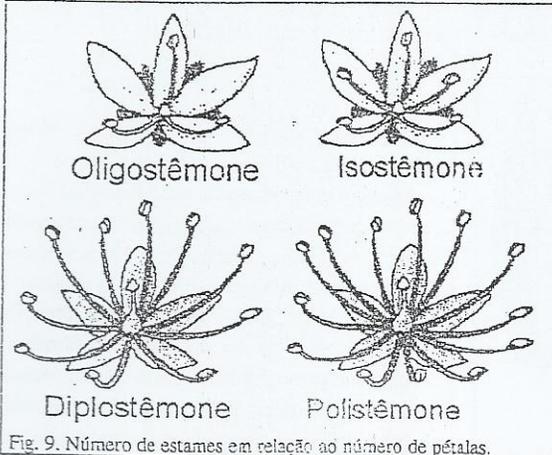


Fig. 9. Número de estames em relação ao número de pétalas.

Os estames podem ser livres entre si ou unir-se através dos filetes formando um ou vários grupos, sendo tal fenômeno denominado adelfia. (Fig. 10-B). Os filetes são denominados monadelfos quando todos estão unidos em um só grupo; diadelfos quando unidos em dois grupos ou poliadelfos quando formam muitos grupos. As anteras são geralmente livres entre si, porém em algumas famílias como as Asteraceae, podem estar unidas e tal situação denomina-se sinanteria (Fig. 10-B).

Os diferentes círculos de elementos do perianto, do androceu e do gineceu dispõem-se de forma alternada; normalmente as sépalas são alternas com as pétalas e estas com o primeiro círculo de estames e assim por diante. Essa disposição espacial é importante para a taxionomia e filogenia pois a perda dessa alternância implica na supressão de um ou mais círculos de elementos. É importante verificar em cada flor se os estames são opostos ou alternos com as pétalas. Como exemplo pode-se citar o fato de todas as Asteridae (uma subclasse das eudicotiledôneas) possuírem estames alternos com as pétalas (Fig. 11).

Os estames podem estar inseridos no receptáculo, sendo então denominados estames livres desde a base, ou inseridos nas pétalas, denominados, então, epipétalos.

O filete pode unir-se à antera pela base - antera basifixa, pelo dorso - antera dorsifixa ou mais raramente pelo ápice - antera apicefixa.

Como já foi dito, o interior das anteras é ocupado geralmente por 4 sacos polínicos (microsporângios ou androsporângios) onde se formam os microsporos e cada um deles forma a sua própria parede, a esporoderme. Em muitas espécies, os grãos-de-pólen são liberados em estado

bicelular (microgametófito ou gametófito masculino jovem); em outras espécies, no entanto, a formação dos dois gametas é anterior à liberação do grão-de-pólen. A liberação do grão-de-pólen se dá através da deiscência da teca que pode ser por uma fenda longitudinal (deiscência longitudinal ou rimosa); ou por poros localizados geralmente na porção apical da teca (deiscência poricida); ou por uma ou duas valvas em cada teca (deiscência valvar). Esse último caso é o mais raro e ocorre especialmente em Lauraceae e Monimiaceae (Fig. 13).

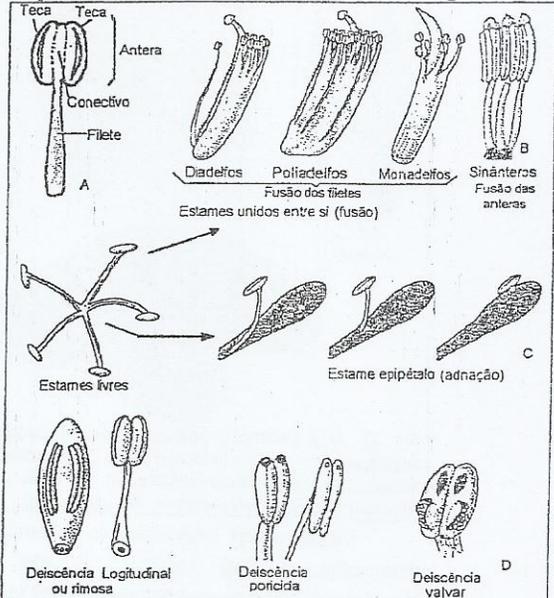


Fig. 10. A. Partes do estame. B. Androceu quanto à união dos estames pelos filetes e pelas anteras. C. Androceu quanto a adnação, isto é, união dos estames com as pétalas. D. Tipos de deiscência da antera. O tipo primitivo é a longitudinal com três nervuras no estames e depois derivou-se para o tipo laminar com uma só nervura. A poricida e valvar são tipos derivados.

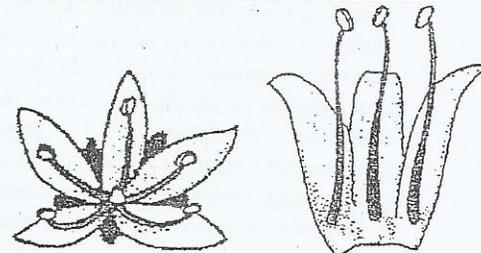


Fig. 11. Posição dos estames em relação às pétalas.

A grande maioria das angiospermas (96%) tem estames com filete fino com 1 nervura e uma antera no ápice, biteca, de deiscência longitudinal. Entretanto, os estames de vários táxons, como *Austrobaileya*, *Himantandra*, *Degeneria* e *Magnolia*, consistem de uma estrutura larga, achatada, geralmente com 3 nervuras, portando numa das faces 2 tecas superficiais "imersas" (Fig.

apical a antera, a qual tem forma globosa e contém em seu interior geralmente quatro sacos polínicos, sendo um anterior e outro posterior. Estes juntos formam uma teca. A porção estéril que se situa entre as duas tecas é o conectivo (Fig. 10).

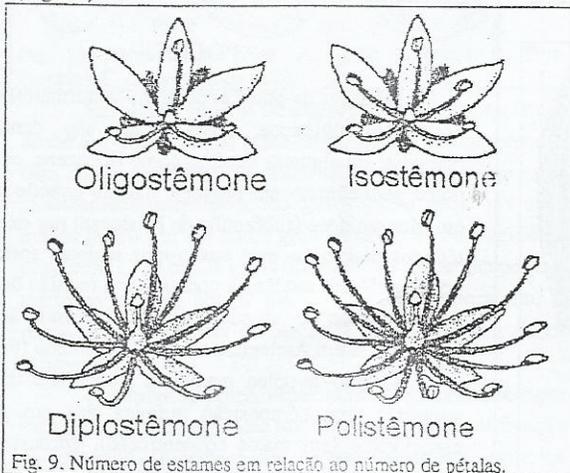


Fig. 9. Número de estames em relação ao número de pétalas.

Os estames podem ser livres entre si ou unir-se através dos filetes formando um ou vários grupos, sendo tal fenômeno denominado adelfia. (Fig. 10-B). Os filetes são denominados monadelfos quando todos estão unidos em um só grupo; diadelfos quando unidos em dois grupos ou poliadelfos quando formam muitos grupos. As anteras são geralmente livres entre si, porém em algumas famílias como as Asteraceae, podem estar unidas e tal situação denomina-se sinanteria (Fig. 10-B).

Os diferentes círculos de elementos do perianto, do androceu e do gineceu dispõem-se de forma alternada; normalmente as sépalas são alternas com as pétalas e estas com o primeiro círculo de estames e assim por diante. Essa disposição espacial é importante para a taxionomia e filogenia pois a perda dessa alternância implica na supressão de um ou mais círculos de elementos. É importante verificar em cada flor se os estames são opostos ou alternos com as pétalas. Como exemplo pode-se citar o fato de todas as Asteridae (uma subclasse das eudicotiledôneas) possuem estames alternos com as pétalas (Fig. 11).

Os estames podem estar inseridos no receptáculo, sendo então denominados estames livres desde a base, ou inseridos nas pétalas, denominados, então, epipétalos.

O filete pode unir-se à antera pela base - antera basifixa, pelo dorso - antera dorsifixa ou mais raramente pelo ápice - antera apicefixa.

Como já foi dito, o interior das anteras é ocupado geralmente por 4 sacos polínicos (microsporângios ou androsporângios) onde se formam os micrósporos e cada um deles forma a sua própria parede, a esporoderme. Em muitas espécies, os grãos-de-pólen são liberados em estado

bicelular (microgametófito ou gametófito masculino jovem); em outras espécies, no entanto, a formação dos dois gametas é anterior à liberação do grão-de-pólen. A liberação do grão-de-pólen se dá através da deiscência da teca que pode ser por uma fenda longitudinal (deiscência longitudinal ou rimosa); ou por poros localizados geralmente na porção apical da teca (deiscência poricida); ou por uma ou duas valvas em cada teca (deiscência valvar). Esse último caso é o mais raro e ocorre especialmente em Lauraceae e Monimiaceae (Fig. 13).

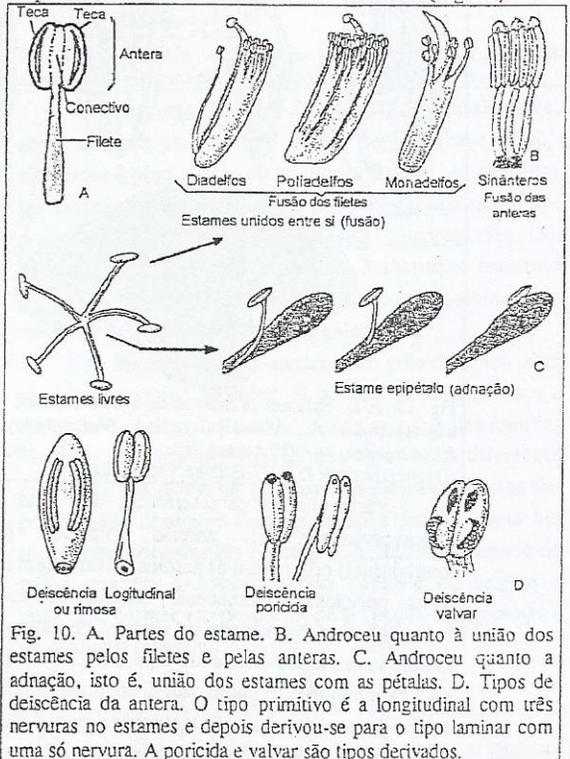


Fig. 10. A. Partes do estame. B. Androceu quanto à união dos estames pelos filetes e pelas anteras. C. Androceu quanto à adnação, isto é, união dos estames com as pétalas. D. Tipos de deiscência da antera. O tipo primitivo é a longitudinal com três nervuras no estames e depois derivou-se para o tipo laminar com uma só nervura. A poricida e valvar são tipos derivados.

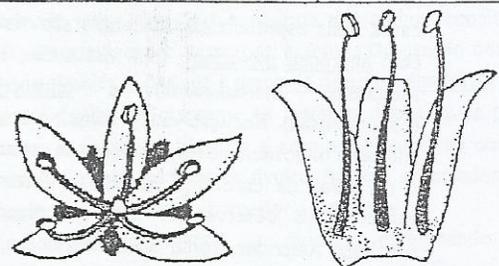
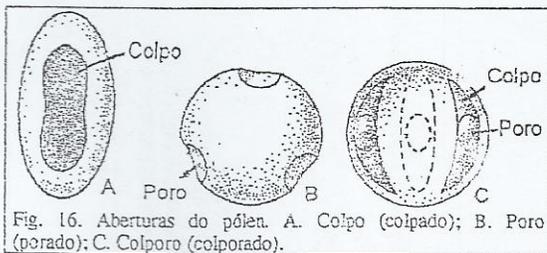


Fig. 11. Posição dos estames em relação às pétalas.

A grande maioria das angiospermas (96%) tem estames com filete fino com 1 nervura e uma antera no ápice, biteca, de deiscência longitudinal. Entretanto, os estames de vários táxons, como *Austrobaileya*, *Himantandra*, *Degeneria* e *Magnolia*, consistem de uma estrutura larga, achatada, geralmente com 3 nervuras, portando numa das faces 2 tecas superficiais "imersas" (Fig.



Em alguns gêneros de angiospermas marinhas, como *Zostera* e *Halodule* os grãos-de-pólen são filamentosos e falta a esporopoleína. O tamanho dos grãos-de-pólen varia consideravelmente, existindo grãos muito pequenos com menos de 10 μm até muito grandes como os de *Cucurbita pepo* com 230 μm . Os grãos filamentosos das angiospermas marinhas podem atingir até 2 mm de comprimento, e representam uma bela adaptação à polinização em flores submersas.

O estudo do pólen, especialmente da exina, fornece uma série de características importantes para a identificação do material estudado. Essas características são, além do tamanho e unidade polínica já discutidos anteriormente, as seguintes: forma, aberturas e ornamentação.

A forma do grão-de-pólen está relacionada com a simetria, polaridade e unidade polínica. Geralmente os grãos-de-pólen possuem simetria radial (com mais de dois planos de simetria) como a maioria das eudicotiledôneas ou simetria bilateral (com dois planos de simetria) como as monocotiledôneas. Geralmente é possível distinguir no grão-de-pólen dois eixos - polar e equatorial - e os pólos - proximal e distal - (Fig. 15). A maioria dos pólenes conhecidos são isopolares, quando o plano equatorial o divide em duas metades iguais. Ao contrário desses, os pólenes heteropolares possuem as duas faces bem distintas com respeito a aberturas, esculturas etc.

De modo geral, a forma do grão é definida em vista equatorial, pela relação entre o eixo polar (P) e o diâmetro equatorial (E). Desse modo, tem-se as seguintes denominações mais gerais: esférico: $P/E = 0,75 - 1,33$; oblato: $P/E = 0,50 - 0,75$; prolato: $P/E = 1,33 - 2,00$. Em vista polar, tem-se a forma do contorno do grão-de-pólen (Fig. 15).

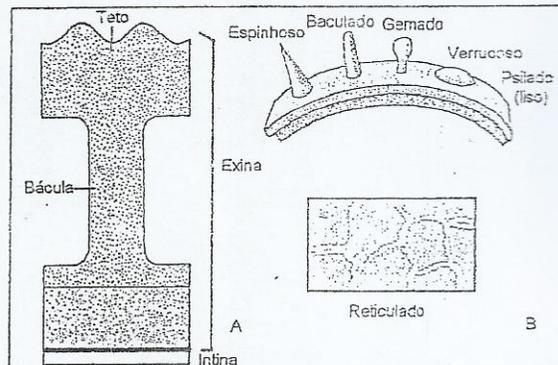


Fig. 17. A. Estrutura da parede do pólen. B. Esquema mostrando esculturas (ornamentação) mais frequentes nas paredes do pólen.

As aberturas são áreas delimitadas no grão-de-pólen, geralmente de parede fina. Podem ser circulares (poro), alongadas (colpo, sulco) ou em forma de anel. As aberturas podem ser simples ou os colpos podem estar associados aos poros, originando aberturas compostas (colporos) (Fig. 16). As eudicotiledôneas têm pólen com 3 aberturas, enquanto nas monocotiledôneas predomina 1 só abertura, assim como no complexo magnoleídico e nas paleoervas.

A importância do estudo do grão-de-pólen está associada a vários aspectos. O pólen é importante para a taxionomia (palinotaxionomia), sendo as diferentes famílias reunidas em euripalinológicas, que apresentam diferenças marcantes aos níveis de gêneros e espécies com grãos-de-pólen muito similares caracterizando a família como um todo, como por exemplo Poaceae e Myrtaceae. O estudo do pólen também é importante no controle da origem e qualidade do mel, em pesquisas de arqueologia e geologia e na medicina (alergias).

GINECEU.

Internamente ao androceu, desenvolve-se o gineceu, formado pelos carpelos. A maioria dos autores considera esta estrutura como homóloga à folha. De acordo com a teoria clássica, o carpelo é derivado de uma folha fértil, que possui óvulos na margem. As margens dobraram-se para dentro e uniram-se entre si e com as margens de outros carpelos; desta maneira os óvulos ficaram encerrados no lóculo, que é o espaço no interior do carpelo.

Morfologicamente, o gineceu compreende as seguintes partes: ovário, estilete e estigma (Fig. 1). O ovário é a porção basal, dilatada e a cavidade interna é o lóculo. O estilete é uma porção geralmente alongada e cilíndrica que une o ovário ao estigma. Este é a porção que é receptiva do grão-de-pólen, tendo geralmente uma superfície pilosa ou rugosa, podendo exsudar substâncias que facilitam a aderência do pólen.

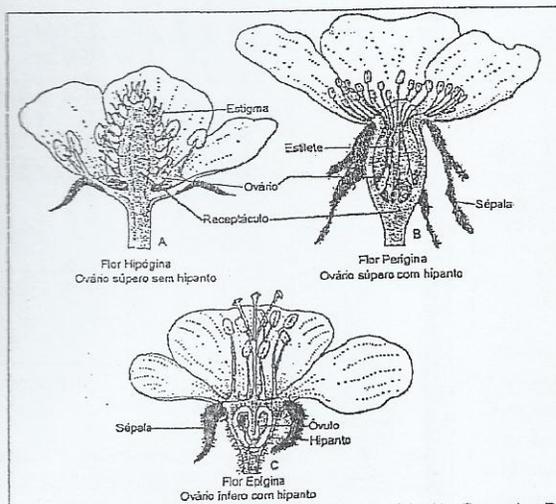


Fig. 18. Tipos de flores quanto à posição do ovário. As flores A e B têm gineceu apocárpico (carpelos livres) e a flor C tem gineceu sincárpico (carpelos unidos).

O gineceu consiste de um ou mais carpelos. Neste último caso, eles podem estar livres entre si, constituindo o gineceu apocárpico, como o das Magnoliaceae (Fig. 8) ou unidos entre si, no todo ou em parte, constituindo o gineceu sincárpico (Fig. 18 C).

A cavidade onde estão encerrados os óvulos é o lóculo e todo gineceu apocárpico é sempre unilocular. No gineceu sincárpico, ao se fazer um corte transversal no ovário, é possível verificar o número de lóculos. Geralmente este número corresponde ao número de carpelos, porém pode existir casos de gineceu com vários carpelos e com um só lóculo (unilocular). Quanto ao número de lóculos, os ovários podem ser: uniloculares, biloculares, triloculares, tetraloculares, pentaloculares.

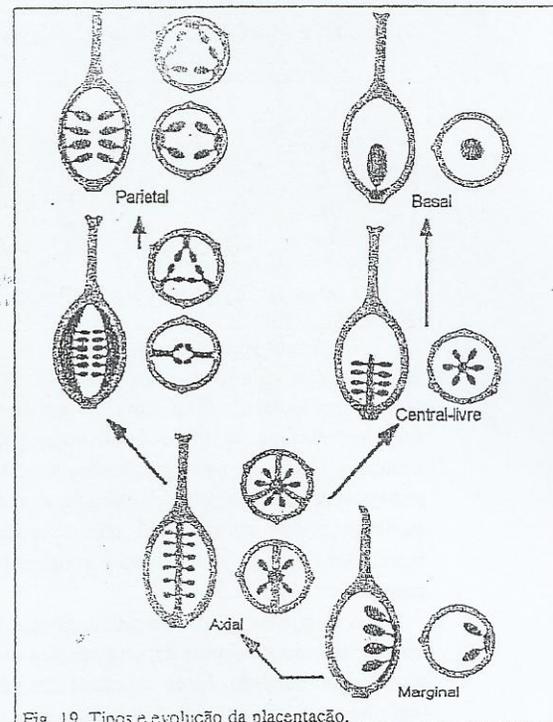


Fig. 19. Tipos e evolução da placentação.

Cada carpelo tem tipicamente duas placentas (região onde se inserem os óvulos). Quando os carpelos se unem formando um gineceu bi-multilocular, as placentas se arranjam na porção central originando uma placentação axilar. Se os óvulos estão presos à parede do ovário ou às suas expansões, em um gineceu sincárpico, temos uma placentação parietal; se no entanto é um gineceu apocárpico, a placentação é laminar. Além desses padrões mais gerais podem haver outros tipos de placentação tais como: placentação central livre exclusiva de ovários uniloculares, quando a placenta ocorre em uma coluna central de tecido; placentação basal quando a placenta se localiza na região basal de um ovário unilocular; placentação apical quando a placenta se localiza na região apical de um ovário unilocular; placentação marginal (sutural) quando a placenta se localiza ao longo da margem do carpelo de um ovário unilocular (Fig. 19 e 20).

O número de óvulos por lóculo do ovário é geralmente um caráter de valor taxionômico principalmente ao nível de famílias ou subfamílias. Assim, por exemplo, as Asteraceae e Poaceae têm sempre um óvulo por lóculo do ovário e as Acanthaceae e Scrophulariaceae, famílias muito próximas filogeneticamente, podem ser diferenciadas pelo pequeno número de óvulos em Acanthaceae e grande número (mais de 40) em Scrophulariaceae.

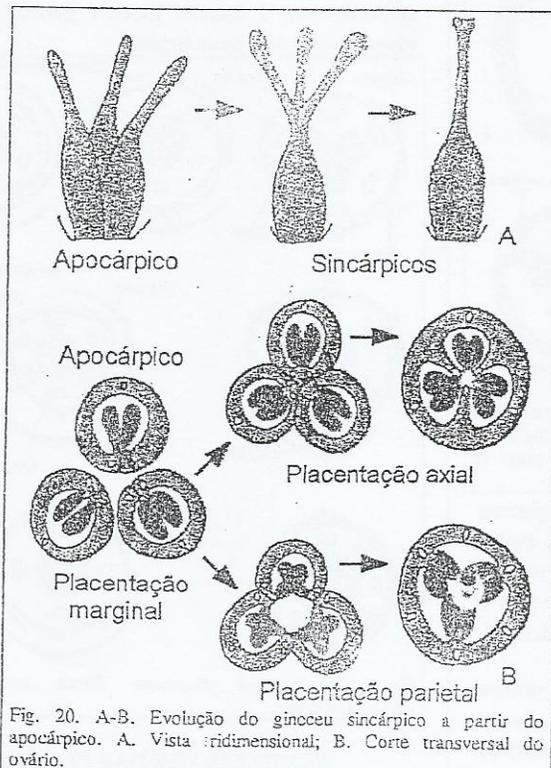


Fig. 20. A-B. Evolução do gineceu sincárpico a partir do apocárpico. A. Vista tridimensional; B. Corte transversal do ovário.

