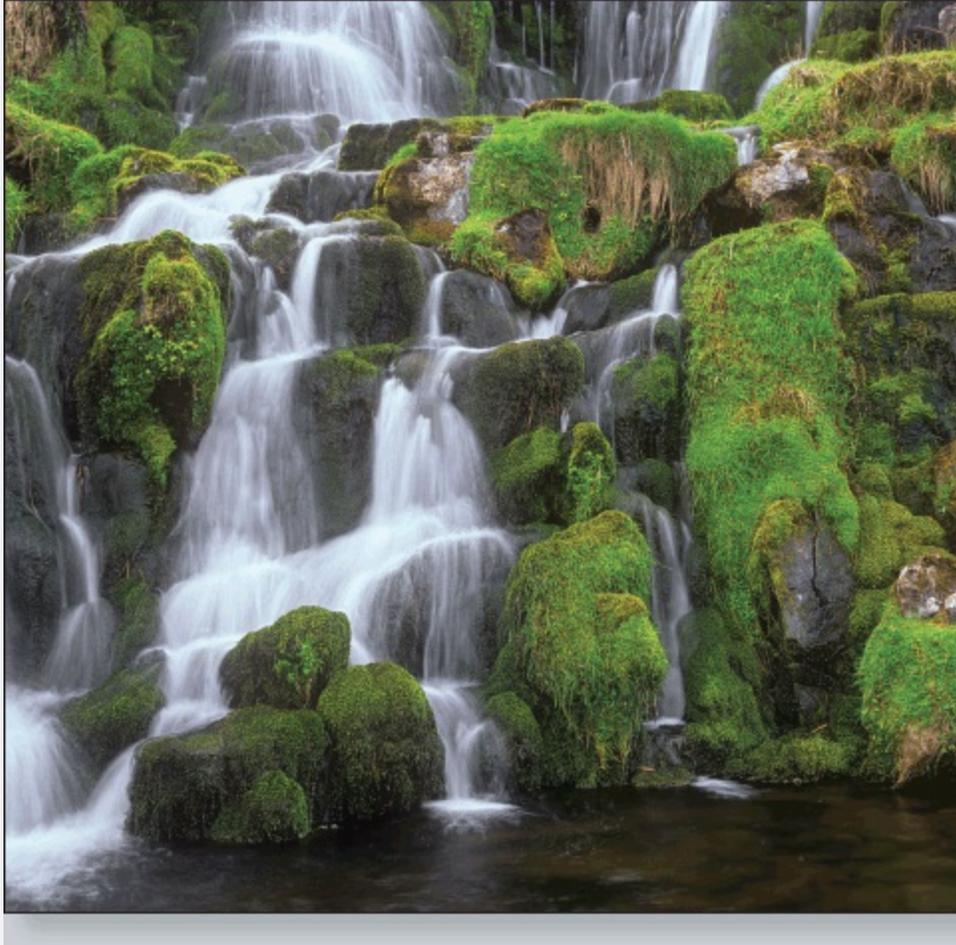


Briófitas



Queda d'água com musgo na Escócia. Os musgos, que carecem de sistema vascular, vivem tipicamente em ambientes úmidos a partir dos quais absorvem água e nutrientes através de seus filídios e caulídios. Os musgos são algumas vezes utilizados em tetos verdes, onde as suas necessidades mínimas de nutrientes e seu peso leve fazem deles uma boa escolha para plantas de telhados em locais úmidos e sombrios.

SUMÁRIO

Relações das briófitas com outros grupos
Estrutura e reprodução comparadas das briófitas
Hepáticas | Filo Marchantiophyta
Musgos | Filo Bryophyta
Antóceros | Filo Anthocerotophyta

As briófitas – hepáticas, musgos e antóceros – são pequenas plantas “folhosas” ou talosas, que mais frequentemente crescem em locais úmidos nas florestas temperadas e tropicais ou ao longo das margens de pântanos e cursos d’água. Todavia, as briófitas não se limitam a esses *habitats*. Muitas espécies de musgos são encontradas em desertos relativamente secos, e outras formam extensos tapetes sobre rochas expostas que podem se tornar muito quentes (Figura 16.1). Algumas vezes, os musgos dominam o terreno, excluindo outras plantas, como em grandes áreas no norte do Círculo Ártico. Os musgos também são as plantas dominantes nas encostas rochosas, acima do limite em que crescem as árvores nas montanhas, e muitos musgos têm a capacidade de suportar os longos períodos de frio intenso no continente Antártico (Figura 16.2). Algumas briófitas são aquáticas, enquanto outras são até mesmo encontradas em rochas banhadas pela água do mar. Entretanto, nenhuma é verdadeiramente marinha, com a exceção do musgo aquático *Fontinalis dalecarlica*, que pode crescer no norte do mar Báltico, em virtude de sua baixa salinidade.