Um importante caráter taxionômico, especialmente ao nível de ordens ou famílias, é a posição do ovário na flor, podendo ser súpero ou ínfero. Dentro das Asteridae, por exemplo, existem nitidamente dois grandes grupos de famílias: as de ovário súpero como Loganiaceae, Bignoniaceae e Lamiaceae e as de ovário ínfero como Rubiaceae e Asteraceae.

A posição do ovário na flor está intimamente associada à presença ou não do hipanto na flor. Hipanto pode ser definido como uma estrutura em forma de urna ou taça que circunda o ovário. Tal estrutura pode estar ausente e neste caso o ovário é súpero (livre) e esta é uma flor hipógina. Quando ocorre, o hipanto pode ser de natureza receptacular (originado do próprio receptáculo em forma de taça) ou apendicular (originado pela fusão de sépalas, pétalas e estames). Duas situações podem acontecer: a) a parede do ovário está livre do hipanto, tem-se então, um ovário súpero (livre), porém, devido à presença do hipanto a flor é perígina ou b) a parede do ovário está soldada à parede do hipanto, tem-se então um ovário ínfero e uma flor epígina (Fig. 20 A-C). A evolução se dá na direção de flores hipóginas - peróginas - epóginas.

No interior do ovário estão os óvulos, que nas angiospermas consiste do megasporângio, rodeado por 1 ou 2 tegumentos e ligados à placenta pelo funículo. A porção superior do tegumento é aberta formando a micrópila. O megagametófito é o saco embrionário, que consta de três

células situadas próximo à micrópila, as duas sinérgides (laterais) e uma oosfera centralmente a estas; três células no extremo oposto (antípodas) e no centro a célula mediana com os dois núcleos polares. (Fig. 21).

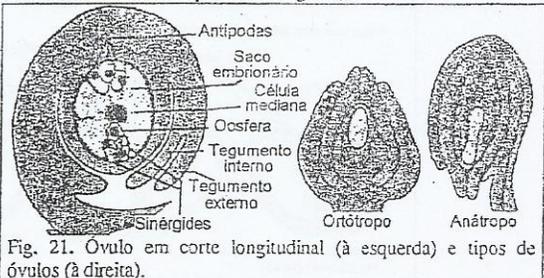
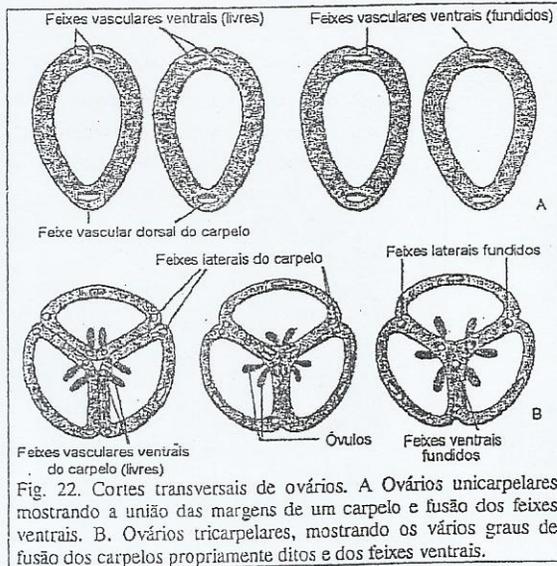


Fig. 21. Ovulo em corte longitudinal (à esquerda) e tipos de óvulos (à direita).

O carpelo primitivo, segundo a teoria que estamos seguindo, seria aquele que está presente em *Degeneria* (Degeneriaceae) e *Drymis* (Winteraceae), pois é o que mais lembra uma estrutura foliar enrolada e não perfeitamente soldada na sutura, sem um estigma diferenciado, mas sim com uma região estigmatífera na zona da sutura. Desse carpelo simples, que chamamos carpelo conduplicado, teriam evoluído os carpelos mais especializados, com ovário, estilete e estigma bem diferenciados. Cada folha carpelar, tipicamente, tem 3 feixes vasculares, 1 central e 2 marginais. A figura 22 A mostra cortes transversais de ovários de diferentes angiospermas expondo o efeito da fusão gradual das margens da folha carpelar sobre os feixes vasculares marginais, que gradualmente também se fundem.

Uma das principais tendências evolutivas do gineceu foi o desenvolvimento da flor com gineceu sincárpico (com os carpelos unidos entre si) a partir da flor primitiva, que, como vimos, possuía gineceu apocárpico. Essa tendência é observada em numerosos grupos de eudicotiledôneas e complexo magnoleídico e também dentre as monocotiledôneas. Apocarpia secundária ocorreu em alguns grupos, como por exemplo em Apocynaceae e Asclepiadaceae, que provavelmente tinham ancestrais sincárpico. Um aspecto importante nesse item é a gradual fusão entre os feixes vasculares de carpelos num gineceu sincárpico. A figura 22 B mostra cortes diagramáticos de 3 ovários sincárpico, no primeiro, os carpelos estão em contato íntimo mas ainda com margens distintas e feixes vasculares ventrais e laterais pareados; no segundo, os carpelos estão perfeitamente fundidos, mas com os feixes vasculares ainda pareados; e, finalmente no terceiro, os pares de feixes laterais ventrais estão unidos.



Com relação ao tipo de placentação, o gineceu primitivo das angiospermas provavelmente tinha os óvulos presos nas margens do carpelo, ou seja, na região sutural; deste tipo de placentação marginal teria derivado o ovário com placentação axial, e deste as placentações apical, basal, parietal e central-livre (Fig. 21 e 22).

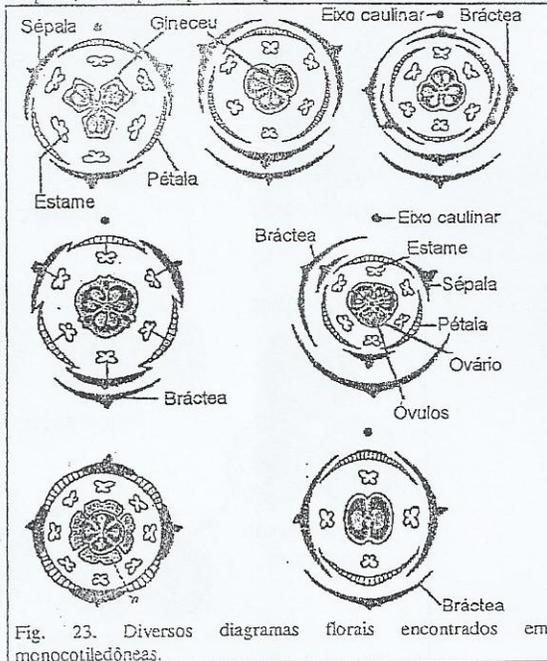
As flores que apresentam androceu e gineceu simultaneamente são denominadas flores monoclinas (= um leito), diferentemente das flores diclinas (= dois leitões) ou unissexuais, que apresentam só androceu (flores estaminadas) ou apenas gineceu (flores carpeladas ou pistiladas)(Fig. 3-C).

Muitos autores utilizam também o termo pistilo para designar a(s) unidade(s) estrutural(is) do gineceu. Segundo este conceito, numa flor com gineceu apocárpico unicarpelar, os conceitos de carpelo, pistilo e gineceu correspondem a uma mesma estrutura. Por outro lado, numa flor com gineceu apocárpico pluricarpelar, teremos cada carpelo formando um pistilo isolado. A terceira possibilidade é aquela na qual um gineceu sincárpico constitui um pistilo, que neste caso é formado de mais de um carpelo.

DIAGRAMA FLORAL E FÓRMULA FLORAL.

A organização morfológica da flor pode ser mostrada através do diagrama floral e da fórmula floral. O diagrama floral mostra a flor em corte transversal, o qual passa pelo cálice, corola, androceu e gineceu (Fig. 23). A fórmula floral é representada pelos seguintes símbolos: K (cálice), A (androceu), [] (partes adnatas), C (corola), G (gineceu), () (partes unidas), traço em cima do G significa ovário infero, traço embaixo do G significa ovário súpero. Ex.: $K_5 C(5) A_6 \underline{G}(5)$, significando uma flor com o

perianto formado por cálice com 5 sépalas livres (dialissépalo), corola com 5 pétalas unidas (gamopétala), androceu com 6 estames livres e gineceu com ovário súpero, sincárpico, pentacarpelar.



SEXUALIDADE DAS PLANTAS.

Diferentemente da maioria dos animais, as plantas podem possuir diversas possibilidades de arranjos com relação à sexualidade:

Espécies hermafroditas - são aquelas que têm flores monoclinas. Ex. roseira (*Rosa* sp., Rosaceae).

Espécies monóicas - são aquelas que possuem flores diclinas, com os dois sexos na mesma planta - flores estaminadas e pistiladas. Ex. a mamona (*Ricinus communis*), antúrio (*Anthurium* spp).

Espécies dióicas - são aquelas que possuem flores diclinas - estaminadas e pistiladas em plantas diferentes. Ex. amoreira (*Morus nigra*, Moraceae).

Espécies poligâmicas - são aquelas em que num mesmo indivíduo podem ocorrer flores monoclinas e diclinas. Um exemplo disso é o mamoeiro (*Carica papaya* - Caricaceae). As plantas femininas apresentam apenas flores pistiladas, solitárias. Já o chamado mamão-macho apresenta flores em inflorescência do tipo racemo, quase todas estaminadas, mas nas extremidades da inflorescência encontra-se uma flor monoclina. Também há variedades de mamoeiros hermafroditas, em que todas as flores são monoclinas e estes são os que têm maior valor comercial.

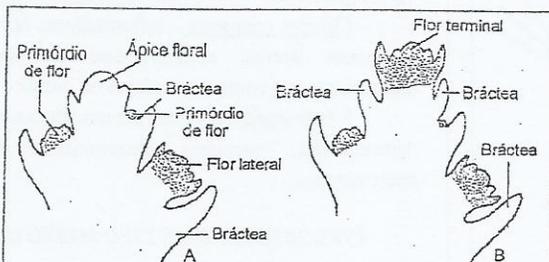


Fig. 24. Cortes diagramáticos mostrando estágios iniciais do desenvolvimento de flores e brácteas numa inflorescência. Cada flor aparece na axila da bráctea. Em B, o ápice transformou-se numa flor terminal.

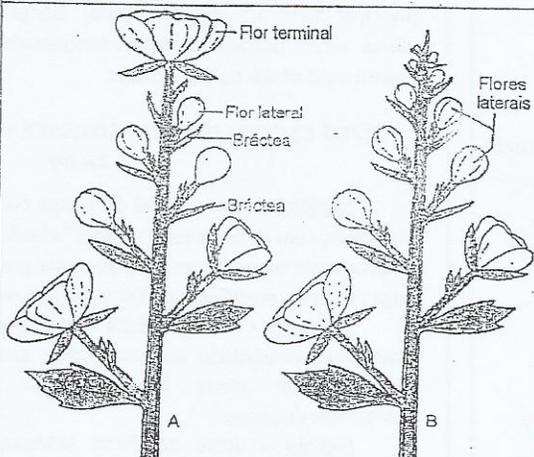


Fig. 25. Tipos de inflorescência quanto à ontogênese. A. Inflorescência determinada (cimosa); B. Inflorescência indeterminada (racemosa).

INFLORESCÊNCIAS.

CONCEITO.

Na grande maioria das angiospermas, as flores são produzidas em agrupamentos denominados inflorescências, embora ocorram também flores isoladas. Morfologicamente, uma inflorescência é um ramo ou um sistema de ramos caulinares que portam flores. Funcionalmente, o meristema apical do eixo caulinar que está formando uma inflorescência produz primórdios foliares que se diferenciam em brácteas, e na axila de cada bráctea nasce uma flor ou uma gema que formará um ramo lateral com flores (Fig. 24).

ONTOGÊNESE.

Os diversos tipos de inflorescências são classificados em duas grandes categorias, com base na sua ontogenia:

INFLORESCÊNCIA CIMOSA (DETERMINADA).

Neste caso, cada eixo termina numa flor. O meristema que está formando a inflorescência cessa logo a

produção de brácteas e origina os primórdios dos apêndices de uma flor terminal. A iniciação da flor terminal é portanto precoce, isto é, ocorre quando as flores laterais ainda estão em estágio muito inicial de desenvolvimento (Fig. 25A) e, conseqüentemente, a flor terminal abrirá antes das expansão das laterais. Se uma inflorescência deste tipo continuar crescendo, tal desenvolvimento terá que se dar através de gemas laterais, pois a gema apical se transformou em flor, e assim fica caracterizada a natureza simpodial das inflorescências cimosas.

INFLORESCÊNCIA RACEMOSA OU INDETERMINADA.

Neste caso, cada eixo termina numa gema e, portanto, potencialmente tem crescimento ilimitado, basicamente monopodial. Neste tipo, o ápice meristemático da inflorescência jovem não se diferencia em flor, mas persiste ativo e continua "indefinidamente" a produzir brácteas com flores laterais que vão amadurecendo acropetamente (Fig. 25B).

CLASSIFICAÇÃO.

TIPOS DE INFLORESCÊNCIAS RACEMOSAS (FIG. 26)

Racemo ou cacho - eixo simples alongado portando flores laterais pediceladas subtendidas por brácteas.

Espiga - eixo simples alongado portando flores laterais sésseis (sem pedicelo) na axila de brácteas.

Umbela - eixo muito curto, com várias flores pediceladas inseridas praticamente num mesmo nível.

Corimbo - tipo especial de racemo onde as flores têm pedicelos muito desiguais e ficam quase todas a um mesmo plano.

Capítulo - eixo muito curto, espessado e/ou achatado, com flores sésseis e dispostas bem juntas. Geralmente existe um invólucro de brácteas estéreis protegendo a periferia do capítulo. Além dos capítulos indeterminados, também podem existir capítulos determinados.

Panicula - é um cacho composto, ou seja, um racemo ramificado (um eixo racemoso principal sustenta 2 a muitos eixos racemosos laterais).

Diversas combinações dos tipos acima podem ocorrer, sendo comuns os corimbos de capítulos, as umbelas compostas, os racemos de capítulos, etc.

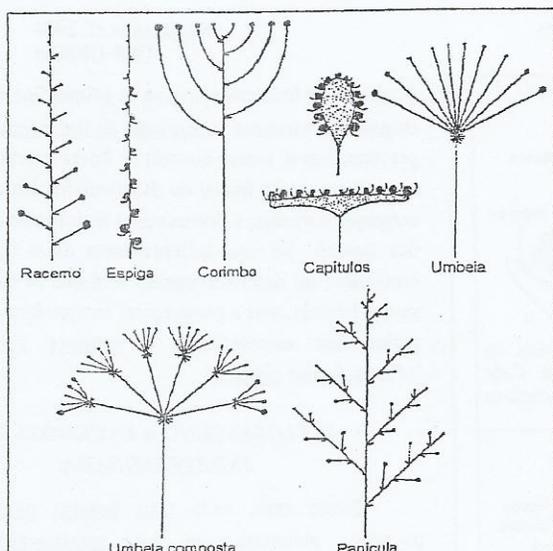


Fig. 26. Tipos de inflorescências racemosas ou indeterminadas (Retirado de Cronquist, 1988).

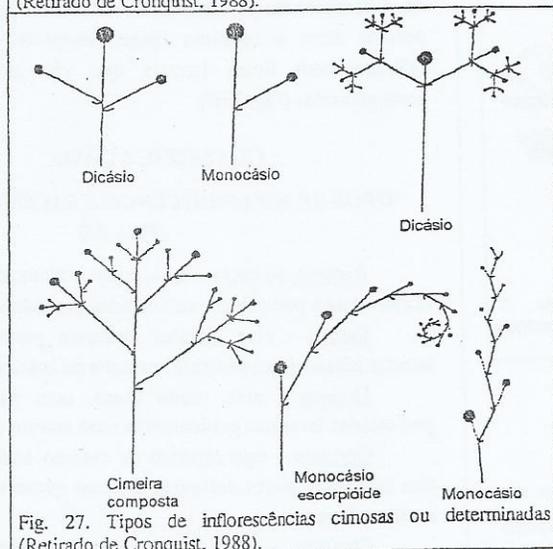


Fig. 27. Tipos de inflorescências cimosas ou determinadas (Retirado de Cronquist, 1988).

TIPOS BÁSICOS DE INFLORESCÊNCIAS CIMOSAS (FIG. 27)

Dicásio - o ápice do eixo principal se transforma em uma flor, cessando logo o desenvolvimento deste meristema; em seguida as duas gemas nas axilas das duas brácteas subjacentes prosseguem o crescimento da inflorescência e se transformam cada uma numa flor; novamente pode o mesmo processo simpodial prosseguir a ramificação da inflorescência.

Monocásio - após a formação da flor terminal do eixo, apenas uma gema lateral se desenvolve em flor, e assim por diante. Aqui, as duas possibilidades principais são: as flores laterais desenvolvem-se consecutivamente em

lados alternados (em zigue-zague) (**monocásio helicoidal**), ou sempre de um mesmo lado (**monocásio escorpióide**).

Cimeira composta - inflorescência ramificada onde os eixos laterais comportam-se irregularmente (ou alternadamente) como monocásios ou dicásios.

É importante salientar que também existem umbelas determinadas, corimbos determinados e capítulos determinados.

INFLORESCÊNCIAS TIPO MISTO (FIG. 28)

São aquelas onde parte dos eixos são **monopodiais** (racemosos) e parte simpodiais (cimosos). O padrão mais comum é o **tirso**, tipo de inflorescência onde o eixo principal racemoso (indeterminado) alonga-se e produz vários eixos laterais cimosos (determinados), os quais podem ser dicásios ou monocásios.

TIPOS ESPECIAIS DE INFLORESCÊNCIAS (FIG. 29-30)

Espádice - tipo especial de espiga com eixo muito espessado, com as flores parcialmente "afundadas" no eixo, e tipicamente protegido na base por uma grande e vistosa **espa** (bráctea modificada). Típico das Araceae.

Espigueta - unidade básica das inflorescências das Gramineae, consistindo de uma espiga muito reduzida, envolvida por várias brácteas muito modificadas densamente dispostas.

Sicônio - típico de *Ficus* (Moraceae), é uma inflorescência carnosa e côncava, com numerosas e pequenas flores encerradas na concavidade, havendo apenas uma estreita abertura no ápice.

Pseudantos - nome genérico aplicado a inflorescências condensadas em que muitas flores ficam dispostas de forma a simular uma única flor. Os pseudantos mais comuns são os **capítulos** (já caracterizados anteriormente), comumente chamados "flores" pelos leigos, e os **ciátios**. O **ciátio** é característico de alguns gêneros da família Euphorbiaceae, e consiste de uma inflorescência formada por um involúcro de brácteas (geralmente com um ou mais nectários evidentes), que envolve um conjunto de pequenas flores estaminadas rodeando uma flor pistilada central.

ASPECTOS FUNCIONAIS E EVOLUTIVOS.

Acredita-se que as primeiras angiospermas teriam **flor isolada terminal**; efetivamente este caráter existe em fósseis muito antigos e permanece comum em famílias primitivas como Magnoliaceae e Annonaceae. Conforme pode ser visto na figura 31, a partir desse estágio primitivo teriam aparecido as **inflorescências cimosas**, provavelmente de início em **dicásio simples** e mais tarde **cimeiras**

compostas e rarrificadas. Por simplificação destas poderiam ter aparecido os monocásics.

Se numa cimeira composta o eixo principal crescesse mais e produzisse mais ramos basais, estes amadurecendo antes dos terminais, teríamos o aparecimento de uma inflorescência racemosa, em tirso ou em panícula, da qual teriam derivado os demais tipos racemosos. Por exemplo, as umbelas teriam aparecido pela corde usação dos internós de um raceme, e os capítulos pelo encurtamento dos pedicelos florais de uma umbela. Entretanto, é importante lembrar que existem em diversas famílias de angiospermas evidências de séries de redução conduzindo as flores solitárias, que nesse caso representariam um estágio derivado e portanto mais evoluído. A redução do número de flores e da complexidade da inflorescência parece ter ocorrido em linhas filogenéticas paralelas ou convergentes.

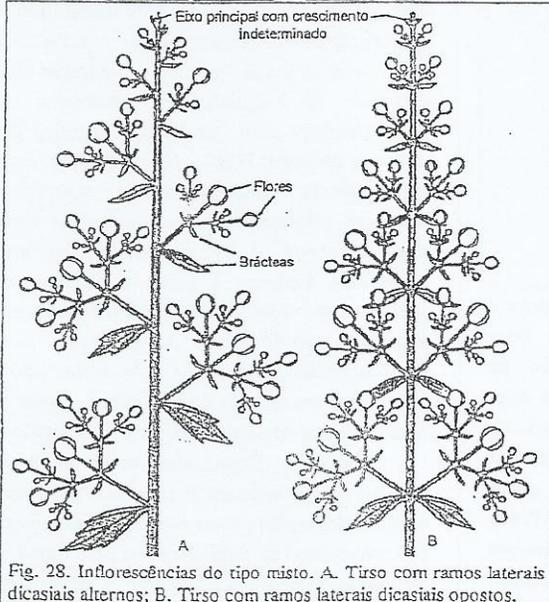


Fig. 28. Inflorescências do tipo misto. A. Tirso com ramos laterais dicásiais alternos; B. Tirso com ramos laterais dicásiais opostos.

Todas essas idéias sobre a evolução das inflorescências são muito especulativas, mas de qualquer forma o significado adaptativo do aparecimento e diversificação das inflorescências reside em alguns aspectos principais:

a) Incremento da atração de polinizadores, pela vistosidade maior do conjunto das flores;

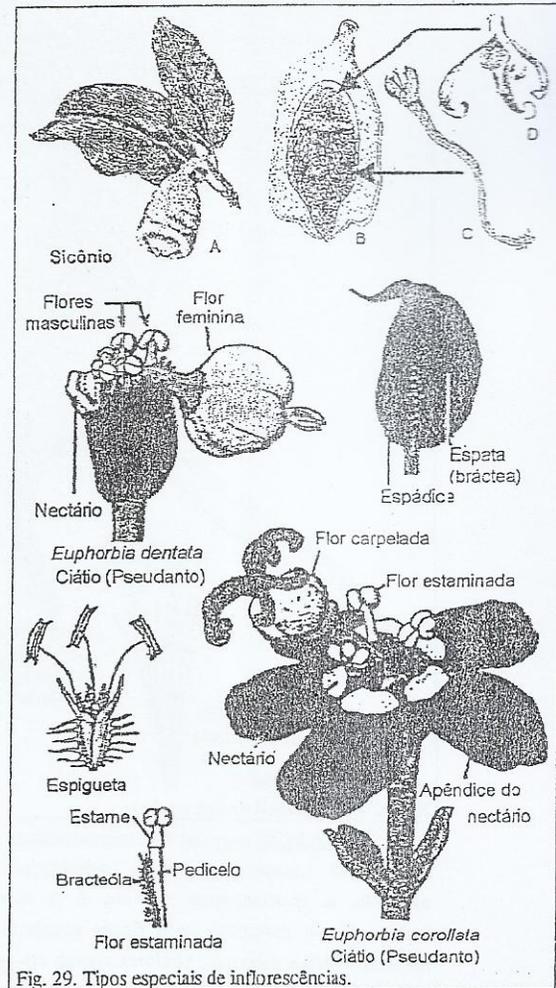


Fig. 29. Tipos especiais de inflorescências.

b) Facilitação e garantia da efetividade da visita dos polinizadores, pois numa inflorescência um número maior de flores podem ser visitadas em menor tempo;

c) Contribuição, nas plantas polinizadas pelo vento, das inflorescências para a maior produção de quantidade de pólen e para a facilitação da dispersão do mesmo no vento.

Assim, a arquitetura da inflorescência e seu funcionamento afetam diretamente a polinização e a frutificação, que representam passo crucial no ciclo vital das plantas e, portanto, na manutenção da espécie. A arquitetura da inflorescência pode afetar profundamente os níveis de fecundação cruzada nas populações naturais e tais efeitos manifestam-se tanto no espaço quanto no tempo. Em inflorescências em monocásio ou dicásio, por exemplo, podemos ter a maturação de apenas uma ou duas flores num dia particular, aumentando a chance de fecundação cruzada. No caso das inflorescências indeterminadas (racemosas), elas podem estender muito a duração de seu período e florescimento, de modo que maior número de cruzamentos

com diferentes indivíduos na população é possível (exemplos de regulação temporal).

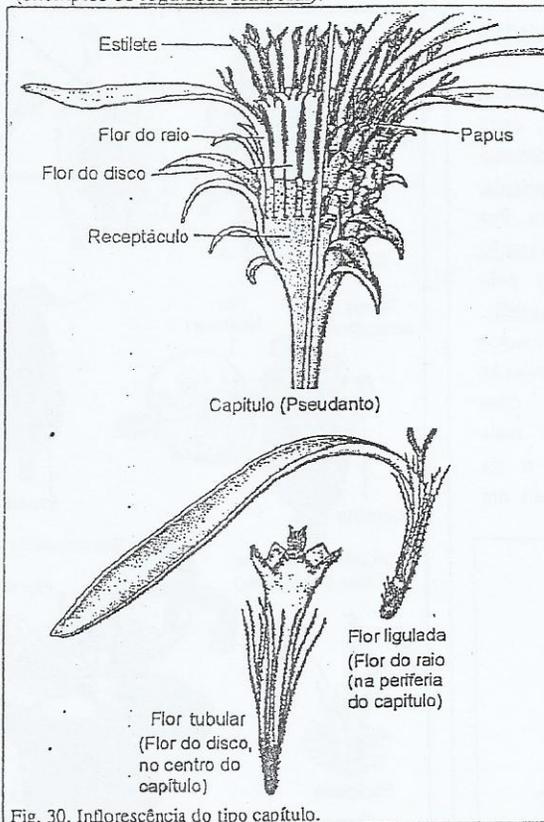


Fig. 30. Inflorescência do tipo capítulo.

A regulação espacial é geralmente mais complexa e envolve o comportamento do polinizador. Um bom exemplo e relativamente comum é a associação de inflorescência racemosa com flores protândricas e com abelhas. Nesses racemos, as flores abrem em seqüência da base do racemo para o ápice; cada uma delas amadurece primeiro seus estames e só depois de liberarem o pólen estarão com seus estigmas receptivos, isto é, são flores protândricas. As abelhas visitantes comportam-se sempre movendo-se da base do racemo para seu ápice, "sujando-se" de pólen nesse caminho; quando a abelha parte para outra planta da mesma espécie, o pólen da primeira planta nela depositado será captado pelos estigmas receptivos das flores mais basais desta segunda planta, realizando-se assim a fecundação cruzada.

A agregação de flores em capítulos, típicos da família Asteraceae (girassol, margarida, etc.), seria biologicamente equivalente a uma única flor, pois no capítulo, que como vimos é um pseudanto (Fig. 32), o involúcro "atua" como um cálice, as flores periféricas geralmente vistosas e expandidas atuam como uma "corola" e as flores do disco equivaleriam ao papel de androceu e gineceu de uma flor isolada. Entretanto, isso é verdadeiro apenas em termos da atração aos polinizadores, pois o funcionamento de um capítulo é muito mais complexo: suas flores amadurecem gradativamente da periferia para o centro e, assim, a apresentação de muitas flores para a polinização ao longo de um período de tempo extenso resulta numa taxa alta de fecundação cruzada. Assim, a organização floral nos capítulos das Asteraceae é considerada por Wyatt (1982) como "coletivista" com "exploração genética extensiva", pois num só capítulo são produzidas muitas sementes com genomas muito variáveis, porque cada flor foi polinizada com pólen vindo de plantas diversas, em dias diversos. Outras famílias "coletivistas" incluem as Eriocaulaceae (sempre-vivas) e as Calyceraceae.

Em contraste com tal organização coletivista dos capítulos, as Orchidaceae constituem uma família "individualista" com "exploração genética intensiva", no conceito de Wyatt (1982). Nas orquídeas, a arquitetura da inflorescência é sempre de racemos ou espigas ou de flores solitárias, geralmente com uma única flor abrindo de cada vez. Entretanto, o ovário da flor das orquídeas tem numerosos óvulos e o pólen é disperso agregado em polínias; como resultado, tais plantas produzem numerosas sementes geneticamente semelhantes, resultantes da fertilização do grande número de óvulos pelos numerosos grãos-de-pólen de uma única polínia, a qual é oriunda de uma única flor de outro indivíduo, trazida pelo polinizador.

Tanto as Orchidaceae como as Asteraceae são famílias que alcançaram grande sucesso na natureza, cada uma através de diferentes especializações na morfologia e funcionamento da inflorescência. Os tipos e exemplos estudados servem para ilustrar a diversificação destas estruturas nas angiospermas, cujo arranjo e funcionamento têm, portanto, importância capital nos processos evolutivos de adaptação destas plantas ao meio.

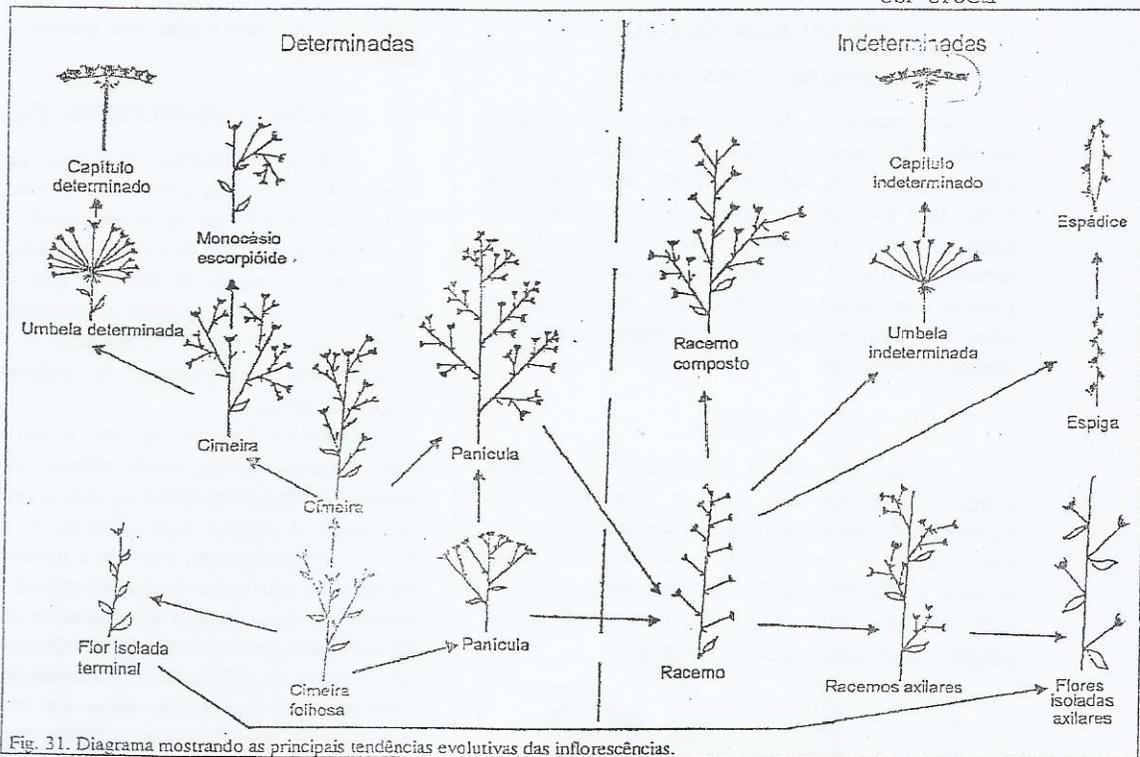


Fig. 31. Diagrama mostrando as principais tendências evolutivas das inflorescências.

Chave indentada para identificação dos padrões básicos de arranjo das flores nos ramos.

- 1a. Flores solitárias ou em grupos de até 3 flores, axilares ou terminais.
 - 2a. Apenas 1 flor por axila foliar ou apenas 1 flor terminal Flor solitária
 - 2b. Duas a três flores por axila foliar Flor em fascículo
- 1b. Flores reunidas em inflorescências com mais de três flores, axilares ou terminais.
 - 3a. Inflorescências de crescimento indeterminado (RACEMOSAS).
 - 4a. Flores pediceladas.
 - 5a. Todos os pedicelos de mesmo tamanho, saindo quase de um mesmo ponto do eixo da inflorescência Umbela
 - 5b. Pedicelos saindo de várias alturas no eixo da inflorescência.
 - 6a. Inflorescências não ramificadas (eixo simples).
 - 7a. Flores partindo de vários pontos do eixo principal e chegando a alturas iguais Corimbo
 - 7b. Flores partindo de vários pontos do eixo principal e chegando a alturas diferentes Racemo (Cacho)
 - 6b. Inflorescências ramificadas Panicula
 - 4b. Flores sésseis (sem pedicelo).
 - 8a. Eixo principal da inflorescência alongado, com as flores dispostas em várias alturas.
 - 9a. Eixo principal da inflorescência espessado e geralmente carnooso, podendo apresentar uma bráctea envolvente Espádice
 - 9b. Eixo principal da inflorescência pouco/não espessado Espiga
 - 8b. Eixo principal da inflorescência achatado, com as flores dispondo-se aproximadamente à mesma altura Capítulo
 - 3b. Inflorescências de crescimento determinado (CIMOSAS).
 - 10a. Inflorescência na qual se observa a maturação de uma flor de cada vez Monocásio
 - 11a. Inflorescências com flores que se desenvolvem em lados alternados Monocásio-Helicoidal
 - 11b. Inflorescências com flores que se desenvolvem sempre do mesmo lado Monocásio-Escorpióide
 - 10b. Inflorescência na qual se observa a maturação de pelo menos duas flores de cada vez Dicásio

FRUTO E SEMENTE

FRUTO, MORFOLOGIA

CONSIDERAÇÕES GERAIS

As funções da flor em todos os seus estágios, contendo 3 gerações, diplonte + haplonte (saco embrionário) + novo diplonte (embrião), são de natureza tripla: a) a produção de esporos; b) a fecundação do haplonte levando à embriogênese; c) a formação da semente e do fruto. A flor é, então, a sede da alternância de gerações, e as diferentes fases desse ciclo vital permanecem nessa simplificação mais ou menos separadas em suas adaptações funcionais.

CONCEITO

O fruto, no sentido morfológico, é o ovário amadurecido de uma flor. Assim, o fruto representa a continuação de uma estrutura da flor, o ovário, que persiste após a antese e a polinização, transformando-se numa estrutura auxiliar de proteção e dispersão das sementes, as quais aparecem a partir dos óvulos fecundados. O fruto é uma estrutura exclusiva das Angiospermas.

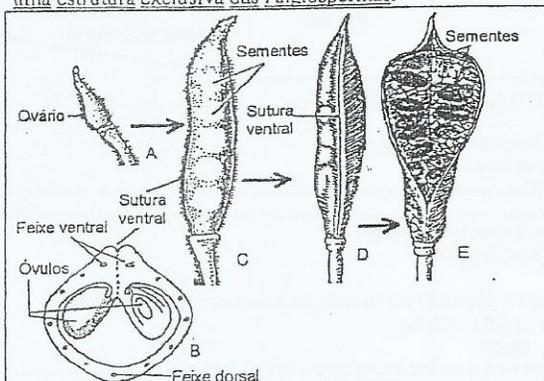


Fig. 1. Desenvolvimento de um fruto (folículo). A. Aspecto geral do ovário; B. Corte transversal do ovário; C. Vista lateral do fruto; D. Vista ventral do fruto; E. Deiscência do fruto.

A grande diversidade na organização das flores das angiospermas, especialmente a variação no número, arranjo, grau de fusão e estrutura dos carpelos que formam o gineceu, está refletida na ampla gama de frutos existentes. Não apenas as estruturas conhecidas vulgarmente como "frutas" (maçãs, laranjas, melancias, uvas, etc.), mas também as conhecidas como "legumes" (berinjela, pimentão, jiló, vagens, favas, pepinos, tomates, etc.) e os muitos "cereais" (arroz, trigo, milho, centeio) são todos frutos no senso morfológico botânico.

Ao lado de sua grande diversidade, os frutos são altamente constantes na estrutura e portanto muito

importantes na classificação dos gêneros e famílias de Angiospermas.

FORMAÇÃO DO FRUTO (FIG. 1)

Com a fecundação, iniciam-se uma série de transformações no saco embrionário e outros tecidos do óvulo que levam ao desenvolvimento da semente. Paralelamente, a parede do ovário (carpelo) transforma-se no pericarpo, a parede do fruto, na qual geralmente se distinguem 3 camadas: exocarpo (ou epicarpo), mesocarpo e endocarpo. Em geral, o exocarpo e o endocarpo correspondem, respectivamente, à epiderme externa e interna do carpelo.

Quando o fruto está maduro, as demais estruturas florais (estames, estilete, corola, cálice) podem continuar presentes (muitas vezes secos) ou cair; o pedicelo da flor geralmente se espessa para sustentar o fruto. Frutos maduros, freqüentemente, mostram a presença de óvulos pequenos ou não desenvolvidos (abortivos) ao lado das sementes maduras; trata-se provavelmente de óvulos que não foram fecundados. Normalmente o desenvolvimento do fruto depende da polinização e da fecundação (bem como da atividade de fitormônios, como, por exemplo, ácido indolilacético); entretanto alguns frutos como a banana (*Musa*, Musaceae) e abacaxi (*Ananas comosus*, Bromeliaceae) formam-se sem fecundação prévia, tratando-se de frutos partenocárpicos, que são portanto destituídos de sementes.

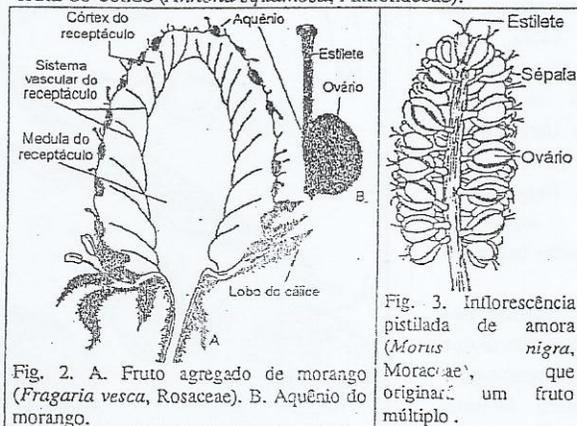
CLASSIFICAÇÃO DOS FRUTOS

Baseia-se em: números de ovários envolvidos, natureza do pericarpo maduro, deiscência ou indeiscência do pericarpo, modo de deiscência, número de lóculos e sementes. A diferenciação morfológica fundamental a ser feita é:

FRUTOS SIMPLES: são todos derivados de um único ovário (súpero ou ínfero) de uma flor. Podem ser secos ou carnosos, uni a multicarpelares, mas neste caso sincárpico, deiscentes ou indeiscentes na maturidade. Ex.: cereja (*Prunus*, Rosaceae) (Fig. 5 A-B), tomate (*Solanum*, Solanaceae).

FRUTOS AGREGADOS: são derivados de muitos ovários de uma única flor (gineceu apocárpico multicarpelar), mais ou menos condescidos. No morango (*Fragaria vesca*, Rosaceae), por exemplo, muitos ovários amadurecidos de uma flor estão todos unidos a um receptáculo carnoso comum, comestível (Fig. 2). O mesmo

ocorre na framboesa (*Rubus*, Rosaceae) (Fig. 5 F-H) e na fruta-do-conde (*Annona squamosa*, Annonaceae).



FRUTOS MÚLTIPLOS: consistem em ovários amadurecidos de muitas flores de uma inflorescência, que concresem mais ou menos juntas numa só massa, formando uma infrutescência. Ex.: amora (*Morus nigra*, Moraceae) (Fig. 3); abacaxi (*Ananas comosus*, Bromeliaceae); figo (*Ficus carica*, Moraceae).

Frutos agregados e frutos múltiplos representam conjuntos de frutos simples, que poderão então ser identificados de acordo com suas características específicas.

FRUTOS SIMPLES

Tipos principais de frutos simples são:

FRUTOS DEISCENTES: partindo-se em segmentos na maturação. Os segmentos podendo ser deiscentes ou não.

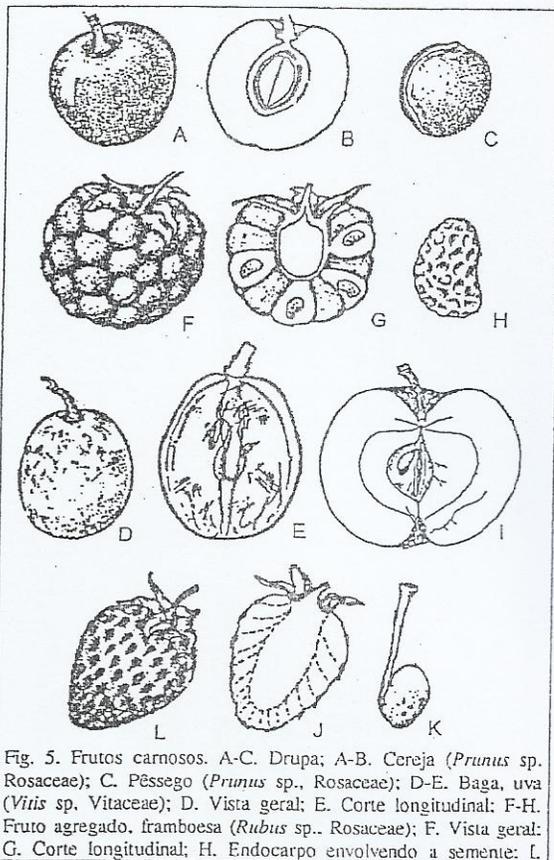
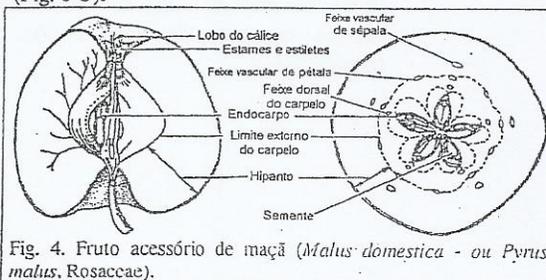
Folículo - derivado de um carpelo, abrindo-se na maturidade por uma só fenda (ao longo da sutura ventral do carpelo). Ex.: *Grevillea*, *Magnolia* (Fig. 1, 6 I).

Legume - derivado de 1 carpelo, abrindo-se na maturidade por 2 fendas (ao longo da sutura e ao longo da nervura da folha carpelar). Característico da maioria das Leguminosae, como feijão (*Phaseolus*), ervilha (*Pisum*), soja (*Glycine*) (Fig. 6 F).

Cápsula - derivada de gineceu sincárpico com 2 a muitos carpelos, ficando seca (raro carnosas) na maturidade e sempre abrindo de vários modos: por poros no ápice (**cápsula poricida**) como em papoula (*Papaver*) (Fig. 6 L); por deiscência transversal (**cápsula circuncisa** ou **pixídio**, como em sapucaia (*Lecythis*), jequitibá (*Cariniana*), onze-horas (*Portulaca*) (Fig. 6 K); totalmente ao longo dos septos que separam os lóculos (**cápsula septicida**) como em papo-de-peru (*Aristolochia*), *Datura*, cacau (*Theobroma*), *Momordica*, sendo as duas últimas cápsulas carnosas (Fig. 6 M); na porção mediana dos carpelos (**cápsula loculicida**), como em *Lilium*, *Hemerocallis*, *Hedychium* (Fig. 6 N); ao

abrir deixando parte dos septos presos no centro do receptáculo (**cápsula septifraga**), ocorrendo por exemplo em cedro (*Cedrela*), *Kielmeyera*, *Vochysia*, *Clusia*; ou ainda por fragmentação irregular do pericarpo (**cápsula de deiscência irregular**) como em *Ludwigia*, *Barbacenia*, *Tibouchina*. Algumas cápsulas podem ter deiscência simultaneamente loculicida e septicida, como ocorre no guarantã (*Esenbeckia*) e outras Rutaceae, e em muitas Malvaceae (*Hibiscus*).

Siliqua - característica das Cruciferae, é derivada de ovário bicarpelar, cujo pericarpo seco separa-se em 2 valvas laterais deixando um eixo central (replum), ao qual ficam presas as sementes. Ex.: mostarda, agrião (*Nasturtium*) (Fig. 6 O).



Fruto acessório de maçã (*Malus domestica*, Rosaceae), a parte comestível é o hipantio; L-K. Fruto agregado de morango (*Fragaria vesca*, Rosaceae); L. Vista geral; J. Corte longitudinal; K. Aquênio isolado, com seu estilete.