As briófitas contribuem significativamente para a diversidade das plantas e também são importantes em algumas partes do mundo, pelas grandes quantidades de carbono que armazenam, desempenhando, assim, um importante papel no ciclo global do carbono. Há crescentes evidências de que as primeiras plantas eram muito semelhantes às briófitas atuais, e, até mesmo hoje, as briófitas, com os líquens, são importantes colonizadoras iniciais das superfícies desnudas de rochas e solos. À semelhança dos líquens, algumas briófitas são notavelmente sensíveis à poluição do ar e, com frequência, estão ausentes ou são representadas por apenas poucas espécies em áreas altamente poluídas. As briófitas são importantes como modelo das primeiras plantas terrestres, ajudando-nos a compreender como as primeiras plantas surgiram e começaram a alterar o seu ambiente.

Relações das briófitas com outros grupos

Em muitos aspectos, as briófitas representam uma transição entre as algas verdes carófitas (ver Capítulo 15) e as plantas vasculares (discutidas nos Capítulos 17 a 20). Tanto as “briófitas” quanto as “algas verdes carófitas” são grupos parafiléticos (grupos que não incluem todos os descendentes de um único ancestral comum) – o que explica o uso de nomes informais para esses grupos. Os nomes informais são úteis para discutir os organismos que apresentam *habitats* ou adaptações semelhantes. No capítulo anterior, consideramos algumas das características compartilhadas pelas carófitas e plantas (briófitas e plantas vasculares, que estão adaptadas para o ambiente terrestre). Ambas contêm cloroplastos com *grana* bem desenvolvidos, e ambas apresentam células móveis assimétricas, com flagelos que se estendem por um dos lados, em lugar de estar na extremidade da célula. Durante o ciclo celular, ocorre, tanto nas algas verdes carófitas quanto nas plantas, a decomposição do envoltório nuclear na mitose, e se observa a presença constante de fusos ou fragmoplastos durante a divisão do citoplasma (citocinese). Além disso, deve-se lembrar que, entre as algas verdes carófitas, as Coleochaetales e as Charales parecem estar mais estreitamente relacionadas com as plantas do que quaisquer outras. Por exemplo, membros desses grupos, como *Coleochaete* e *Chara*, são semelhantes a plantas, visto que apresentam reprodução sexuada oogâmica, isto é, uma oosfera não flagelada é fecundada por um gameta masculino flagelado. Em *Coleochaete*, os zigotos são retidos dentro do talo parental, e, pelo menos em uma espécie de *Coleochaete*, as células que recobrem o zigoto desenvolvem invaginações da parede. Essas células de cobertura aparentemente funcionam como células de transferência envolvidas no transporte de

açúcares até os zigotos.

PONTOS PARA REVISÃO

Após a leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder às seguintes questões:

1.	Quais são as características gerais das briófitas? Em outras palavras, o que é uma briófitas?
2.	Como os três filos de briófitas se assemelham e diferem uns dos outros?
3.	Como ocorre a reprodução sexuada nas briófitas? Quais são as principais partes do esporófito resultante na maioria das briófitas?
4.	Quais são as características diferenciais dos dois clados de hepáticas?
5.	Quais as características diferenciais dos musgos de turfeira (classe Sphagnidae) e dos “musgos verdadeiros” (classe Bryidae)?
6.	Quais são as características diferenciais dos antóceros?



16.1 Musgo de locais secos. *Tortula obtusissima* vive sobre rochas calcárias no planalto central do México. As plantas, que não têm raízes, obtêm a umidade necessária diretamente do meio externo, na forma de orvalho ou chuva. Podem recuperar-se fisiologicamente da dessecação completa em menos de 5min.