Esquizocarpo - derivado de gineceu sincárpico, mas cujos carpelos na maturidade separam-se inteiramente uns dos outros em mericarpos (frutículos) livres, estes geralmente deiscetes (Fig. 6 D). Ex.: muitas Euphorbiaceae como mamona (*Ricinus communis*), *Jatropha* e *Hevea*, Malvaceae (*Pavonia*) e Umbelliferae como cenoura (*Daucus carota*).

Lomento - derivado de 1 carpelo, fragmenta-se (totalmente) transversalmente em segmentos unisseminados. Ex.: carrapicho conhecido como beijo-de-boi (*Desmodium*, Leguminosae) (Fig. 6 E).

Craspédio - derivado de 1 carpelo, fragmenta-se transversalmente em segmentos, mas após a queda destes permanece presa ao receptáculo uma armação formada pela nervura e sutura do carpelo. Ex.: gênero *Mimosa* (Leguminosae).

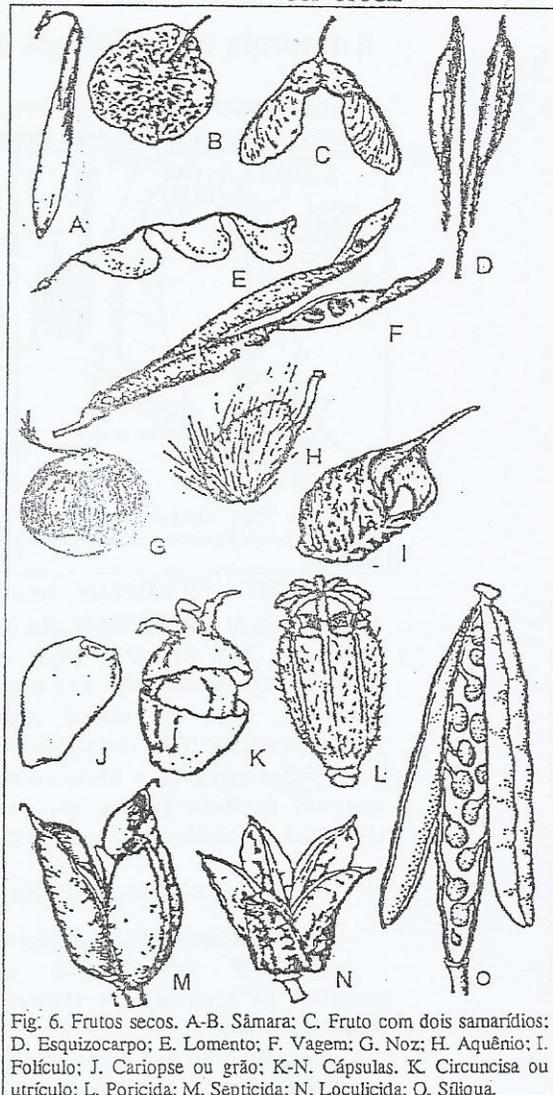


Fig. 6. Frutos secos. A-B. Sâmara; C. Fruto com dois samarídios; D. Esquizocarpo; E. Lomento; F. Vagem; G. Noz; H. Aquênio; I. Folículo; J. Cariópse ou grão; K-N. Cápsulas. K. Circuncisa ou utrículo; L. Porcida; M. Septicida; N. Loculicida; O. Siliqua.

FRUTOS INDEISCENTES: O fruto não se parte em segmentos na maturação.

Aquênio - fruto de pericarpo seco, unilocular (1 ou 2 carpelos), de ovário súpero ou ínfero, contendo 1 só semente ligada ao pericarpo por apenas um ponto. Ex.: girassol (*Helianthus*) e demais Compositae (Fig. 6 H) e cada unidade do fruto agregado do morango (Fig. 5 K).

Cariópse (ou grão) - fruto típico das Gramineae, tem pericarpo seco adnato (unido) à testa da única semente em toda a sua extensão. Os grãos de milho (*Zea mays*), arroz (*Oriza sativum*), trigo (*Triticum*) são todos cariópses (Fig. 6 J).

Noz - pericarpo seco e muito duro, contendo uma só semente livre do pericarpo. Ex.: avelã, noz (*Juglans*, Juglandaceae), castanha-portuguesa (*Castanea*, Fagaceae), carvalho (*Quercus*, Fagaceae) (Fig. 6 G).

Sâmara - pericarpo seco com uma ou mais expansões laterais em forma de asa. Ex.: como em leguminosas como *Tipuana*, araribá (*Centrolobium*), cabreúva (*Myroxylum*); *Acer* (Aceraceae); muitos gêneros de Sapindaceae e Malpighiaceae (Fig. 6 A-B).

Baga - pericarpo carnoso, contendo de uma Ex.: abacate (*Persea americana*,) ou mais freqüentemente várias sementes no interior. Ex.: uva (*Vitis*, Vitaceae) (Fig. 5 D-E), mamão (*Carica*, Caricaceae), maracujá (*Passiflora*, Passifloraceae), tomate (*Solanum lycopersicum*). Nas Cucurbitaceae, ocorre uma baga especial chamada **pepônio**, derivada de ovário ínfero, onde hipanto e epicarpo formam uma casca coriácea e no interior as placentas crescem preenchendo totalmente o lóculo, como por exemplo na melancia (*Citrullus*), aboborinha (*Cucurbita pepo*) e pepino (*Cucumis*). Nas frutas cítricas forma-se uma baga especial denominada **hesperídio**, como em *Citrus* (Rutaceae), onde o epicarpo é coriáceo com muitas glândulas oleíferas e o endocarpo forma bolsas cheias de suco que preenchem os lóculos.

Drupa - pericarpo carnoso a coriáceo ou fibroso, com o endocarpo muito duro (pétreo) envolvendo a semente e formando assim um caroço. Ex.: pêssego (*Prunus*, Rosaceae), cereja (*Prunus*) (Fig. 5 A-C), manga (*Mangifera*, Anacardiaceae), coco-da-baía (*Cocos nucifera*, Palmae); cada fruto simples que compõe o fruto agregado da framboesa (*Rubus*, Rosaceae) (Fig. 5 F-H). Raramente, o endocarpo duro envolve mais de uma semente, como no cinamomo (*Melia*, Meliaceae) e em *Canarium* (Burseraceae).

PARTES ACESSÓRIAS DE FRUTOS (FIG. 4)

Todos os tecidos não-carpelares que venham a fazer parte de um fruto são referidos como **partes acessórias** do fruto. Assim, a maior parte de certos frutos carnosos como a maçã (*Malus*) e a pêra (*Pyrus*, Rosaceae) é acessória, porque é originada de **hipanto espessado**. No abacaxi, as partes acessórias são derivadas de **brácteas** e **pedúnculo da inflorescência**. No caju (*Anacardium occidentale*, Anacardiaceae), o fruto propriamente dito (derivado do ovário) é uma drupa coriácea - a parte denominada

vulgarmente de "semente" do caju, contendo a castanha -, e a porção carnosa comestível é o pedúnculo (hipocarpo) da flor que se desenvolveu como parte acessória após fecundação.

Obviamente, em todos os frutos derivados de ovário ínfero, a parede do fruto terá participação do tecido do hipanto (acessório) além de carpelos, como nos pepônios das Cucurbitaceae.

ASPECTOS EVOLUTIVOS

Os frutos são estruturas auxiliares no ciclo sexual das angiospermas e seu aparecimento representou um importante fator no grande sucesso da evolução desse grupo.

Primeiramente, quando os óvulos foram encerrados pelos carpelos na flor das primeiras angiospermas, eles passaram a ser protegidos (de predadores por exemplo), mas por outro lado a dispersão das sementes ficou dificultada. Então, nas angiospermas primitivas, o fruto era deiscente, abrindo-se na maturidade para expor as sementes para a dispersão, o que claramente vem a constituir uma condição secundariamente "gimnospérmica", isto é a semente madura fica nua, exposta. Assim, folículos e legumes estão entre os mais primitivos tipos de frutos.

Ao longo da evolução, o ovário passou a envolver e proteger não só os óvulos mas permaneceu envolvendo-os depois de fecundados, isto é quando transformados em sementes. O fruto ficou indeiscente e tornou-se um órgão importante que ajudava também na dispersão das sementes. Estas passaram a não ser mais as únicas estruturas a proteger o embrião durante seu desenvolvimento e dormência. Além disso, o fruto desenvolveu secundariamente um exocarpo colorido, ou um pericarpo carnoso, que atraíam animais que deles se alimentavam dispersando depois as sementes. Assim o ovário e a semente juntos - ou seja, o **fruto** - tornaram-se um **órgão de dispersão**.

A evolução do fruto pode ser vista como uma transferência de funções de proteção e dispersão da semente sozinha para o fruto e semente juntos.

CHAVE INDENTADA PARA IDENTIFICAÇÃO DOS PRINCIPAIS TIPOS DE FRUTOS

- 1a. Fruto formado de um único ovário (súpero ou ínfero), uma só florFRUTO SIMPLES
- 2a. Fruto indeiscente (permanece fechado na maturação)
 - 3a. Camadas mais externas do pericarpo carnosas ou fibrosas a coriáceas
 - 4a. Textura do pericarpo mais ou menos homogeneamente carnosa BAGA
 - 4b. Pericarpo com mesocarpo carnoso ou fibroso e endocarpo duro unido à semente constituindo o caroçoDRUPA
 - 3b. Pericarpo seco
 - 5a. Pericarpo alado (com uma ou mais expansões laterais em forma de ala)..... SÂMARA
 - 5b. Pericarpo não-alado
 - 6a. Fruto com algumas a muitas sementes.....LEGUME INDEISCENTE
 - 6b. Fruto com uma só semente

- 7a. Pericarpo adnato (soldado) à semente em toda extensão CARIÓPSE
 7b. Pericarpo não soldado à semente em toda extensão
 8a. Semente livre do pericarpo; pericarpo muito duro NOZ
 8b. Semente unida ao pericarpo em apenas um ponto; pericarpo fino AQUÊNIO
- 2b. Fruto deiscente ou partindo-se em segmentos unisseminados
 9a. Fruto derivado de gineceu unicarpelar
 10a. Fruto abrindo por uma única fenda (pela sutura do carpelo) FOLÍCULO
 10b. Fruto abrindo por duas fendas longitudinais ou partindo-se transversalmente em segmentos
 11a. Fruto abrindo por duas fendas longitudinais (ou seja, pela sutura e pela nervura do carpelo) .. LEGUME
 11b. Fruto partindo-se transversalmente em segmentos unisseminados
 12a. Fruto segmentando-se parcialmente, permanecendo uma armação presa ao receptáculo (formada pela nervura e sutura do carpelo) CRASPÉDIO
 12b. Fruto segmentando-se totalmente em artículos LOMENTO
- 9b. Fruto derivado de gineceu bi a multicarpelar
 13a. Carpelos unidos no fruto imaturo, mas separando-se uns dos outros na maturação, cada um deles constituindo um mericarpo ESQUIZOCARPO
 13b. Carpelos unidos, não se separando em mericarpos
 14a. Pericarpo com camada externa seca ou fibrosa ou coriácea a carnosa, que cedo ou tardiamente se abre expondo um ou mais caroços (semente envolvida pelo endocarpo duro) DRUPA DEISCENTE
 14b. Fruto destituído de caroço e abrindo-se para liberar as sementes.
 15a. Fruto bilocular, abrindo-se por 2 valvas que se separam deixando persistente um septo mediano (replum) onde estão presas as várias sementes SÍLIQUA
 15b. Fruto com 1 a muitos lóculos, quando bilocular sem septo mediano persistente ao abrir CÁPSULA
 16a. Cápsula abrindo-se transversalmente, soltando a parte apical como uma tampa CAP. CIRCUNC
 16b. Cápsula abrindo-se de maneira diversa
 17a. Cápsula abrindo-se por poros no ápice CAP. PORICIDA
 17b. Cápsula abrindo-se longitudinalmente
 18a. Valvas rompendo-se dos septos interloculares, permanecendo parte destes presa ao receptáculo CAP. SEPTÍFRAGA
 18b. Valvas permanecendo unidas aos septos ao abrir
 19a. Cápsula abrindo-se através dos septos (na soldadura dos carpelos) CAP. SEPTICIDA
 19b. Cápsula abrindo-se na região mediana do carpelo (entre os septos), ou fruto unilocular CAI
- 1b. Fruto derivado de mais de um ovário de uma flor (gineceu apocárpico), ou derivado de várias flores concrecidas numa unidade de dispersão
 20a. Fruto derivado de mais de um ovário de uma só flor FRUTO AGREGADO*
 20b. Fruto derivado de várias flores concrecidas FRUTO MÚLTIPLO

(*) Pode-se nestes casos identificar a estrutura originada por cada ovário individualmente, através da chave de frutos simples (1a).

ANATOMIA

CONSIDERAÇÕES GERAIS

O fruto protege o óvulo durante o seu desenvolvimento em semente. A semente é a unidade reprodutiva das Spermatophyta e o elo de ligação entre gerações sucessivas.

De um modo geral, as sementes contêm o embrião, que é o esporófito jovem. A semente contém, assim, uma "plantinha pré-formada" com reservas ao seu redor ou em seus próprios tecidos, permitindo que esta sobreviva até que suas raízes possam absorver água e sais minerais e suas folhas realizar fotossíntese antes dos nutrientes se esgotarem. Desse modo, as sementes representam uma grande vantagem adaptativa.

Os frutos e as sementes apresentam grande diversidade, porém são constantes na sua estrutura. Nos frutos, a diversidade pode estar associada à função de dispersão, facilitando a distribuição das sementes que estão

contidas neles. Nas sementes as diferenças estruturais podem estar relacionadas com a germinação e a sobrevivência do jovem esporófito.

Em ambientes estáveis, com boas condições e poucos predadores, as plantas em geral produzem poucas sementes grandes. Plantas que vivem em ambientes heterogêneos, em geral, necessitam produzir muitas sementes pequenas para que algumas cheguem a se desenvolver, encontrando um hábitat adequado. Há casos ainda em que uma planta pode produzir vários tipos de sementes, podendo assim explorar mais nichos ecológicos, como é o caso de *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). A biologia de cada espécie determina o que é melhor para esta espécie.

ORGANIZAÇÃO DO FRUTO

O fruto é o ovário amadurecido de uma flor (Fig. 7). Em muitos casos sua formação depende da polinização e da atividade de hormônios, tais como o ácido indolilacético

(AIA), ácido giberélico (GA_3), etc. A formação do fruto pode dar-se sem que a fecundação ocorra, processo conhecido como partenocarpia. Um dos exemplos mais conhecidos é o da banana (*Musa parasidiaca*).

Quando o ovário se transforma em fruto, a parede do ovário (folha carpelar) converte-se no pericarpo. O carpelo consiste principalmente de epiderme externa, parênquima entremeadado de tecido vascular e epiderme interna. O suprimento vascular do fruto é aquele da flor da qual se derivou. Tendo em vista a grande variação estrutural das flores, os frutos também apresentam grande diversificação morfológica. Durante o desenvolvimento do fruto também podem ocorrer profundas modificações histológicas, daí a variabilidade estrutural dos frutos.

A parede do fruto pode assim ser mais ou menos diferenciada e, com freqüência, o pericarpo mostra três camadas distintas. Se estas forem reconhecíveis são denominadas, de fora para dentro, exocarpo (ou epicarpo), mesocarpo e endocarpo.

Em geral, o exocarpo e o endocarpo correspondem, respectivamente, à epiderme externa e interna do carpelo. As epidermes externa e interna assemelham-se àquelas do caule e folha no que diz respeito à presença de estômatos e cutícula. A periderme pode substituir a epiderme externa da parede do fruto, formando uma camada contínua ou descontínua. Estruturas que lembram lenticelas também podem se formar no exocarpo. Quando o fruto é suculento, o tecido parenquimático predomina no mesocarpo e quando o fruto é seco, forma-se, em geral, pouco parênquima e diferencia-se bastante esclerênquima.

No caso de fruto seco deiscente do tipo legume, o exocarpo pode ser constituído apenas pela epiderme, como em ervilha (*Pisum sativum*) ou pela epiderme e camada sub-epidérmica, como em feijão (*Phaseolus vulgaris*) e soja (*Glycine max*), ambas compostas de células de paredes espessas. O mesocarpo é geralmente parenquimático, com células de paredes delgadas e o endocarpo acha-se constituído por várias camadas de células de paredes espessas (Fig. 8).

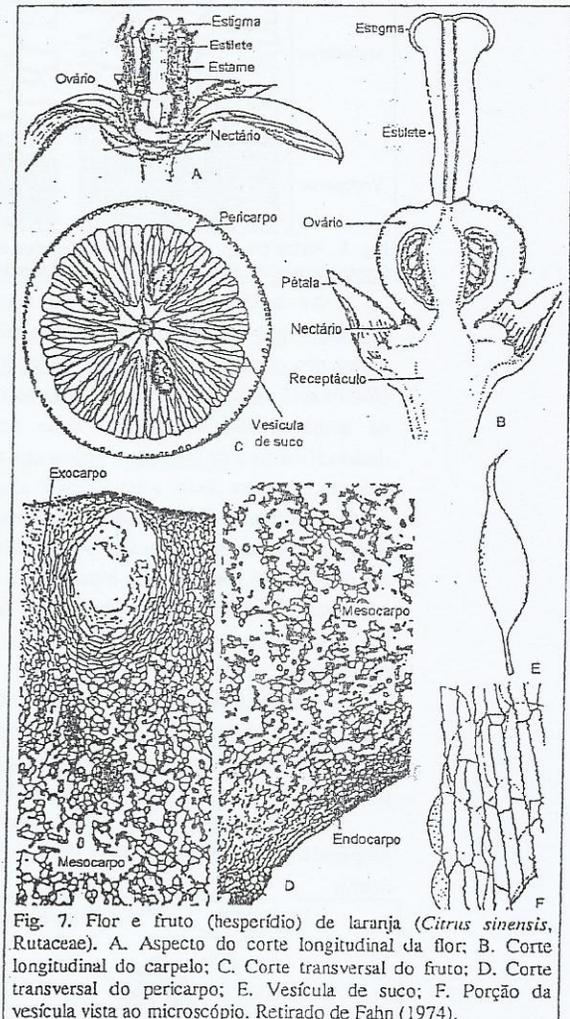


Fig. 7. Flor e fruto (hesperídio) de laranja (*Citrus sinensis*, Rutaceae). A. Aspecto do corte longitudinal da flor; B. Corte longitudinal do carpelo; C. Corte transversal do fruto; D. Corte transversal do pericarpo; E. Vesícula de suco; F. Porção da vesícula vista ao microscópio. Retirado de Fahn (1974).

No caso de frutos suculentos, em geral, a parte suculenta é constituída por parênquima. No caso das drupas, como por exemplo, o pêssego (*Prunus* sp.), o exocarpo delgado corresponde à camada epidérmica e colênquima sub-epidérmico, o mesocarpo carnoso é parenquimático e o endocarpo pétreo apresenta esclereídes (Fig. 9). As paredes dos frutos do gênero *Citrus* (hesperídios) estão diferenciadas num exocarpo que tem epiderme com glândulas de óleo e colênquima, constituindo o flavedo, ou seja, a parte amarela da "casca"; um mesocarpo constituído por parênquima esponjoso, que é o albedo, isto é, a parte branca da "casca" e, um endocarpo constituído por epiderme e camadas sub-epidérmicas, onde se observam as vesículas de suco (Fig. 7 C-F).

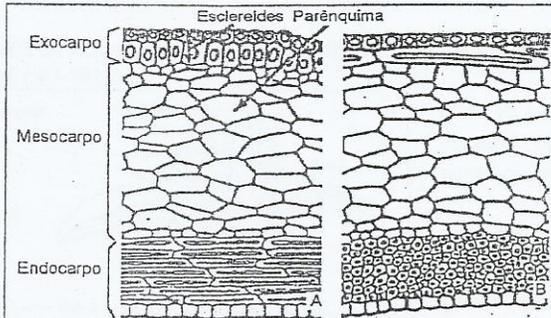


Fig. 8. Pericarpo do legume de soja (*Glycine max*, Fabaceae). A. Corte transversal; B. Corte longitudinal. Retirado de Esau (1972).

As mudanças que levam à formação do fruto envolvem não apenas o ovário, mas, em muitos casos, partes não carpelares tais como o receptáculo no morango (*Rubus* sp.), cálice na amora, brácteas no abacaxi e hipanto na maçã (*Malus domestica*). Pode ocorrer, ainda, o desenvolvimento de placenta e septos dos ovários, como no tomate. Em vista disso, a tendência é ampliar o termo de modo a incluir toda e qualquer parte extra-carpelar que possa estar associada ao ovário por ocasião da maturidade. Na maçã o que comemos é o hipanto (Fig. 10), e este pode ser constituído apenas por parênquima ou ser constituído de um parênquima com esclereídes, como na pêra (*Pyrus communis*) e no marmelo.

A maturação do fruto envolve mudanças em sua estrutura e composição química. O amido armazenado, por exemplo, é transformado em açúcares ou gorduras, o tanino pode desaparecer e vários ésteres são produzidos.

A abscisão dos frutos, como a das folhas, pode ser preparada por divisão celular ou pode se dar sem que ela ocorra.

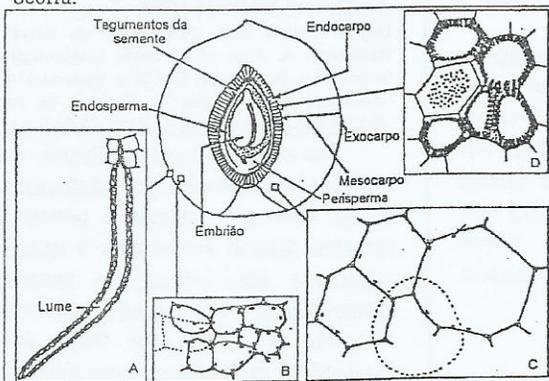


Fig. 9. Fruto (drupa) de pêsego (*Prunus* sp., Rosaceae) em corte longitudinal. A. Tricoma da epiderme; B-C. Parênquima do mesocarpo; D. Esclereídes do endocarpo.

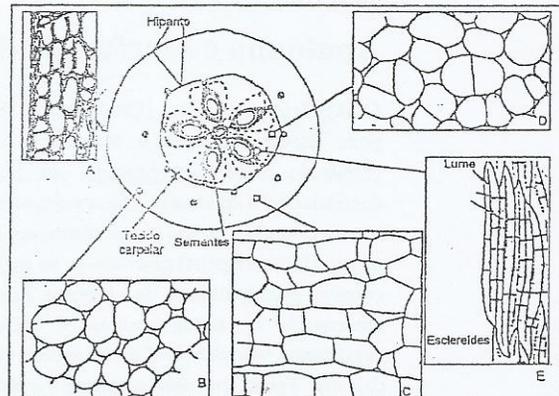


Fig. 10. Fruto acessório de maçã (*Malus domestica*, Rosaceae) em corte transversal mediano. A. Epiderme e colênquima; B-C. Parênquima do hipanto; D. Parênquima do exocarpo; E. Endocarpo do fruto maduro.

ORGANIZAÇÃO DA SEMENTE

A semente nas Spermatophyta é o óvulo fecundado. Os detalhes estruturais do óvulo são, até certo ponto, preservados durante a sua transformação em semente.

Nas gimnospermas, a semente apresenta embrião, tegumento e o restante do megasporângio ou nucelo. Este tecido (n) nutrirá o embrião, o qual apresenta 2 ou mais cotilédones. O tegumento da semente é proveniente do tegumento ovular.

A semente nas angiospermas consta basicamente de 3 partes: embrião, endosperma (às vezes ausente) e tegumentos. O embrião e endosperma são produtos da dupla fecundação, enquanto que o tegumento seminal desenvolve-se a partir do ovular.

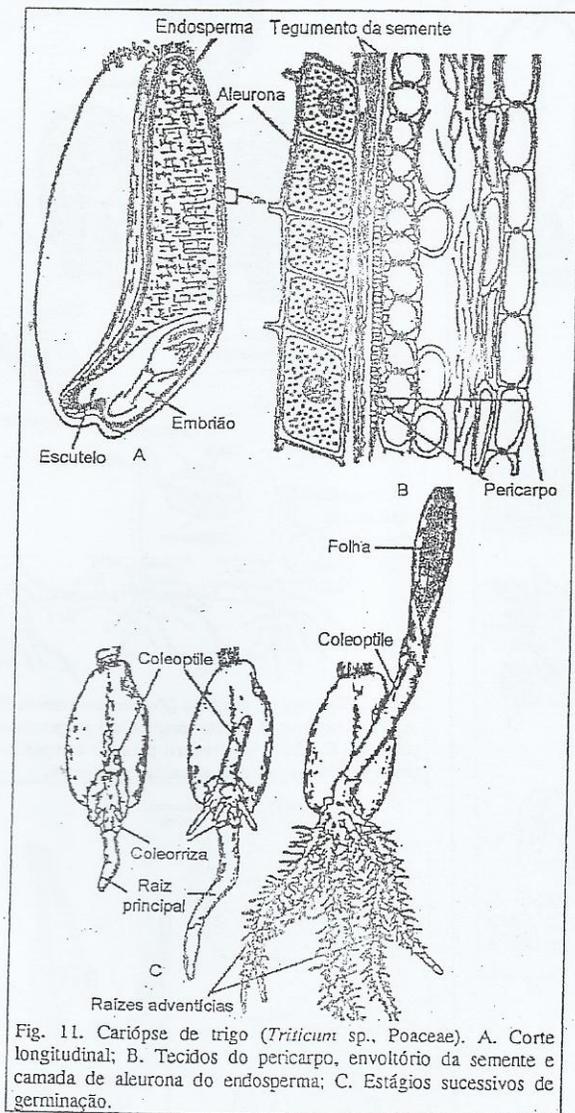


Fig. 11. Cariópsse de trigo (*Triticum* sp., Poaceae). A. Corte longitudinal; B. Tecidos do pericarpo, envoltório da semente e camada de aleurona do endosperma; C. Estágios sucessivos de germinação.

TEGUMENTOS

Nas gimnospermas, os óvulos são unitegmentados e em *Pinus*, das três camadas que existiam, a mais externa, carnosa, degenera, a intermediária se transforma no tegumento externo da semente e a camada interna, se torna papirosa.

Nas angiospermas, no caso de óvulos bitegmentados, os tegumentos externo e interno transformam-se em testa e tégmen, respectivamente. Quando um único tegumento está presente, fala-se em testa. A micrópila pode ser totalmente obliterada ou permanecer como um poro distinto. O funículo todo ou parte dele sofre abscisão, deixando uma cicatriz, o hilo. Nos óvulos anátropos, cujo funículo solda-se com o tegumento, esta

região permanece reconectível como uma saliência ou cicatriz denominada rafe, como ocorre em sementes de feijão (*Phaseolus vulgaris*) (Fig. 12 A-B).

As variações na estrutura da testa dependem, de um lado, das características específicas do óvulo, especialmente no que diz respeito à espessura do(s) tegumento(s) e arranjo do tecido vascular e, ainda, das modificações sofridas pelo tegumento durante o desenvolvimento e maturação das sementes.

Na maioria das sementes das angiospermas, o tegumento seminal é seco, mas em algumas esse revestimento é suculento. A testa tem por função proteger o embrião, mas está envolvida também no processo de germinação. A ocorrência de tegumentos impermeáveis à água e aos gases é comum em várias angiospermas, principalmente nas leguminosas. Nesses casos, é necessário quebrar a dormência dessas sementes para que a germinação se processe. Na natureza isso ocorre de vários modos. Algumas sementes, por exemplo, são atacadas por microorganismos e fungos ou ácidos presentes no solo; outras podem ter sua testa fendida devido a exposição à alternância de temperaturas altas e baixas ou, ainda, serem ingeridas e escarificadas pelos ácidos existentes no trato digestivo de alguns animais.

O tegumento tem também a função de proteger o embrião contra o ataque de microorganismos, predação por animais, danos mecânicos, dessecação, etc., tendo ainda um importante papel na dispersão da espécie pela aquisição de tricomas (algodão), asas (ipê) ou tecidos de cores vivas (magnólia).

Certas sementes podem apresentar, ainda, estruturas especiais, relacionada com algum tipo de dispersão. Citam-se carúncula e arilo. A carúncula é uma estrutura suculenta, presente na extremidade micropilar da semente e resultante da proliferação das células do tegumento externo (Fig. 13). É comum nas Euphorbiaceae, como em mamona (*Ricinus communis*). Tem função na dispersão da semente, pois sendo açucarada é levada pelas formigas. Além disso, em virtude de ser higroscópica, absorve água do solo e passa para o embrião durante a germinação. O arilo é formado a partir do funículo e envolve o óvulo parcial ou totalmente após a fecundação. Nas Passifloraceae (maracujá, *Passiflora* sp.), o arilo contém óleo, amido e pigmentos. Ocorre principalmente em plantas tropicais, sendo raro nas temperadas.

EMBRIÃO

Nas gimnospermas do grupo das coníferas, forma-se o zigoto após a fecundação da oosfera por um único gameta. Durante o desenvolvimento do embrião, em geral

ocorre uma etapa de núcleos livres, cujo número varia com o táxon, antes de se formarem as paredes das células.

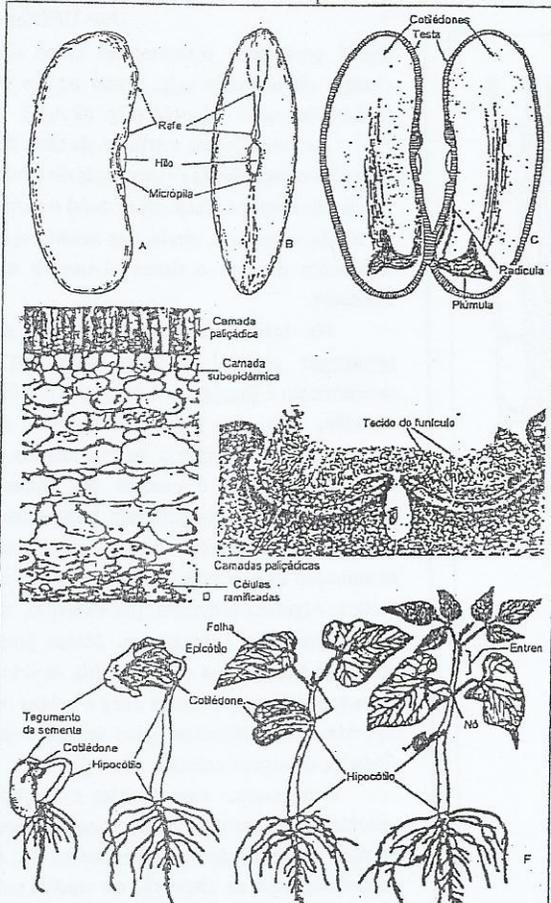


Fig. 12. Semente de feijão (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). A. Vista lateral; B. Vista frontal; C. Corte longitudinal; D. Corte transversal do tegumento; E. Corte transversal do tegumento na região do hilo; F. Estágios de germinação.

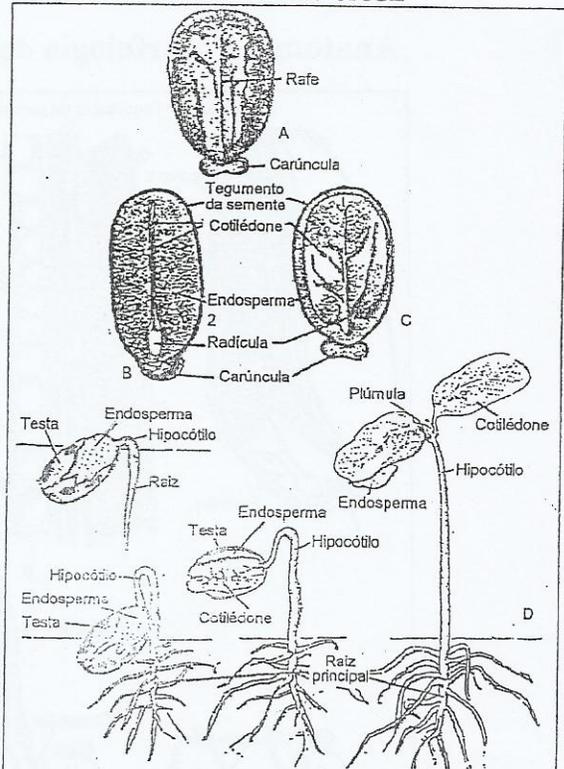


Fig. 13. Semente de mamona (*Ricinus communis*, Euphorbiaceae). A. Vista externa; B. Corte longitudinal perpendicular à superfície achatada; C. Corte longitudinal paralelo à superfície achatada. D. Estágios sucessivos da germinação da semente.

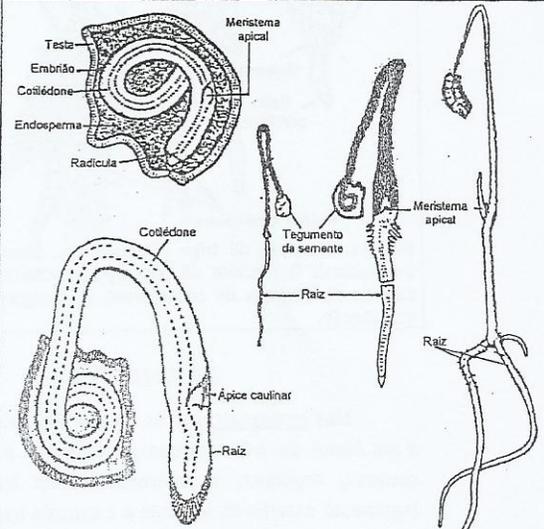


Fig. 14. Semente de cebola (*Allium cepa*, Liliaceae). Estágios sucessivos de germinação.

Em *Pinus nigricans*, por exemplo, formam-se quatro núcleos que se dirigem para a parte inferior do zigoto (na região oposta à micrópila). Esses quatro núcleos se dividem dando origem a duas camadas contendo cada uma delas

quatro núcleos. Formam-se, então, paredes celulares que separam os quatro núcleos superiores dos inferiores. Novas divisões levam à formação de quatro camadas, cada uma com quatro células e a parte superior restante não é separada por paredes. A camada abaixo permanece dentro da parede da célula-ovo original, mas é separada da camada superior por uma parede relativamente espessa. Estas células vão constituir a chamada "roseta". As quatro células da camada seguinte formam o suspensor, que tem a função de empurrar as quatro células terminais (pró-embriões) para o interior do megagametófito. Este tecido, nas gimnospermas, nutre o embrião e é haplóide. Somente as células terminais tomam parte na formação do embrião, após a formação de um suspensor secundário.

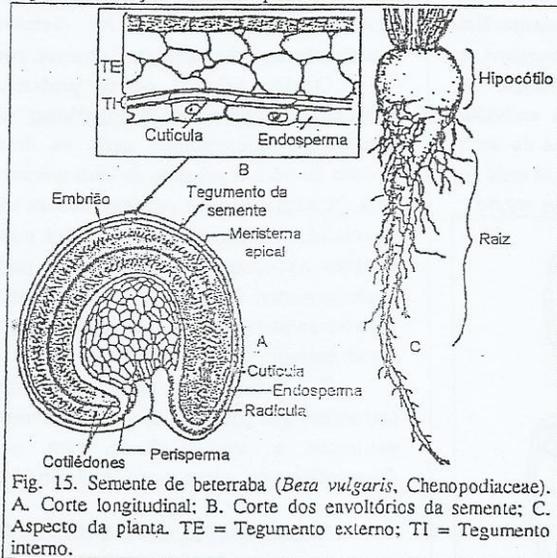


Fig. 15. Semente de beterraba (*Beta vulgaris*, Chenopodiaceae). A. Corte longitudinal; B. Corte dos envoltórios da semente; C. Aspecto da planta. TE = Tegumento externo; TI = Tegumento interno.

A ocorrência de mais de um embrião na semente é referida como poliembria. Nas gimnospermas ocorre poliembria, pois geralmente diferenciam-se de 2 a 8 arquegônios e, assim, podem ser formados mais de um embrião no gametófito feminino; além disso, como visto acima, por clivagem de cada célula-ovo ou zigoto originam-se 4 pró-embriões. Entretanto, apenas um embrião se desenvolve, na maioria dos casos.

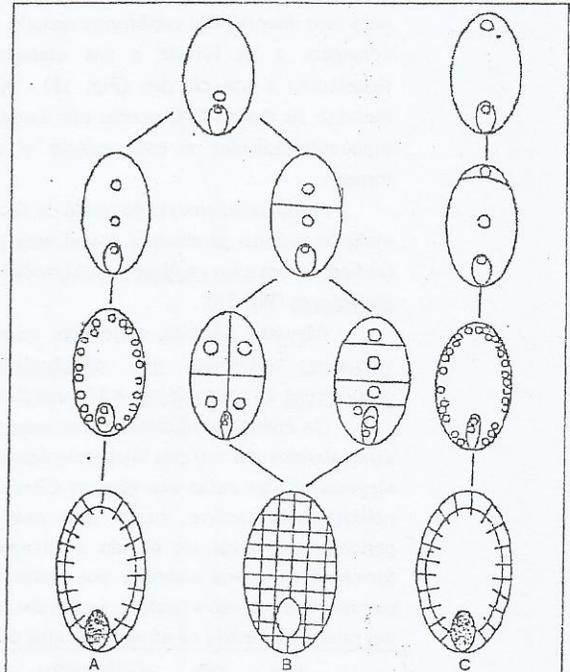


Fig. 16. Tipos de endosperma: A. Nuclear; B. Celular; C. Helobial

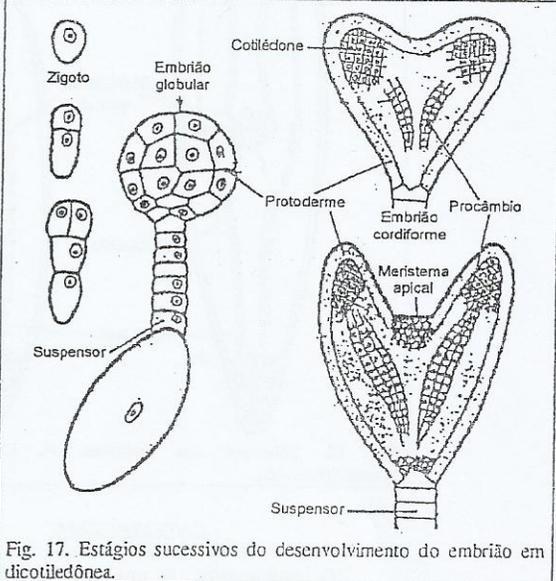


Fig. 17. Estágios sucessivos do desenvolvimento do embrião em dicotiledônea.

Nas angiospermas, a oosfera fecundada dá origem ao zigoto e este a um embrião que tem a potencialidade para formar uma planta completa (Fig. 17). O zigoto se divide transversalmente, resultando numa pequena célula apical em direção à calaza e outra basal, em direção à micrópila. O padrão de desenvolvimento do embrião durante o início da embriogênese é comum para as angiospermas, passando pelas fases de pró-embrião e estágio globular. As diferenças aparecem quando tem início

a formação dos cotilédones e a principal diferença entre os embriões maduros de mono e dicotiledôneas está no número de cotilédones. Nas dicotiledôneas o embrião passa pela fase denominada cordiforme quando os 2 cotilédones começam a se formar e nas monocotiledôneas fica semelhante a um cilindro (Fig. 18). À medida que o embrião se desenvolve, ocorre um alongamento do eixo hipocótilo-radicular e este estágio é denominado de torpedão.

Independentemente do modo de desenvolvimento, o embrião maduro geralmente possui uma raiz embrionária (radícula), um eixo caulinar (epi-hipocótilo) e um ou dois cotilédones (Fig. 18).

Algumas famílias, entretanto, caracterizam-se por apresentar embriões não diferenciados, como as orquidáceas, as ericauláceas e Mayaca fluviatilis.

Os embriões adicionais nem sempre amadurecem, sendo detidos nos estágios iniciais do desenvolvimento. Em algumas plantas como nos gêneros *Citrus* e *Mangifera*, a poliembrião ocorre como um caráter normal. A poliembrião pode ser devido a clivagem do embrião, formação de novos embriões por outras células do saco embrionário que não a oosfera, desenvolvimento de mais de um saco embrionário ou ativação de uma célula do nucelo.

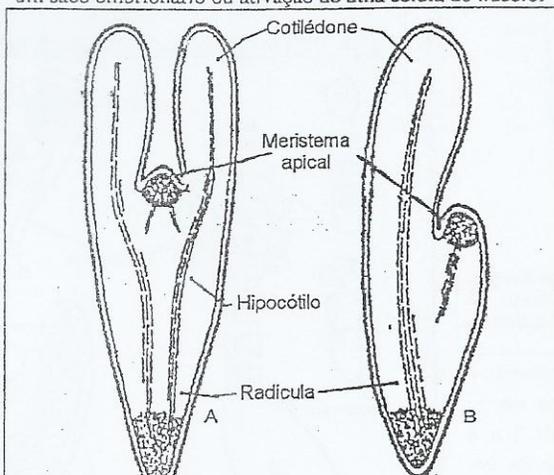


Fig. 18. Estrutura dos embriões. A. Dicotiledônea; B. Monocotiledônea.

ENDOSPERMA

O endosperma é um tecido característico das angiospermas, geralmente triplóide, sendo formado pela fusão de um dos gametas masculinos com os dois núcleos polares da célula central (ou núcleo secundário). O transporte de nutrientes para o novo esporófito é facilitado pela ocorrência de células de transferência, que podem estar presentes, por exemplo, nas epidermes interna e externa do

endosperma. O endosperma maduro é formado por células compactamente arranjadas, de paredes finas ou espessadas, que contêm material de reserva, tais como grãos de amido, proteínas, lipídios, etc. Dependendo de como se desenvolve, o endosperma pode ser de três tipos: nuclear, celular e helobial (Fig. 16).

No tipo nuclear de endosperma (mais comum), as divisões iniciais não são acompanhadas pela citocinese e os núcleos estão, inicialmente, livres no citoplasma da célula central, circundando o vacúolo central. Tal condição pode persistir sendo totalmente consumido pelo embrião em desenvolvimento ou ainda se tornar celular em estágios posteriores, o que é mais comum. Ocorre em coco (*Cocos nucifera*), a água-de-coco é o endosperma líquido, contendo muitos núcleos livres e quando torna-se celular forma a parte branca sólida, que é comestível.

O tipo celular caracteriza-se pela ausência de divisões nucleares livres. As divisões são sempre acompanhadas pela formação da parede, como em *Lobelia*.

O tipo helobial ocorre predominantemente em monocotiledôneas e em dicotiledôneas relacionadas e é considerado intermediário entre os dois primeiros. A divisão do núcleo primário do endosperma é acompanhada pela formação de uma pequena câmara calazal e de uma grande câmara micropilar. Na câmara micropilar ocorrem divisões nucleares e a formação de paredes só ocorre posteriormente. Na câmara calazal o núcleo permanece indiviso ou pode dividir-se, permanecendo, em geral, livres. Como exemplo cita-se a *Saxifraga*.

O endosperma pode desenvolver estruturas haustoriais que penetram nos tecidos ovulares, absorvendo nutrientes e transferindo-os para o embrião em desenvolvimento, como ocorre em beijo (*Impatiens* sp.).

CLASSIFICAÇÃO DA SEMENTE DAS ANGIOSPERMAS

A) QUANTO À PRESENÇA DE ENDOSPERMA

O endosperma encontra-se presente na maior parte das angiospermas, mas varia em quantidade e, ocasionalmente, pode estar ausente como nas orquidáceas.

Quando as reservas são encontradas no endosperma, as sementes são chamadas albuminosas ou endospermadas, como por exemplo em mamona (Fig. 13), cereais (Fig. 11) e cebola (Fig. 14). Noutras, o endosperma é completamente absorvido pelo embrião em desenvolvimento e as reservas são acumuladas no próprio embrião, principalmente nos cotilédones. Fala-se, então em sementes exalbuminosas ou exospermadas como no caso de leguminosas (Fig. 12).

Parece que na maioria das plantas, o embrião retira seus metabólitos principalmente do endosperma, que por

sua vez obtém nutrientes do saco embrionário e tecidos adjacentes, levando à reabsorção do nucelo e, eventualmente, das camadas internas do tegumento. O saco embrionário, embrião e endosperma podem formar estruturas haustoriais para a absorção de nutrientes para o seu crescimento.