As briófitas e as plantas vasculares compartilham várias características que as distinguem das carófitas, como: (1) a presença de gametângios masculinos e femininos, denominados *anterídios* e *arquegônios*, respectivamente, com uma camada protetora denominada envoltório estéril; (2) a retenção do zigoto e do embrião multicelular em desenvolvimento ou esporófito jovem dentro do arquegônio ou gametófito feminino; (3) a presença de um esporófito diploide multicelular, que resulta em aumento do número de meioses e amplificação do número de esporos que podem ser produzidos depois de cada evento de fecundação; (4) os esporângios multicelulares, que consistem em um envoltório estéril e um tecido interno produtor de esporos (*esporógeno*); (5) meiosporos com paredes contendo esporopolenina, que resiste à decomposição e à dessecação; e (6) tecidos produzidos por um meristema apical. Nas carófitas, faltam todas essas características compartilhadas pelas briófitas e plantas vasculares, que estão correlacionadas com a existênciadadas plantas no ambiente terrestre. Por isso, neste livro, apenas as briófitas e as plantas vasculares estão inseridas no reino Plantae.



A



B

16.2 Musgos na Antártica. **A.** A cerca de 3.000 m acima do nível do mar, no Monte Melbourne, na Antártica, as temperaturas diárias no verão variam de -10° a -30°C . Nesse ambiente incrivelmente adverso, os botânicos da Nova Zelândia descobriram grupos de um musgo do gênero *Campylopus* (**B**), crescendo nas áreas desnudas, mostradas na fotografia, onde a atividade vulcânica produz temperaturas que podem alcançar 30°C . O crescimento de *Campylopus* nessa localidade demonstra o notável poder de dispersão dos musgos, bem como a sua capacidade em sobreviver em *habitats* hostis.

As briófitas atuais carecem dos tecidos de condução (vasculares) de água e substâncias nutritivas, denominados xilema e floema, respectivamente, que estão presentes nas plantas vasculares. Embora algumas briófitas tenham tecidos especializados de condução, as paredes celulares das células condutoras de água das briófitas não são lignificadas, como as das plantas vasculares. Além disso, existem diferenças nos ciclos de vida das briófitas e das plantas vasculares, ambos os quais exibem alternância das gerações gametofíticas e esporofítica heteromórficas. Nas briófitas, o gametófito é habitualmente maior e de vida livre, enquanto o esporófito é menor e permanentemente ligado a seu gametófito parental, do qual é nutricionalmente dependente. Por outro lado, o esporófito das plantas vasculares é maior do que o gametófito e é de vida livre. Além disso, o esporófito das briófitas não é ramificado e apresenta apenas um único esporângio, enquanto os esporófitos das plantas vasculares atuais são ramificados e exibem muito mais esporângios (poliesporangiófitas). Por conseguinte, os esporófitos das plantas vasculares produzem uma quantidade muito maior de esporos do que os esporófitos das briófitas.