B) QUANTO À PRESENÇA PERISPERMA (DE RESTOS DE NUCELO)

O tecido nucelar do óvulo geralmente é completamente desintegrado durante o desenvolvimento do saco embrionário, embrião e endosperma. Em certos taxa, no entanto, parte dele permanece na semente, como tecido de reserva, o perisperma, como ocorre em *Yucca*. Ambos os tecidos, perisperma e endosperma, podem estar presentes na mesma semente, como em beterraba (*Beta vulgaris*) (Fig. 9).

DIÁSPORO

No sentido popular, o termo semente é também usado para designar pedaços de tubérculos de batata, bulbilhos, cariópse, aquênios, etc. O termo adequado para designar essas unidades de dispersão é diásporo.

Nas angiospermas mais primitivas o fruto se abre na própria planta e a semente é a unidade de dispersão. Nos grupos mais derivados, a função de dispersão é transferida aos frutos, os quais interagem com o vento, água ou animais para facilitar a distribuição das sementes que estão contidas neles. Tais pressões seletivas levaram a uma grande diversidade de frutos e também a que outros tecidos próximos do ovário contribuíssem para a proteção da semente e sua dispersão.

POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO.

BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO

CONSIDERAÇÕES GERAIS

Diferentemente dos animais, as plantas são seres imóveis, embora algumas delas tenham um considerável poder de propagação vegetativa ou de dispersão através dos seus pólenes e sementes. Além disso, cerca de 90% das espécies de Angiospermas apresentam flores pelo menos morfológicamente monóclinas.

A maioria das Angiospermas apresenta uma larga gama de opções reprodutivas disponíveis para seleção. Elas podem aparecer continuamente através de variações genéticas ou intermitentemente através de mutações que ocorrem na maioria das populações das plantas. A reprodução nas Fanerógamas inclui processos assexuados e sexuados. O processo sexuado envolve fusão e divisão e propicia combinações genéticas, que são a principal fonte de variações hereditárias, e permitem às espécies responderem a condições ambientais heterogêneas ou em mudança. Por outro lado, a reprodução assexuada é vantajosa em ambientes mais ou menos constantes, onde as espécies já estão bem adaptadas. Os dois processos de reprodução podem aparecer combinados de diferentes maneiras nas plantas, cada um deles produzindo um efeito característico na estrutura das espécies.

REPRODUÇÃO ASSEXUADA.

A reprodução assexuada (apomítica) nas Gimnospermas e Angiospermas envolve basicamente dois métodos: propagação vegetativa e a agamosperma. Todos os indivíduos resultantes são formados a partir de um só parental por divisões mitóticas, e devem ser referidos como membros de um clone.

PROPAGAÇÃO VEGETATIVA.

A propagação vegetativa ocorre de diversas maneiras podendo ser citadas: porções de estolhos (caules aéreos); porções de rizomas e tubérculos (caules subterrâneos), bulbos e cormos (caules subterrâneos); gemas adventícias formadas em caules cortados ou folhas caídas e propágulos vegetativos (falsa viviparidade), que aparecem nas flores ou inflorescências. Algum tipo de propagação vegetativa ocorre em mais de 80% de todas as Angiospermas e em alguns casos, como nas Lemnaceae, praticamente substitui a reprodução sexuada. A *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) é uma planta dióica, nativa do oeste dos Estados Unidos, onde se reproduz sexuadamente por sementes e tem propagação vegetativa

por porções do caule. Em 1840 foram introduzidas na Inglaterra apenas plantas femininas e até o final do século, a espécie já estava espalhada em toda a ilha, mesmo na ausência das plantas masculinas. Para as Gimnospermas não existem tantas formas de propagação, porém novas plantas podem ser formadas por via assexuada como ocorre em *Sequoia sempervirens*, onde para certas áreas se estima que cerca de 80% das árvores adultas originaram-se de propagação vegetativa e apenas 20% de sementes.

AGAMOSPERMIA

Na agamosperma, o indivíduo produz sementes viáveis contendo embrião, o qual não surgiu por fecundação. O embrião é originado a partir de uma oosfera $2n$, a qual é proveniente diretamente da célula-mãe de megásporos (ginósporos) sem ocorrência da meiose ou a partir de outras células do saco embrionário ou de outras partes do óvulo (partenogênese). Tais sementes, para a sua formação, podem necessitar ou não da polinização. A polinização, nesse caso, estimularia o desenvolvimento do endosperma, que é necessário para a formação normal da semente e do embrião. A agamosperma ocorre em várias famílias como Gramineae, Compositae e Rosaceae e pode ser facultativa ou obrigatória substituindo neste caso, a reprodução sexuada.

REPRODUÇÃO SEXUADA.

Entre as Fanerógamas podem ser encontrados diferentes sistemas de reprodução sexuada que incluem desde a fecundação cruzada obrigatória até a autofecundação exclusiva.

O processo da fecundação nas Fanerógamas é precedido pela polinização e nas Angiospermas essa etapa inclui: a liberação do pólen da antera, a transferência do pólen e o depósito do pólen no estigma.

Nas Angiospermas, a organização floral tem um importante papel na polinização. O cálice tem função de proteção do botão floral; a corola serve para atração dos polinizadores; as anteras produzem o pólen e o gineceu possui, no ápice, a parte receptiva (estigma), na porção intermediária, o estilete guia o crescimento do tubo polínico até a base dos óvulos, onde se localiza a oosfera. Esse é o padrão básico, mas variações podem ocorrer nas diferentes famílias, gêneros e até espécies de Angiospermas.

O pólen pode viver por um tempo maior ou menor após a sua liberação da antera, sendo viável por algumas horas até alguns dias. Pólenes de *Pinus ponderosa* chegaram a germinar após 11 dias de estocagem a temperatura de 0-4

°C e pólen de *Cycas circinalis* germinaram após 11 meses estocados em temperatura ambiente. Por outro lado, pólen de *Digitalis* (Scrophulariaceae) perde seu poder germinativo antes do final da ântese da flor. O estigma é a parte mais variável do gineceu, geralmente é arredondado, pequeno e viscoso e se localiza no ápice do estilete. Em *Iris*, *Diets* e *Morea* (Iridaceae), a superfície estigmática é uma pequena parte do todo. O grão de pólen se adere ao estigma devido em parte à rugosidade do grão, em parte devido à rugosidade do estigma e em parte, devido a natureza viscosa da superfície estigmática. A importância relativa desses três fatores é variável.

Ao nível da polinização, considera-se autogamia quando a polinização ocorre dentro de uma mesma flor e de alogamia quando o pólen é transportado de uma flor para o estigma de outra. A alogamia pode envolver duas flores de uma mesma planta - geitonogamia -, ou de plantas diferentes - xenogamia. Em nível genético, a geitonogamia é equivalente à autogamia, porém em relação à polinização ela envolve o mesmo tipo de trabalho por parte dos polinizadores que a xenogamia. Por outro lado, a xenogamia pode ser geneticamente equivalente à autogamia, se as plantas envolvidas pertencerem a um mesmo clone.

A fecundação decorrente da fusão do núcleo espermático e da oosfera de uma mesma flor é denominada de autofecundação ("inbreeding"), ao passo que a fecundação originada de um núcleo espermático e da oosfera de flores diferentes é denominada fecundação cruzada ("outbreeding").

Nas Gimnospermas atuais, há a ocorrência generalizada de estruturas díclinas em plantas monóicas e dióicas, garantindo assim a prevenção da autogamia. Nas Angiospermas, no entanto, onde cerca de 90% das espécies apresentam flores monóclinas, existe uma tendência bem geral ao desenvolvimento de mecanismos morfológicos ou fisiológicos visando o impedimento da autogamia e a posterior autofecundação. Entre os mais frequentes podem ser referidos: dicogamia, hercogamia, heteromorfia e diclinia entre os morfológicos e autoincompatibilidade entre os fisiológicos.

Quando em uma flor monóclina ocorre a liberação do pólen concomitantemente à maturação do estigma, falamos em homogamia. Este processo é inverso ao da dicogamia, onde há separação no tempo, nas funções de liberação do pólen e receptividade do estigma na mesma flor. Esse último processo inclui a protândria e o protoginia. Na protândria o pólen é disponível antes que o estigma esteja receptivo. Esta condição é muito comum nas Compositae, Campanulaceae, Labiatae e Leguminosae. Em *Saintpaulia* (violeta-africana), as flores são protândricas,

porém os estames permanecem vistosos mesmo após a liberação do pólen, atraindo os polinizadores que procuram pólen, no que são enganados. Na protoginia o gineceu amadurece inicialmente; esse fenômeno tem menor frequência que a protândria. Ocorre especialmente em algumas espécies de Aristolochiaceae, Plantaginaceae, Cruciferae e Rosaceae. Na dicogamia as flores são morfológicamente monóclinas, porém funcionalmente díclinas.

A hercogamia é a separação espacial entre as anteras e os estigmas. Bons exemplos são os encontrados nas Asclepiadaceae, Orchidaceae e Iridaceae.

A heteromorfia ou heterostilia é a presença, na mesma população, de flores de mais de um tipo: as longistilas e as brevistilas. Nessas flores ocorrem tamanhos diferentes de estames e estiletos, além de diferenças no tamanho e ornamentação do pólen e das papilas estigmáticas. Tal fenômeno é denominado distilia, quando ocorrem dois tipos de flores (brevistilas e longistilas), ou tristilia quando ocorrem três tipos de flores (brevistilas, medistilas e longistilas); e, neste caso, as flores possuem os estames chegando a duas alturas. Para ocorrer a formação de sementes nessas plantas, deve haver polinização alógama e existir uma associação correta entre o tipo de pólen e de estigma.

Associado ao padrão morfológico, as plantas heteromorfas apresentam, também, reações de autoincompatibilidade. No caso de distilia é possível identificar, ao menos, 6 diferentes genes, 3 afetando o lado feminino (comprimento do estilete, pápila estigmática e reação de incompatibilidade do estigma) e 3 afetando o lado masculino (tamanho do pólen, tamanho da antera e reação de incompatibilidade do pólen). Esses genes funcionam como uma unidade e por esse motivo alguns autores denominam o conjunto de supergene.

A heterostilia é mais comum que a tristilia e ocorre por exemplo nas Rubiaceae, Primulaceae e Turneraceae. A tristilia ocorre em apenas três famílias: Lythraceae, Oxalidaceae e Pontederiaceae.

Considera-se, como uma tendência na evolução das Angiospermas, a passagem de flores monóclinas para díclinas e de plantas hermafroditas para monóicas e dióicas. Famílias descritas há longo tempo como possuindo flores monóclinas, são consideradas hoje como apresentando flores díclinas pelo menos funcionalmente. Nesses caso, a redução do androceu nas flores funcionalmente pistiladas não é muito acentuada, porém tais flores não produzem pólen ou quando estes são produzidos, são inviáveis.

Quanto ao sexo, as plantas podem ser: hermafroditas, quando portam flores monóclinas; monóicas, quando as flores díclinas estão na mesma planta; dióicas.

quando flores díclinas ocorrem em plantas diferentes; ou poligâmicas quando ocorrem na mesma planta flores monóclinas e díclinas. Verifica-se que na maioria das plantas monóicas e dióicas um predomínio de flores estaminadas (masculinas) em relação ao das flores pistiladas (femininas).

Nas angiospermas com flores monóclinas, o pólen de uma flor pode chegar ao estigma da mesma flor. Neste caso, pode ocorrer o desenvolvimento do tubo polínico e posterior fecundação sendo essa planta autocompatível; ou pode haver uma rejeição desse pólen através de um mecanismo denominado autoincompatibilidade. A autoincompatibilidade em geral ocorre ao nível do estigma, mas pode ocorrer também até em nível da fecundação. É um processo controlado geneticamente e ocorre tanto em plantas homomórficas como nas heteromórficas.

POLINIZAÇÃO.

A transferência do pólen do local onde foi formado para uma superfície receptora é denominada polinização. Podem ser reconhecidos dois grupos de processos de polinização: polinização abiótica e polinização biótica.

POLINIZAÇÃO ABIÓTICA.

A polinização abiótica é realizada através de dois agentes: vento e água.

A polinização pelo vento - anemofilia - é o tipo dominante de polinização abiótica, ocorrendo praticamente em muitas Gimnospermas e em várias famílias de Angiospermas, especialmente em Monocotiledóneas como Gramineae, Cyperaceae e nas Hamamelidiae (Dicotiledóneas). Praticamente, em todos esses grupos, a anemofilia é secundária, pois seus ancestrais mais próximos são entomófilos. As flores polinizadas pelo vento normalmente apresentam as seguintes características típicas da anemofilia: flores unissexuais, que se apresentam desenvolvidas nas espécies caducifolias, antes que as folhas se desenvolvam ou que se destacam da massa de folhas; perianto insignificante ou ausente; brácteas e perianto quando presentes, geralmente verdes ou castanho - escuros a avermelhadas, estando essa coloração talvez relacionada com as condições de temperatura para abertura da flor; odor ausente, apesar de algumas espécies anemófilas ainda apresentarem odor, mostrando a sua passagem recente da entomofilia para anemofilia; anteras expostas, geralmente portando longos filetes; estigmas expostos, geralmente em superfície receptiva bastante ampla; pólenes pequenos, lisos, secos, produzidos em grande quantidade e redução no número de óvulos.

A polinização pela água - hidrofilia - também é uma condição derivada nas Angiospermas e está ligada ao

hábitat aquático. A polinização pela água pode ocorrer na superfície da água ou dentro desta. Na polinização que ocorre na superfície, geralmente o pólen é liberado na água e flutua até atingir o estigma que está exposto. Tal processo ocorre por exemplo em *Ruppia*, *Callitriche*, *Vallisneria*, *Lemma* e *Elodea*. A ocorrência de polinização dentro da água é registrada para poucas plantas como por exemplo em *Najas*, *Halophila* e *Zostera*. Nesses casos, geralmente os pólenes são longos, de parede celulósica e se enroscam nos estigmas, ocorrendo um rápido crescimento do tubo polínico.

POLINIZAÇÃO BIÓTICA.

Durante o Cretáceo, os besouros e moscas primitivas voavam de uma flor para a outra, alimentando-se de pólen, óvulos e partes das flores (principalmente pétalas), realizando a polinização e, provavelmente, provocando tantos benefícios como malefícios para as flores. Atualmente a situação é bastante diferente, pois se de um lado a planta se utiliza para transporte do pólen, do serviço de diferentes tipos de animais tais como: insetos, pássaros, morcegos, formigas e mesmo macacos, esses animais, por outro lado, desenvolveram estruturas eficientes para a extração e utilização das recompensas oferecidas pelas flores (recursos florais).

Um atrativo floral para ser eficiente deve iniciar no visitante uma reação em cadeia que cria ou satisfaz um desejo, e que está ligado aos três sistemas principais de instintos: alimentar, sexual e criação do ninho. Os atrativos e recompensas oferecidos pelas flores aos visitantes incluem principalmente: atração visual, odor, pólen, néctar e óleo.

ATRAÇÃO VISUAL

Os dois principais meios de atração visual para os polinizadores são cor e forma da corola. Nas flores anemófilas, a corola perde essa função sendo geralmente ausente ou muito reduzida. Algumas vezes, como na família Compositae, toda a inflorescência funciona como uma única flor e enquanto nos padrões mais plesiomórficos, como por exemplo no gênero *Taraxacum* todas as flores são monóclinas e apresentam as mesmas funções; nos gêneros mais especializados, como por exemplo *Titonia*, as flores centrais são monóclinas e as periféricas são díclinas, maiores e apresentam corola plana de colorido vistoso, funcionando como a "corola" de outras flores. Desse modo, a função de atração é feita pelas flores periféricas enquanto a "sexual" é central.

As cores das flores têm sido um assunto de intensivos estudos sob aspectos fisiológicos e de composições químicas. Muitos pigmentos vegetais têm um

papel bem estabelecido no fornecimento de cores atraentes nas flores, afim de promover a polinização podendo, ainda, auxiliar na dispersão dos frutos e sementes, quando estes mostram coloração. Os pigmentos vegetais podem ser classificados em lipossolúveis e hidrossolúveis. Dentre os lipossolúveis encontram-se os carotenóides e clorofilas. Estas últimas estão envolvidas apenas na fotossíntese. Como pigmentos hidrossolúveis mais importantes citam-se as betalaínas, antocianinas, chalconas e auronas. Os três últimos fazem parte da classe de substâncias conhecidas como flavonóides.

Os carotenóides compreendem, entre outros, os pigmentos conhecidos como os carotenos, que dão as colorações alaranjadas e vermelhas e as xantofilas, de coloração amarela-clara. Em *Strelitzia reginae*, o carotenóide é responsável pela coloração alaranjada de suas sépalas.

As antocianinas são os mais importantes e largamente distribuídos pigmentos vegetais, sendo os responsáveis por quase todas as gradações de coloração desde a rosa até o azul. Enquanto as antocianinas são pigmentos quase universais nas plantas vasculares, as betalaínas estão restritas a uma subclasse de Angiospermas, as Caryophyllidae (Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Cactaceae, Aizoaceae, Portulacaceae, Nyctaginaceae, etc.). Funcionalmente as betalaínas são semelhantes às antocianinas, nos propósitos de polinização, dispersão de frutos e sementes. Pertencem ao grupo das betalaínas, as betacianinas, responsáveis pela coloração que vai do vermelho ao lilás e as betaxantinas, que são responsáveis pela coloração amarela. É importante salientar que antocianina e betalaína nunca foram encontradas ocorrendo em uma mesma planta.

Pertencendo ao grupo dos flavonóides existem ainda os flavonóis e flavonas, substâncias que absorvem no ultravioleta, podendo assim ser visíveis para muitos insetos. Estão ligadas à polinização e ocorrem em muitas flores brancas.

Existe uma correspondência relativamente grande entre certas classes de cores e de polinizadores. Por exemplo os beija-flores (Trochilidae) preferem flores de cores laranja ou vermelha. Os pássaros têm visão pobre e embora percebam uma variação espectral similar à dos humanos, não distinguem bem o amarelo, azul e púrpura, porém distinguem bem cores de comprimento de onda longo como o vermelho. As abelhas, por outro lado, geralmente visitam flores com cores de comprimento de onda que corresponde à metade do espectro visual humano, isto é, do amarelo ao azul. A visão humana se estende do violeta (380 nm) até o vermelho intenso (780 nm) e a das abelhas de 300-700 nm. Assim, a maioria dos tons de

vermelho são invisíveis para as abelhas, porém, estas percebem a luz refletida no ultravioleta (300-380 nm), invisíveis para o homem.

Algumas corolas, após a ântese, ficam com cores mais claras ou até alteradas, como por exemplo em algumas Malpighiaceae e Boraginaceae. Outras flores apresentam a corola portando mais de uma cor, tais variações funcionam geralmente como guias de néctar.

A forma da corola está muito associada ao tipo de polinizado. De um modo geral, as flores actinomorfas e abertas são visitadas por uma gama maior de polinizadores do que as flores tubulosas e/ou zigomorfas. Além disso, existem casos especiais onde a forma da corola serve como atrativo sexual. Por exemplo, *Ophrys speculum* (Orchidaceae) apresenta uma corola que é muito similar na forma e coloração à fêmea de um hemíptero. Desse modo, o macho é atraído por esse conjunto de características e por odores específicos (feromônios) e tenta copular.

ODOR.

Os odores apesar de serem provavelmente um fenômeno novo na história das Angiospermas, já estão presentes em vários grupos de Criptógamas, como nas algas, líquens e briófitas onde parece ter um papel como repelente.

Como o odor tem função importante nas reações instintivas de homens e outros animais, é provável que seja este um dos maiores atrativos para os polinizadores. Nas Cycadales, os odores são proeminentes e a polinização nesse grupo, ao contrário das outras Gymnospermas anemófilas, é feita por besouros. Algumas Angiospermas da subclasse das Magnoliidae como *Victoria* (Nymphaeaceae), Magnoliaceae e Annonaceae, consideradas primitivas, são também polinizadas por besouros.

Nas plantas de flores com ântese noturna, o odor é o principal meio para sua localização e a ocorrência dessa característica é importante mesmo em flores de ântese diurna.

De um modo geral, os odores podem estar incluídos em dois grupos: absolutos e os imitativos. O odor absoluto funciona no contexto do relacionamento entre a flor e o inseto, produzindo mais cedo ou mais tarde uma conexão com alimentação e atividade sexual. O odor imitativo, por outro lado, estabelece de imediato no inseto, a mesma reação em cadeia que ele teria se recebesse um outro odor similar com origem em outra fonte (por exemplo, os feromônios). A grande diferença entre os dois grupos de odores é que no absoluto existe apenas a planta e o visitante, enquanto no imitativo existe um terceiro elemento: o odor a ser imitado.

O odor geralmente é emitido pelas corolas ou brácteas adjacentes, como por exemplo em *Musa* ou, mais raramente, pelo pólen nas plantas polinizadas por abelhas coletoras de pólen. Geralmente existem estruturas glandulares localizadas nas partes distais do perianto, que são denominadas osmóforos. Os odores emanados são atrativos específicos e freqüentemente imitam outros odores.

PÓLEN.

O pólen é considerado como um dos mais antigos atrativos para os polinizadores e já estava disponível nas Gymnospermas, sendo inclusive o pólen das Cycadales utilizado como alimento pelos besouros. O pólen, quando serve como recompensa, é geralmente produzido em grande quantidade e fica bem exposto e disponível. O pólen é uma boa fonte de alimento devido à sua riqueza em proteínas. Pode ser comido diretamente por besouros e lepidópteros primitivos e de uma maneira indireta (digestão por difusão) por outros insetos. As abelhas usam geralmente grandes quantidades de pólen para alimentar suas larvas.

NÉCTAR.

Enquanto o pólen é um recompensa com uma longa história evolutiva, o néctar parece ser algo novo e restrito às Angiospermas. O néctar pode ser produzido por nectários florais ou extra-florais, sendo esses últimos localizados especialmente sobre as folhas e brácteas. Provavelmente os nectários extra-florais e florais tiveram origens independentes e os primeiros, certamente, representam uma condição plesiomórfica.

O néctar é basicamente uma solução de carboidratos que contém uma quantidade variável de aminoácidos e lipídios. Geralmente a concentração do néctar é variável, assim como a proporção de glicose, frutose e sacarose. Baixa concentração de açúcares no néctar significa menos alimento (energia), mas fornece ao inseto polinizador uma

fonte de água. De todos os atrativos, o néctar é o que atende a todos os visitantes, sejam invertebrados ou vertebrados. Além disso representa, também, um grande atrativo para os ladrões de néctar, como por exemplo as formigas, que devido ao seu corpo duro e liso não são bons polinizadores ou as abelhas, que perfuram os tubos das flores polinizadas por beija-flores.

ÓLEO.

Em algumas famílias em Angiospermas há presença de glândulas ou tricomas que secretam óleos (lipídios). Os tricomas aparecem em Iridaceae, Orchidaceae e Scrophulariaceae (Vojet 1974), enquanto os tecidos glandulares epidérmicos são restritos às Malpighiaceae, Krameriaceae e Orchidaceae. Nesses casos, os lipídios acumulam-se sob a cutícula. O óleo é coletado por abelhas solitárias da família Anthophoridae (subfamília Anthophorinae). As fêmeas raspam a epiderme das glândulas e coletam o óleo que é transportado para o ninho, onde é misturado com o pólen, servindo de alimento para as larvas.

ANIMAIS POLINIZADORES.

É costume referir-se às flores de borboletas, às flores de pássaros, às flores de abelhas. Esta conexão dá uma idéia de harmonia existente entre as flores e os visitantes. Tal harmonia, ao longo da evolução, propiciou diversas síndromes, isto é, reunião de características que desenvolveram-se em conjunto, provocadas por um mesmo mecanismo e que caracterizam as flores e os insetos que as polinizam.

De um modo geral os principais polinizadores são: borboletas (Psicofilia); mariposas (Falenofilia); abelhas (Melitofilia); moscas (Miofilia ou Saprofiliologia); besouros (Cantarofilia); morcegos (Quiropterofilia) e pássaros (Ornitofilia). As diferentes síndromes apresentadas pelas flores e animais são apresentadas nas tabelas a seguir:

SÍNDROME DE CANTAROFILIA (POLINIZAÇÃO POR BESOUROS).

Flor.	Besouro.
1. Antese diurna.	1. Vida diurna.
2. Odor forte.	2. Olfato desenvolvido.
3. Colorido claro, geralmente brancas ou esverdeadas.	3. Sentido visual pouco desenvolvido, preferência por tons de amarelo.
4. Pétalas e sépalas geralmente carnosas, androceu e gineceu salientes.	4. Alimenta-se de partes das flores e pólen.
5. Flores isoladas, geralmente grandes, actinomorfas.	5. Geralmente penetra na flor; o corpo liso é mal adaptado ao transporte de pólen.
6. Néctar e pólen acessíveis.	6. Proboscide curta e aparelho bucal adaptado à mastigação.
7. Geralmente muito pólen e pouco néctar.	7. Usa mais o pólen na alimentação.
8. Guias de nectários geralmente ausentes.	8. Sem preferência por flores com guias de nectários.

SÍNDROME DE MELITOFILIA (POLINIZAÇÃO POR ABELHAS).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese diurna. 2. Odor geralmente não muito forte. 3. Cores do amarelo ao azul. 4. Flores mecanicamente fortes, com áreas de pouso. 5. Flores actinomorfas ou zigomorfas geralmente poucos estames. 6. Néctar escondido, porém não muito. 7. Néctar em quantidades moderadas. 8. Guias de nectário geralmente presentes. 	<p>Abelha.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vida diurna. 2. Sentido olfatório similar ao do homem. 3. Visão bem desenvolvida, especialmente às radiações na faixa do amarelo ao azul e ultravioleta. 4. Utiliza áreas de pouso. 5. Voa em ziguezague entre as flores; pode vibrar em alguns tipos de flores ou raspar glândulas de óleo. 6. Probóscide geralmente curta. 7. Ativa voadora, geralmente alimenta-se e às larvas com néctar e pólen, possuindo adaptações ao transporte do pólen. 8. Alguma preferência por flores com guias de nectário.
---	---

SÍNDROME DE PSICOFILIA (POLINIZAÇÃO POR BORBOLETA).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese diurna, não fechando à noite. 2. Odor fraco, geralmente fresco, agradável. 3. Colorido vivo, incluindo vermelho puro. 4. Bordas das flores não muito recortadas. 5. Flores eretas, radiais, achatadas na parte superior da corola. 6. Néctar bem escondido em tubos ou esporas (cálcar), tubos estreitos. 7. Muito néctar. 8. Guias de nectários simples ou fendas adaptadas à probóscide. 	<p>Borboleta.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vida diurna. 2. Sentido olfatório não muito desenvolvido. 3. Sentido visual bem desenvolvido também para cores, pode ser vermelho. 4. Provavelmente, não sensível aos contornos profundamente recortados. 5. Pousa nas flores. 6. Probóscide longa e fina. 7. Voadora menos ativa com metabolismo não muito alto. 8. Alguma preferência por guia de insetos para inserir a probóscide.
--	--

SÍNDROME DE FALENOFILIA (POLINIZAÇÃO POR MARIPOSAS).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese noturna, geralmente fechada durante o dia. 2. Forte perfume adocicado, à noite. 3. A maioria branca ou levemente colorida, algumas vezes, vermelhas ou pardas, de tonalidades fracas. 4. Lobos da corola profundamente recortados ou pétalas franzidas. 5. Flores horizontais ou pêndulas, porção livre de corola recurvada ou ausente, anteras versáteis. 6. Néctar profundamente escondido em tubos longos ou esporas, mais estreitos do que em flores de pássaros. 7. Mais néctar do que em flores de borboletas e abelhas. 8. Guias de nectário geralmente ausente, guiadas pelo contorno da flor. 	<p>Mariposa.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Hábito noturno. 2. Senso de olfato com preferências instintivas. 3. Visão para cores à noite. 4. Provavelmente sensível aos contornos recortados. 5. Voa em frente à flor, sem apoiar-se nela. 6. Probóscide muito longa e fina. 7. Ativa voadora com metabolismo muito alto. 8. Alguma preferência por marcas (guias) para inserirem a probóscide.
--	--

SÍNDROME DE MIOFILIA (POLINIZAÇÃO POR MOSCAS).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese diurna. 	<p>Mosca.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vida diurna.
--	---

<ol style="list-style-type: none"> 2. Odor fraco ou ausente. 3. Amarelas, brancas ou azuis. 4. Flores geralmente actinomorfas, abertas até tubulosas, geralmente com pouco néctar. 5. Flores pequenas, geralmente reunidas em inflorescências, órgãos sexuais escondidos. 6. Néctar e pólen geralmente acessíveis. 	<ol style="list-style-type: none"> 2. Olfato não bem desenvolvido. 3. Pode distinguir as cores, porém parece haver preferência por tons de amarelo. 4. Alimenta-se de néctar e pólen em pequena quantidade. 5. Paira sobre as flores por um certo tempo. 6. Probóscide geralmente curta, mas em alguns grupos pode atingir até 50 mm.
---	--

ADAPTAÇÕES FLORAIS DA SAPROMIOFILIA (POLINIZAÇÃO POR MOSCAS).

1. Antese diurna.
2. Odor forte lembrando carne em putrefação.
3. Colorido escuro castanho ou púrpura.
4. Flores geralmente com tricomas e apêndices nas partes internas, que funcionam como área de apreensão.
5. Flores em geral isoladas, órgãos sexuais escondidos.
6. Guias de néctar em geral ausentes.
7. Néctar (quando presente) e pólen em geral escondidos.
8. Guias de néctar em geral ausentes.

SÍNDROME DE QUIROPTEROFILIA (POLINIZAÇÃO POR MORCEGOS).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese noturna, a maioria, somente uma noite. 2. Algumas vezes, esbranquiçada ou creme. 3. Frequentemente cor parda, acinzentada, ou púrpura, raramente rosa. 4. Forte odor à noite. 5. Cheiro desagradável de restos fermentados. 6. Flores solitárias, grandes e rígidas, ou inflorescências com pequenas flores. 7. Grande quantidade de néctar. 8. Grande quantidade de pólen em grandes ou muitas anteras. 9. Posição das flores destacadas da folhagem (flagelifloria e caulifloria). 	<p>Morcego.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vida noturna. 2. Boa visão provavelmente para orientação próxima. 3. Daltônico (cego a cores). 4. Bom sentido de olfato. 5. Glândulas com odor de coisa estragada, como atração. 6. Grandes animais, agarrando-se por polegares em garras. 7. Metabolismo alto. 8. Pólen como única fonte de proteína. 9. Sistema sonar pouco desenvolvido, vôo no interior de folhagens difícil.
---	--

SÍNDROME DE ORNITOFILIA (POLINIZAÇÃO POR AVES).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese diurna. 2. Cores vivas, frequentemente vermelhas ou com cores contrastantes. 3. Lábio ou margem ausente ou reflexa, flor tubulosa ou pendente, zigomorfia desnecessária. 4. Paredes das flores resistentes, filetes rígidos ou unidos, néctar escondido. 5. Ausência de odor. 6. Néctar abundante. 7. Sistema capilar para trazer o néctar para cima ou evitando seu escoamento. 8. Algumas vezes, tubos profundos ou cálcara (espora), mais largo do que em flores de borboletas. 9. A distância entre néctar e os órgãos sexuais pode ser grande. 10. Guia de nectários ausente ou plano. 	<p>Ave.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vida diurna. 2. Visão sensível ao vermelho, não ao ultravioleta. 3. Muito grande para pousar na flor. 4. Bico forte. 5. Sentido de olfato pouco desenvolvido. 6. Grande consumidor. 7. Bico e língua longos. 8. Bico grande e largo; corpo grande. 9. Inteligente para encontrar a entrada da flor.
---	--

DISPERSÃO.

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

O estudo da dispersão nas fanerógamas é a análise dos mecanismos e meios utilizados pelas plantas para atingir os locais onde as novas gerações podem ser estabelecidas.

A dispersão é feita através das unidades de dispersão ou diásporos (do grego: "diasporá" = dispersão) que podem ser as sementes, os frutos, a planta inteira ou partes dela, ou a combinação desses.

Órgãos subterrâneos persistentes, com função de reserva, apesar de poderem produzir novos indivíduos por fragmentação ou abscisão, contribuem mais para a expansão de indivíduos que chegam a um dado local na forma de semente. Em plantas aquáticas, a fragmentação de caules e estolões pode tomar o lugar das sementes na dispersão, como por exemplo, *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae), *Lemna* spp., *Pistia stratiotes* (Araceae) e *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae). Às vezes, a planta inteira é transportada como é comum em *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae), a conhecida como barba-de-velho. Outras produzem bulbilhos que são órgãos vegetativos especiais para dispersão e têm diversas origens: raízes adventícias acompanhadas de uma gema axilar, "embriões foliares" como em *Bryophyllum* (Crassulaceae) ou gemas axilares desenvolvidas de inflorescências como em *Agave* sp.

Daremos ênfase, contudo, ao transporte de diásporos sob a forma de sementes ou de frutos unidos à sementes formando a unidade de dispersão.

A dispersão dessas unidades pode ser feita pela própria planta ou envolver um ou mais agentes de dispersão.

ZOOCCORIA.

É a dispersão por animais. Esta pode ser por invertebrados ou vertebrados.

A) INVERTEBRADOS.

Na dispersão de grandes sementes, que apareceram mais recentemente na Terra, o papel dos invertebrados é praticamente nulo, à exceção das formigas, também relativamente recentes, que serão tratadas separadamente. Alguns besouros de regiões áridas contribuem para a germinação enterrando fezes com sementes. Besouros escarabeídeos do Brasil enterram frutos de palmeira (*Butia* spp.) para botar ovos sobre eles. Alguns escapam das larvas e germinam. Minhocas podem dispersar sementes de

orquídeas de solo e de outras famílias como Burmanniaceae ou agir como intermediários quando comidas por pássaros.

Mirmecocoria: é a dispersão por formigas. Formigas verdadeiramente dispersantes e vegetarianas preferem sementes com elaiossoma que é uma parte macia e usualmente contendo substância oleosa. O resto do diásporo é liso e duro, sendo abandonado em túneis e fissuras. É um ácido graxo insaturado, provavelmente ácido ricinoléico, que atrai as formigas, embora sua volatilidade não seja grande. Os elaiossomas podem ser diferentes partes do diásporo: carúncula, como em muitas Euphorbiaceae, partes da placenta, funículo, partes do pericarpo etc. Em *Thesium* (Santalaceae), que é parasita de raiz de gramíneas, o pedúnculo do fruto funciona como elaiossoma.

Na mirmecocoria, a planta sofre adaptações para levar as sementes até a esfera das formigas: desintegração do fruto, cápsulas deiscentes, desintegração das espiguetas em Gramineae etc. Algumas Araceae e Bromeliaceae que abrigam ninhos de formigas têm também frutos mirmecócoros. Algumas samambaias se especializaram para a mirmecocoria produzindo gotas de óleo nas paredes dos esporângios.

B) VERTEBRADOS.

As relações de dispersão podem ser de três tipos: a) endozocoria: quando a dispersão se faz através da ingestão e posterior liberação do diásporo; b) sinzocoria: quando os diásporos são deliberadamente carregados, principalmente na boca; c) epizocoria: quando os diásporos são carregados acidentalmente. O termo é usado para diásporos com mecanismos adesivos (espinhos, ganchos ou exsudatos viscosos) que se soltam facilmente da planta-mãe e são geralmente depositados perto do nível do solo.

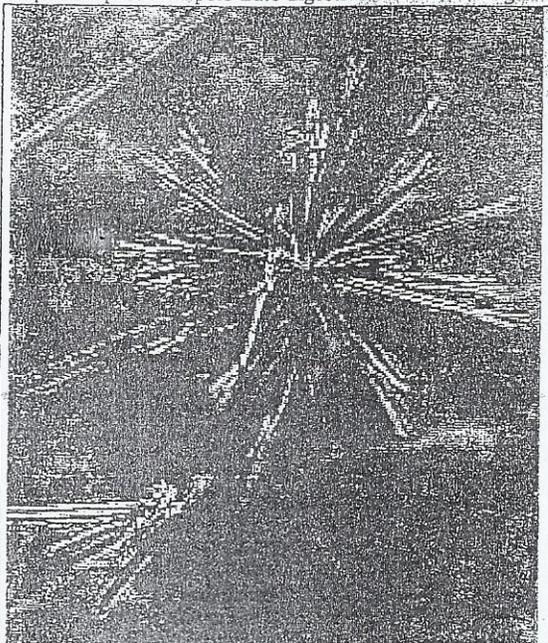
Nos animais de grupos taxionômicos menos derivados, a dispersão dos diásporos faz-se, exclusivamente ou quase, por endozocoria. A partir do surgimento de animais mais avançados como aves e mamíferos, as relações de dispersão tornam-se mais complexas, surgindo a sinzocoria e a epizocoria.

Ictiocoria: é a dispersão efetuada por peixes. Estes podem comer qualquer material botânico, inclusive frutos e sementes. Muitas palmeiras, espécies de *Inga* (Leguminosae) e diversas outras árvores à beira de rios produzem frutos ou sementes que podem ser comidos por peixes como o pacu, o tambaqui, ou a piracanjuba. Sementes de *Typha*, uma erva de brejo conhecida como taboa, foram encontradas aderidas à pele de peixes.

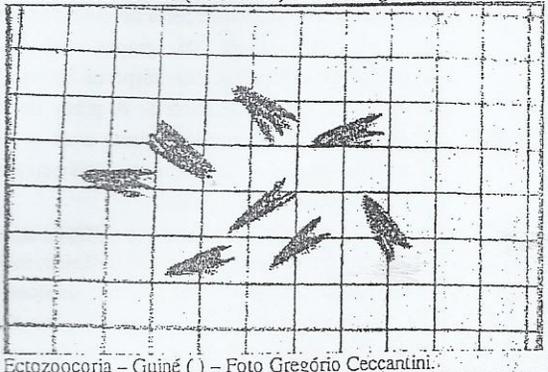
Saurocoria: é a dispersão causada por répteis. Dentre os répteis modernos, somente alguns são vegetarianos: algumas tartarugas e uns poucos lagartos. Os répteis

possuem maior sensibilidade para cores como a laranja e vermelho e têm o olfato desenvolvido. A síndrome de frutos de répteis é: têm cheiro, podem ser coloridos (laranja/vermelho) e nascem próximos ao solo ou caem quando maduros.

Muitas plantas de famílias e ordens primitivas desenvolveram frutos dispersados por répteis. No mangue, frutos de *Annona glabra* (Annonaceae) são comidos por jacarés e iguanas quando caem ao chão. Nas ilhas Galápagos, frutos de cactáceas são comidos por tartarugas e as sementes germinam rapidamente quando defecadas. O mesmo acontece com uma variedade local de tomate (*Solanun*, Solanaceae), cujas sementes germinam somente depois de passarem pelo trato digestivo de uma tartaruga.



Ectozoocoria - Picão (Asteraceae) - Foto Gregório Ceccantini.



Ectozoocoria - Guiné () - Foto Gregório Ceccantini.

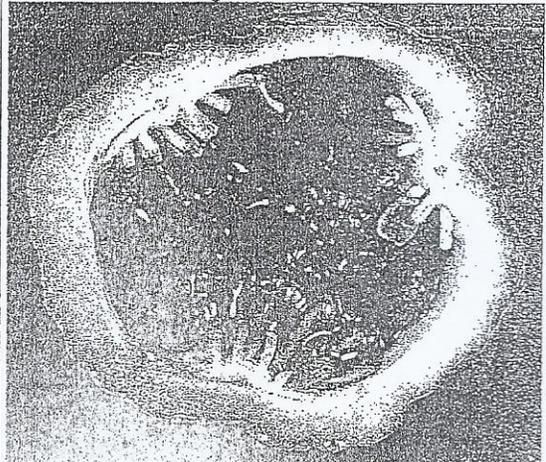
Ornitocoria: é a dispersão realizada por pássaros. Epizoocoria aqui é pouco desenvolvida estando praticamente limitada a diásporos de plantas aquáticas,

pequenos e sem adaptações específicas, que são levados agarrados às patas ou plumagens de pássaros aquáticos. *Pisonia* (Nyctaginaceae) são árvores com frutos muito pegajosos, que podem se aderir a grandes pássaros e serem transportados por eles. Carrapichos de *Acaena* (Rosaceae) foram encontrados em pássaros migratórios em ilhas oceânicas. †

Sinzoocoria acontece quando os pássaros guardam a comida para comer depois e a esquecem. A gralha-azul do Brasil é um exemplo notável, sendo grande dispersora dos pinhões de *Araucaria angustifolia*. Diásporos comestíveis de Loranthaceae ficam grudados no bico dos pássaros, sendo deixados em galhos de árvores. Alguns pássaros vomitam sementes ou caroços, como os de palmeiras.



Ornitocoria - Melão de São-Caetano - (*Momordica* sp - Cucurbitaceae). Foto Gregório Ceccantini.



Ornitocoria - Maracujá (*Passiflora* sp. - Passifloraceae) - Arilo e sementes - Foto Gregório Ceccantini.

Na endozoocoria, podemos perceber uma síndrome de diásporos de pássaros. Estes têm olfato fraco ou nenhum olfato e são animais visuais. Podem trepar e voar, mas não têm dentes. A resposta das plantas a essas características é ter diásporos com: parte comestível atrativa; proteção externa contra deglutição prematura (estar verde ou ácido);

uma porção interna contra a digestão da semente: testa dura ou endocarpo pétreo ou sementes com substâncias amargas ou tóxicas; cores chamativas quando maduro; ausência de cheiro (embora não seja impedimento quando presente); não caem da planta-mãe; ausência de lugar especial na planta-mãe; ausência de casca fechada e dura; frutos duros e as sementes expostas ou pendentes.

Podemos observar aqui a manifestação de mimetismo, onde sementes de testa dura assumem colorações chamativas, como se fossem bagas, ou possuíssem arilo comestível, enganando os pássaros que as comem, defecando-as intactas. Temos como exemplo muitas Leguminosas: *Adenanthera pavonina*, *Pithecellobium* spp., *Abrus precatorius*, *Ormosia* spp., etc.

Mamaliocoria: é a dispersão por mamíferos. A mamaliocoria é mais comum em regiões tropicais. Os diásporos são semelhantes aos de pássaros, tendo havido uma diferenciação paralela: muitos são dispersados por pássaros e mamíferos.

Na epizoocoria aqui, podemos encontrar "carrapichos" grandes e pesados que ficam no chão. Podem funcionar como rololetes (ver adiante em diásporos rololetes) com o efeito aditivo de fixação no solo: São comuns em regiões desérticas e podem ser achados em camelos que descansam no chão. Durante o transporte, as sementes podem ser gradualmente lançadas ao solo por meio de fendas, como por exemplo em *Proboscidea* (Pedaliaceae). Carrapichos são comuns em ervas pioneiras, com representantes da família Compositae. A adesão pode ser proporcionada pelo "pappus", cálice modificado, como ocorre em picão (*Bidens pilosa*), involúcro de brácteas com ganchos no carrapicho chifre-de-carneiro (*Xanthium*) ou viscosas como em *Sigesbeckia orientalis*. Em *Adenocaulon* é o próprio aquênio, que é coberto de glândulas viscosas. Em *Cyathula* (Amaranthaceae), flores estéreis provêm os ganchos do carrapicho. Muitas Leguminosas desenvolveram também legumes com ganchos ou viscosos como no beijo-de-boi (*Desmodium*) e *Medicago*. Algumas plantas, por exemplo, a *Rhynchospora* (Cyperaceae) produzem diásporos com pontas afiadas, que penetram na pele dos mamíferos sendo assim transportadas. Deve-se ressaltar que alguns frutos desenvolvem acúleos não como meio de dispersão, mas para evitarem frugivoria, como ocorre em urucum (*Bixa orellana*), *Nephelium* (Sapindaceae) e na erva trombetaira (*Datura*, Solanaceae).