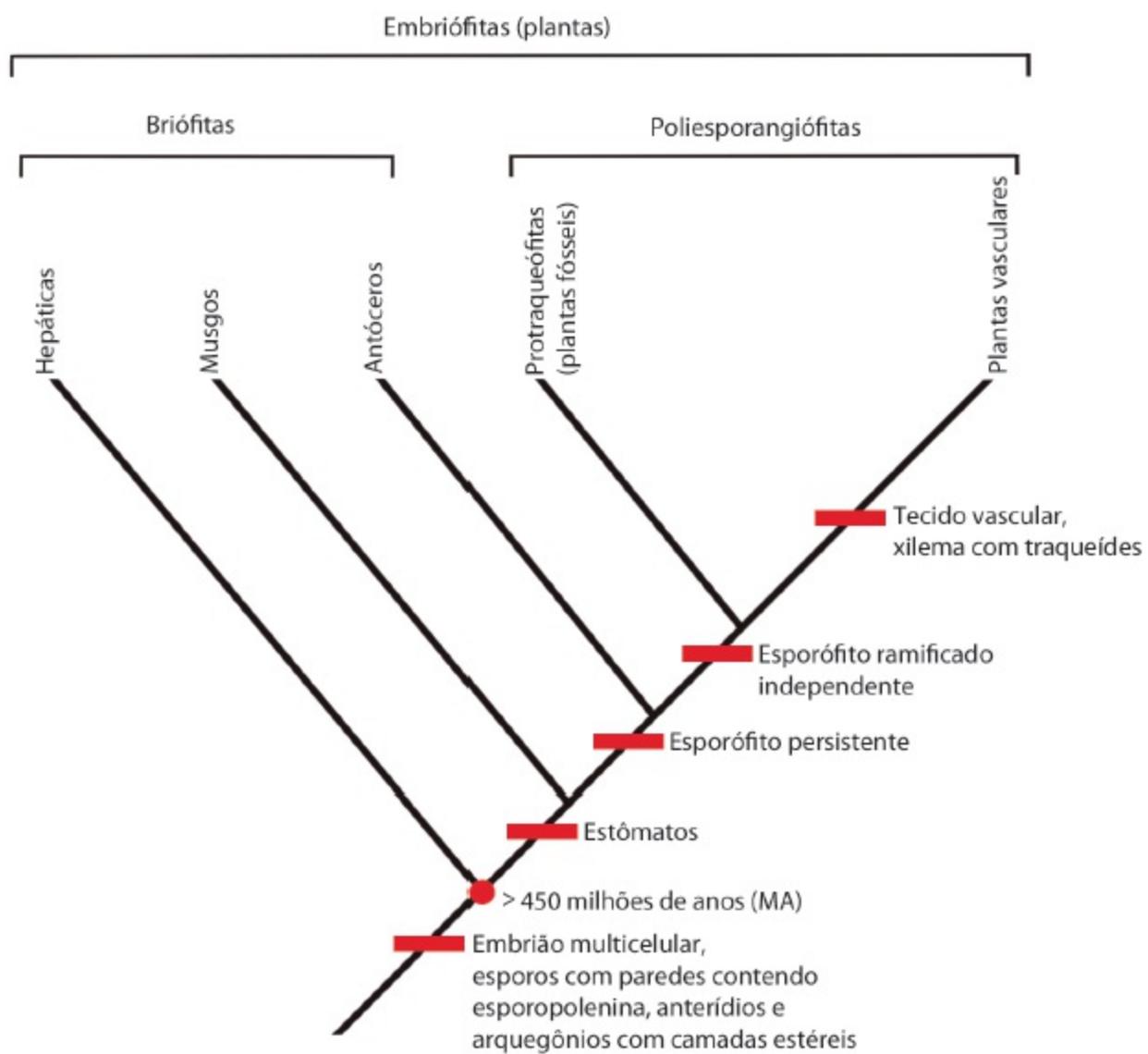
É bem evidente que as briófitas incluem os mais antigos dos grupos vegetais existentes. Por isso, as briófitas modernas podem fornecer informações importantes sobre a natureza das primeiras plantas adaptadas à vida terrestre e sobre o processo pelo qual as plantas evoluíram. Uma comparação da estrutura e da reprodução das briófitas existentes com as de antigos fósseis e plantas vasculares vivas mostra como várias características das plantas vasculares podem ter evoluído. A pesquisa realizada com o musgo *Physcomitrella patens*, cujo genoma foi sequenciado, promete ampliar substancialmente nossos conhecimentos sobre a evolução e a diversidade das plantas (Figura 16.20). Seu papel como sistema de planta modelo, que possibilita a marcação de genes específicos, está se mostrando valioso.

As briófitas são agrupadas em três filos: Marchantiophyta (as hepáticas), Bryophyta (os musgos) e Anthocerotophyta (os antóceros). Um estudo recente, envolvendo análise de três conjuntos de dados

(genes dos cloroplastos, mitocondriais e nucleares), aponta fortemente as hepáticas como irmãs de todas as outras plantas terrestres e também mostra que os antóceros compartilham um ancestral mais recente com as plantas vasculares (Figura 16.3).

Estrutura e reprodução comparadas das briófitas

Algumas briófitas, como os antóceros e certas hepáticas, são descritas como “talosas”, visto que seus gametófitos, que em geral são aplanados e dicotomicamente ramificados (bifurcados repetidamente em dois ramos iguais), formam *talos*. Os talos são corpos não diferenciados em raiz, caule e folhas. Com frequência, esses talos, são relativamente delgados, o que pode facilitar a captação de água e de CO₂. Em algumas briófitas, os gametófitos apresentam adaptações especializadas na superfície superior para aumentar a permeabilidade ao CO₂ e, ao mesmo tempo, reduzir a perda de água. Os poros superficiais da hepática talosa *Marchantia* fornecem um exemplo desse tipo (Figura 16.4). Por outro lado, os gametófitos de algumas hepáticas (as hepáticas folhosas) e os musgos são diferenciados em “folhas” e “caules”, embora se possa argumentar que não se trata de folhas e caules verdadeiros, visto que ocorrem na geração gametofítica e não contêm xilema nem floema. Todavia, os talos de certas hepáticas e musgos contêm, na região central, cordões localizados de células que parecem ter uma função de condução. Essas células podem ser semelhantes aos antigos precursores evolutivos do floema e dos tecidos vasculares lignificados (xilema). Tendo em vista que os termos “folha”* e “caule”* são comumente utilizados para se referirem às estruturas semelhantes a folhas e caules dos gametófitos das hepáticas folhosas e dos musgos, essa prática será seguida neste livro. Os verdadeiros caules e folhas das plantas vasculares são produzidos pelos esporófitos.