A sinzoocoria aqui é semelhante à que ocorre com pássaros. Ao contrário destes, porém, os mamíferos podem carregar grandes diásporos. Um caso interessante refere-se à castanha-do-pará (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), estudada por Huber em 1910, onde se verificou que o fruto é aberto por grandes roedores

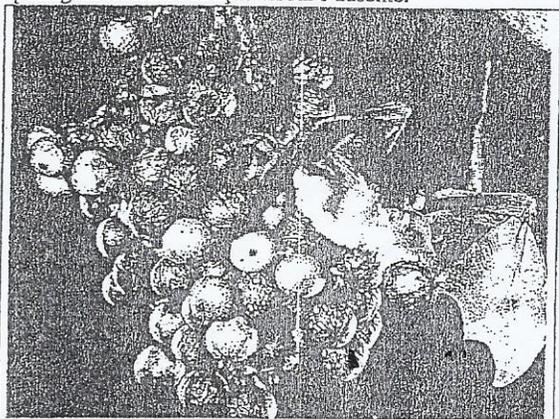
(*Dasyprocta*), que comem o arilo e enterram as sementes. Outras Lecythidaceae e algumas palmeiras sofrem o mesmo processo.

A endozoocoria pode ser acidental, onde os animais que pastam podem comer diásporos junto com a folhagem e evacuá-los parcialmente. Em alguns casos, a digestão elimina sementes imprestáveis e mata larvas de insetos.

Na endozoocoria adaptativa, as plantas apresentam diásporos adaptados aos mamíferos que têm olfato desenvolvido, dentes, mastigam bem, são grandes, raramente arbóreos e são geralmente notívagos, não enxergando cores. As características dos diásporos comidos por mamíferos são: casca resistente, uma proteção mais evidente da semente contra destruição mecânica, freqüentemente associada à presença de substâncias tóxicas ou amargas, cheiro favorável à atração, não essencialidade da cor e grande tamanho em muitos casos. Como no caso dos répteis, a queda do fruto pode ser comum. A dispersão por mamíferos pode apresentar a desvantagem das sementes ficarem aglomeradas entre as fezes.

Diversos tipos de mamíferos podem atuar como agentes dispersores:

Ungulados: a dispersão por ungulados dá-se especialmente nas regiões do globo onde estes mamíferos são abundantes como a África e a Ásia. Elefantes comem grandes frutos (palmeiras e de baobá). Muitas Leguminosas especialmente *Acacia*, especializaram-se na dispersão por mamíferos e, ao contrário dos frutos de *Acacia* deiscentes, que são secos, os dispersos por ruminantes são ricos em proteínas e carboidratos digestíveis, desprendendo um cheiro distintivo, estando disponíveis quando pouca pastagem existe. A atração visual é ausente.



Zoocoria – Quiropterocoria – morcegos frugívoros comem os frutos e dispersam as sementes. Foto USP.

Morcegos (quiropterocoria): os morcegos frugívoros são noturnos e cegos para cores, têm olfato aguçado e aparentemente uma preferência por odores rançosos, de

mofo ou fermentados (ácido butírico), semelhante ao que suas próprias glândulas produzem. Morcegos raramente ingerem caroços ou sementes, comendo apenas a parte macia após intensa mastigação. Depois de transportados para um local apropriado, o restante é deixado cair ou jogado fora. Assim, os morcegos apresentam molares robustos e intestino simples, para digestão do suco obtido, o qual proporciona pouco peso ao corpo. Na Ilha de Java, a dispersão raramente ultrapassa 200 m de distância. Morcegos frugívoros têm o sonar pouco desenvolvido e se atrapalham em folhagem densa, portanto o fruto deve ser exposto.

Muitos frutos tropicais dispersados por morcegos são também consumidos pelo homem, sendo grandes e pardacentos, com um odor a que se tem que acostumar: jaca e fruta-pão (*Artocarpus* spp., Moraceae), sapoti (*Achras*, Sapotaceae) e goiabas (*Psidium* spp., Myrtaceae) assim como tipos selvagens de manga (*Mangifera*, Anacardiaceae). Além da cor e sabor, puxado a fermentado e rançoso, o fruto de morcego é grande e fica permanente na planta-mãe, exposto fora da folhagem (caulicarpia ou flagelicarpia). Famílias geralmente quiropterocóricas são Palmae, Moraceae, Chrysobalanaceae, Annonaceae, Sapotaceae e Anacardiaceae. As poucas Leguminosae caulifloras (*Cordyla*, *Cynometra*, etc.) são geralmente quiropterocóricas. *Andira inermis*, planta brasileira, é conhecida como morcegueira e tem seu nome oriundo de "andira", o nome dado aos morcegos pelos nossos índios. Algumas plantas como as bananas selvagens são duplamente dependentes dos morcegos, para a polinização e a dispersão.

Primates: os macacos são recentes na evolução e não se especializaram na dispersão sendo em geral mais destruidores, comendo qualquer coisa palatável, madura ou verde, também sementes e folhas, fruto com casca dura ou macia, podendo ser ou não instrumento de dispersão. Os macacos enxergam cores e são menos olfativos. São mais eficientes que os pássaros para comer frutos indeiscentes duros com arilóides macios como por exemplo o de magustão (*Garcinia*, Guttiferae). Macacos sul-americanos abrem legumes gigantes de *Cassia* (Leguminosae) para comer a polpa. Muitos frutos de Euphorbiaceae, Sapindaceae, Rubiaceae, Loganiaceae (*Strychnos*) e Rutaceae (*Citrus*) são também comidos por macacos.

ANEMOCORIA.

A anemocoria, dispersão pelo vento, não é primitiva nas Angiospermas, tendo sido adquirida ao longo da evolução. Pode ser importante pelas distâncias alcançadas mas é menos eficiente que a dispersão por animais. As distâncias percorridas pelos diásporos variam muito. Muller

(1955) apresenta alguns dados (em Km) para diásporos de plantas do hemisfério Norte: *Abies*, 7; *Pinus sylvestris* 2; *Betula* 1,6; *Acer*, 4; *Fraxinus excelsior*, 1/2; *Populus* 30; *Senecio congestus*, 200.



Anemocoria – *Ganphocarpus brasiliensis* -Asclepiadaceae.
Foto Gregório Ceccantini.

Há várias classes de diásporos anemocóricos: voadores (meteoranemocóricos); diásporos-poeira, diásporos-roladores (camécoros), balões anemocóricos, lançadores (anemobalísticos), diásporos-plumosos, diásporos-alados.

Diásporos-poeira: são característicos de famílias saprófitas, micotróficas e parasitas (Orchidaceae, Pyrolaceae, Orobanchaceae, Scrophulariaceae, Balanophoraceae, Burmanniaceae, Sarraceniaceae, Droseraceae e Nepenthaceae). Este tipo de diásporo está relacionado à fisiologia das plantas e à quantidade de diásporos necessários para encontrar o substrato, que limita sua distribuição. O peso das sementes de algumas espécies das três primeiras famílias relacionadas acima é de 0,003, 0,004 e 0,001 mg, respectivamente. Diásporos muito pequenos são também encontrados em outros grupos, como por exemplo em Crassulaceae, Caryophyllaceae, *Eucalyptus* (Myrtaceae) etc.

Diásporos-balão: são aqueles que têm alguma parte inflada. Em algumas orquídeas, a testa frouxa da semente pode formar um balão, mas esta característica é mais associada a frutos. *Colutea arborescens* (Leguminosae) uma planta de estepe, possui legumes inflados. Frutos-balão são conhecidos em Sapindaceae (*Cardiospermum*), Rosaceae (*Physocarpus*) e Scrophulariaceae (*Physocalyx*). Algumas outras estruturas podem funcionar como balões: cálices inflados de *Trifolium* spp. (Leguminosae), bractéolas infladas de *Atriplex vesicarium* (Chenopodiaceae) ou perianto inflado de *Bassia* e *Suaeda* (Chenopodiaceae). Em algumas gramíneas a infrutescência é do tipo balão e alguns *Anemone* (Ranunculaceae) têm grupos de aquênios plumosos, que se aderem formando um balão.

Diásporos-plumosos: sementes plumosas são frequentes em vegetação aberta, exceção feita às epífitas de florestas. Os pêlos podem ter várias origens: funicular, placentar, do tegumento etc. Nos frutos, o estilete pode ser persistente e eventualmente portar pêlos (Ranunculaceae e Rosaceae) ou, como nas Compositae, o cálice pode ser transformado numa estrutura plumosa ("pappus"). Ainda em Compositae, algumas espécies abolem o "pappus" e desenvolvem aquênios completamente peludos.

Diásporos-alados: as alas provêm os meios para o vôo planado ou, quando só de um lado, para propulsão dinâmica. Trepadeiras tropicais desenvolvem grandes sementes aladas, pois acima da copa há sempre turbulência que transporta as sementes. A ala em sementes pode ser a transformação da testa arilóide. Em outras é a expansão lateral do funículo. Frutos com uma só ala são chamados de sâmara, comum em Leguminosae. Muitos frutos têm muitas alas que também resultam em diásporos rotativos. Frequentemente as alas são formadas por partes acessórias: perianto (*Triplaris surinamensis*, Polygonaceae), brácteas (*Tilia*) ou cálice (*Petrea volubilis*, Verbenaceae).

Diásporos-roladores (camécoros): grupo formado por diásporos leves, com grandes superfícies, que nem planam nem voam, mas são soprados pelo vento sobre o solo (tração eólica). Aqui os diásporos podem ser grandes partes das plantas ou mesmo todo o indivíduo que se torna globular. São frequentes em regiões estépicas. Modificações especiais são o enrolamento dos ramos e o destacamento do solo. A reversão do enrolamento por umedecimento, comum na rosa-de-jericó (*Anastatica hierochuntia*, Cruciferae) dos desertos norte-africanos pode resultar no ancoramento num ponto favorável, acompanhado da liberação das sementes. Outras plantas têm a reputação de rolar como *Plantago cretica* do Mediterrâneo e, na América do Norte, muitas Amaranthaceae e Chenopodiaceae inclusive *Salsola kali*, introduzida. Muitos legumes também podem rolar como os de *Medicago* spp. e *Calutea* sp. (Leguminosae).

DIÁSPOROS-LANÇADORES (anemobalísticos): aqui a balística é posta em ação pelo vento, em contraste com os balísticos autônomos ou aqueles provocados por chuva ou passagem de animais, que serão estudados adiante. O mais conhecido anemobalístico é *Papaver*, onde os longos e elásticos pedicelos balançam com ventos fortes e cápsulas lançam longe as sementes através dos poros apicais. Em papoula (*Papaver somniferum*), distâncias de até 15 m foram medidas. Também em *Lunaria* (Cruciferae) e muitas Campanulaceae o fenômeno se repete.

HIDROCORIA.

É a dispersão pela água. As modificações estruturais para a hidrocoria são frequentemente baseadas nas da anemocoria, sendo portanto diversificações paralelas. Os diásporos submersos podem ser comparados aos voadores e os flutuantes comparados aos roladores. O esquema abaixo leva em consideração a natureza da água como agente de dispersão: por chuva (plúveo-balística), por enxurradas (ombro-hidrocoria); transporte submerso por corrente de água (nauto-hidrocoria); transporte de sementes emersas ou que não se molham sementes ou com aparato flutuador (diásporos-flutuantes).

Enxurradas (ombro-hidrocoria): neste grupo encontramos plantas não especializadas, que têm seus diásporos levados por enxurradas a certa distância. A exposição à chuva é frequentemente promovida por higrocoria, isto é, a abertura dos frutos numa atmosfera úmida.

Pluveo-balísticos: aqui as gotas e chuva provêm a energia que faz os diásporos saltarem para fora dos frutos. O fenômeno é encontrado em plantas de regiões secas, onde os aguaceiros além de promoverem a dispersão, possibilitam a germinação. Plúveo-balísticos são, por exemplo, *Eranthisiemalis*, *Iberis* e *Thlaspi* (Cruciferae) e muitas Labiatae (*Ocimum*, *Hyptis*, etc.).

Transporte submerso (nauto-hidrocoria): muitas plantas aquáticas e litorâneas possuem diásporos não muito mais leves que a água. Contudo eles são levados por correntes, devido a algum alongamento da superfície por meio de pêlos como em *Peplis portula* (Lythraceae), *Nymphoides orbiculata* (Menyanthaceae) ou outra estrutura como arilóides em *Nymphaea alba* (Nymphaeaceae). Outras têm sementes que afundam, porém devagar devido ao efeito de substâncias pegajosas, que se desenvolvem após a liberação do fruto.

Diásporos-flutuantes: a primeira possibilidade para flutuar é ser extremamente pequeno e não molhável, tirando vantagem da tensão superficial. O caso mais frequente, contudo, é o de peso específico baixo, proporcionado por espaços aéreos, leveza do endosperma ou cotilédones ou tecidos suberosos (cortiça). Em Cyperaceae e Gramineae, as brácteas da infrutescência contribuem na flutuação. Em rios encaichoerados, o transporte para montante deve ser feito por outros meios, como pássaros, como ocorre em Podostemonaceae.

Em água marinha, o aparato flutuador tem que ser mais sofisticado desde que o substrato é muito mais agressivo e uma permanência mais longa nele é esperada. Uma camada impermeável protege o embrião. No coco-da-baía (*Cocos nucifera*, Palmae), o endocarpo realiza esta

tarefa, enquanto que o mesocarpo fibroso serve para a flutuação e o endosperma líquido, uma provisão para o estabelecimento num litoral sem muita água fresca. Sementes de *Caesalpinia bonduq* (Leguminosae), parecidas com seixos, são extremamente duras e podem flutuar por anos, promovendo uma distribuição quase pantropical dessas espécies.

FENOLOGIA.

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

O termo fenologia é derivado do grego "phaino", que significa mostrar ou aparecer. Assim, fenologia é definida como o estudo dos eventos do ciclo de vida das plantas: germinação, produção de folhas, floração, frutificação e senescência, com relação ao período de ocorrência destes eventos (início, época e duração média de cada fase), assim como sua sincronicidade ao nível populacional.

Cada estágio fenológico é denominado fenofase; cada fenofase é caracterizada pela observação de mudanças externamente visíveis. Geralmente o estudo da fenologia se faz ao longo do ano, buscando apreciar as alterações pelas quais uma planta passa com as variações ambientais cíclicas (estações do ano = sazonalidade), mas obviamente variações entre os anos também são abordadas.

Para as plantas, o período sazonal de cada evento (fenofase) pode ser crítico para sua sobrevivência e reprodução.

Informações sobre a fenologia de plantas cultivadas (culturas) são importantes para sua adequação a um novo ambiente. Informações sobre a fenologia das formações vegetais naturais (padrões gerais do grupo ou padrões específicos) são indispensáveis para o estudo interrelacionados do funcionamento dos ecossistemas, fornecendo subsídios para o monitoramento, seja visando a manutenção da vida silvestre (reservas, parques) ou o aproveitamento racional e produção de recursos florestais.

FATORES QUE INTERVÊM NOS PROCESSOS FENOLÓGICOS.

A sazonalidade dos eventos fenológicos numa planta é desencadeada pela intervenção de fatores endógenos à planta e por fatores exógenos (muitas vezes associados), especialmente por variações climáticas.

FATORES ENDÓGENOS.

São aqueles intrínsecos ao patrimônio genético da espécie.

Existem plantas que completam todo seu ciclo vital, da germinação à produção de sementes e morte, em apenas

alguns meses, sendo conhecidas como espécies anuais. Muitas culturas são anuais: milho, arroz, soja, feijão, ervilha, centeio, girassol. Também são anuais numerosas plantas invasoras, como a picão (*Bidens*) e a serralha (*Emilia*). Algumas plantas anuais adaptaram-se a habitats áridos, completando seu brevíssimo ciclo vital durante curtos períodos de umidade suficiente: *Boerhaavia repens* (Nyctaginaceae), do deserto do Saara, é uma pequenina espécie anual que pode ir da germinação da semente até a produção de novas sementes em 10 a 14 dias! Entretanto, a maioria das anuais vive 3 a 8 meses.

Outras espécies podem viver no máximo dois anos, sendo denominadas espécies bianuais; incluídas aqui a cenoura (*Daucus carota*, Umbelliferae) e muitas plantas das tundras, que desenvolvem seu corpo vegetativo nos poucos meses de temperatura mais amena do 1º ano de vida, suportam um período rigoroso de frio, para florescer, frutificar e lançar sementes no período ameno do 2º e último ano de vida.

As plantas que vivem alguns a muitos anos são as espécies perenes. As plantas mais idosas da terra são as sequóias (*Sequoiadendron*) com cerca de 3.000 anos de idade, e o *Pinus aristata*, da América do Norte, com aproximadamente 5.000 anos.

Com relação ao número de fases reprodutivas por que passa uma espécie, distinguimos as plantas monocárpicas ou hapaxantas, que florescem e frutificam uma única vez na vida, morrendo em seguida, e as plantas policárpicas, que passam por fenofases reprodutivas várias vezes ao longo de sua vida. As plantas policárpicas são sempre perenes, mas a monocarpia, embora seja mais comum em plantas anuais e bianuais, e principalmente em herbáceas, é observada também em algumas espécies perenes ou em arbóreas. Um exemplo marcante nesse aspecto são numerosas espécies da família Agavaceae (piteiras, agaves, sisal), que são plantas longevas, porém monocárpicas, culminando o final de sua existência secular pela produção de uma gigantesca inflorescência, na qual são formados frutos e também bulbilhos para propagação vegetativa. Outros exemplos notáveis incluem a palmeira rabo-de-peixe (*Caryota urens*, Palmae), *Corypha umbraculifera* (Palmae) e duas árvores amazônicas: a surucucutairá (*Spathelia excelsa*, Rutaceae) e o taqui-preto (*Tachigalia myrmecophila*, Leguminosae). Pelo menos no caso da *Spathelia*, sabe-se que a morte da árvore (cujo tronco não é ramificado, mas estipitado), após a floração decorre da perda do ápice vegetativo durante a floração, e do fato de também as gemas axilares se transformarem em inflorescências. Quanto às espécies policárpicas, é interessante notar que algumas florescem em períodos bem marcados, ou apenas uma vez por ano, enquanto outras

florescem duas ou várias vezes por ano (isso pode também ser determinado por fatores exógenos!).

Obviamente, os fatores endógenos que determinam a fenologia de cada espécie envolvem mecanismos de relógio biológico e balanço hormonal. Não se deve esquecer também que para uma espécie entrar em floração, ela precisa ter atingido a sua maturidade para reprodução; só assim poderá haver a diferenciação de um ápice vegetativo em gemas florais.

FATORES EXÓGENOS.

São aqueles fatores externos à planta, que funcionam como disparadores dos processos fenológicos.

Os mais importantes são: estresse hídrico, fotoperíodo (comprimento relativo do dia e noite), temperatura, fogo, sazonalidade e pressão seletiva nos polinizadores. O estudo de como esses fatores atuam isoladamente ou associados nos padrões fenológicos de cada espécie será feito nos cursos de Fisiologia Vegetal e Ecologia Vegetal.

PRINCIPAIS PADRÕES DE FLORAÇÃO.

FLORAÇÃO SAZONAL.

Quando a floração é condicionada principalmente por variações climáticas, envolvendo mudanças de fotoperíodo, temperatura e/ou precipitação. Esta sazonalidade das condições climáticas (estações do ano) rege o padrão fenológico de numerosas espécies vegetais, que terão então floração sazonal coincidindo ou com a época mais seca ou com a mais úmida. Nas florestas tropicais por exemplo, onde temos a alternância hidropéridica, com a estação chuvosa no verão e a seca no outono/inverno, encontramos espécies com floração numa e noutra época. Nestas florestas podemos ter espécies que são caducifólias ou decíduas, ou seja, deixam cair toda a folhagem no início da estação seca e, geralmente, nelas a floração coincide com o período de decíduidade foliar. As vantagens mais óbvias para este tipo de floração sazonal são:

- árvore sem folhas torna as flores mais aparentes;
- ar mais seco implica flor como recurso de umidade a ser procurado pelo polinizador;
- menor impacto de precipitação sobre as flores (frágeis);
- néctar mais concentrado, e com maior valor nutricional.

Exemplos notáveis de espécies decíduas com floração sazonal são os ipês (*Tabebuia* spp., Bignoniaceae), os mulungus e suinãs (*Erythrina* spp., Leguminosae), as paineiras (*Chorisia speciosa*, Bombacaceae), as imbiruçus

(*Pseudobombax* spp., Bombacaceae), todos exemplos tropicais. Nos climas temperados podemos citar numerosas rosáceas com a macieira (*Pyrus*), a cerejeira e o pessegueiro - (*Prunus* spp.).

Em contraposição às espécies caducifólias, aquelas que mantêm-se sempre-verdes são denominadas espécies perenifólias, embora também nestas ocorra renovação (parcial, gradual) da folhagem.

Um aspecto importante a destacar com relação a plantas de clima frio ou temperado, é o período de dormência por que passam suas gemas durante o inverno rigoroso. Em muitas plantas dessas regiões, como Fagáceas e Betuláceas, no início da primavera são produzidas muitas inflorescências, antes mesmo da folhagem nova estar desenvolvida, o que facilita grandemente a polinização pelo vento, através das copas ainda quase nuas.

FLORAÇÃO CONTÍNUA.

Padrão no qual a espécie produz poucas flores diariamente por longos períodos. São plantas que podem ser encontradas florescendo praticamente ao longo do ano todo, como ocorre em muitas palmeiras (Palmae), no mamoeiro (*Carya papaya*, Caryaceae), espécies de jardins (*Salvia*, *Ipomoea*, *Duranta*, *Impatiens*, etc.).

O padrão da floração contínua é mais comum em ambientes sem sazonalidade marcante, mas ocorre na grande maioria das espécies do interior das florestas tropicais.

FLORAÇÃO DESCONTÍNUA SEM PADRÃO ANUAL.

Esse padrão fenológico irregular, caracterizado pela imprevisibilidade dos eventos reprodutivos, teria como principal vantagem a maior chance de "escapar" da predação de frutos e sementes.

Um aspecto importante a ser ressaltado é que, qualquer que seja o tipo de floração, existe a necessidade da sincronicidade do fenômeno entre indivíduos da população, possibilitando ou maximizando a fecundação cruzada. Em muitas espécies hermafroditas, podemos observar ainda uma assincronia na abertura de flores em cada indivíduo, reduzindo-se as possibilidades de geitonogamia e promovendo a fecundação cruzada por forçar o polinizador a visitar vários indivíduos diferentes. Nas espécies monóicas, as flores estaminadas e carpeladas são frequentemente assíncronicas ao nível de indivíduo, reduzindo a geitonogamia. O exemplo mais extremo ocorre em *Ficus*, onde numa só inflorescência a fase feminina pode estar separada de fase masculina por um ou mais meses!