16.3 Cladograma das embriófitas. Esse cladograma reflete um ponto de vista das relações filogenéticas entre as linhagens de briófitas e entre as briófitas e as poliesporangiófitas (plantas com esporófitos ramificados e múltiplos esporângios). O termo “embriófitas”, um sinônimo para a planta, refere-se ao fato de que um embrião multicelular é retido dentro do gametófito feminino (ver adiante). Este cladograma indica que os antóceros compartilham um ancestral comum mais recente com as poliesporangiófitas do que as hepáticas ou os musgos, e que as hepáticas constituem um grupo irmão de todas as outras embriófitas.

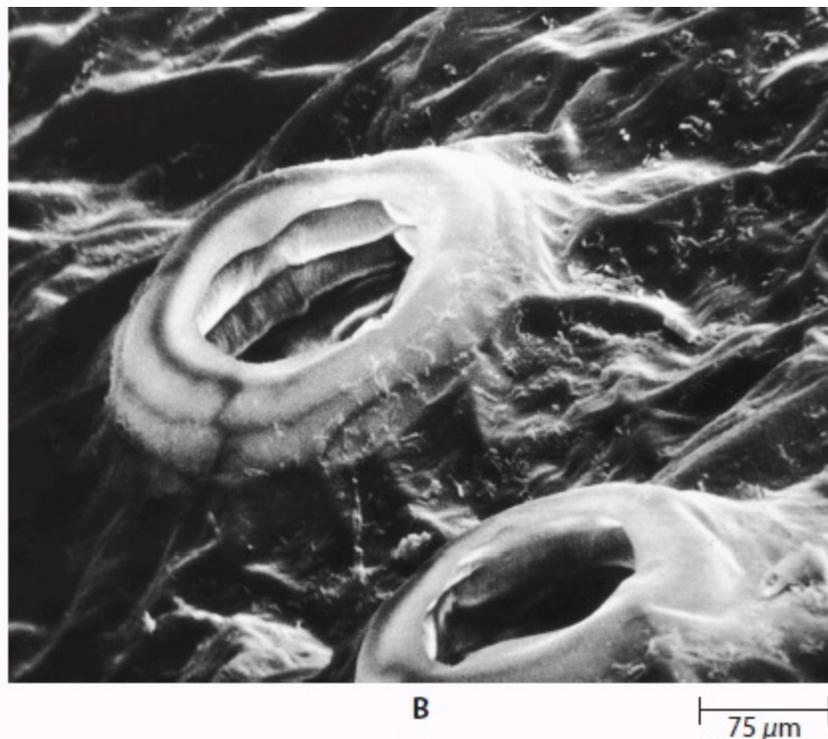
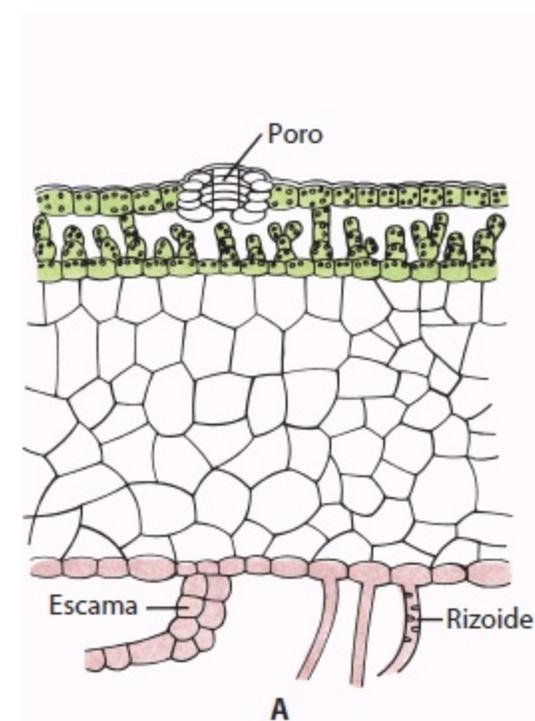
Na superfície de algumas briófitas, há também uma camada superficial que lembra a cutícula cerosa comumente encontrada sobre a superfície das folhas e dos caules verdadeiros das plantas vasculares. A cutícula dos esporófitos está estreitamente relacionada com a presença de estômatos, que funcionam principalmente na regulação da troca gasosa. Os poros aeríferos observados em alguns gametófitos de briófitas, como os da *Marchantia*, são considerados análogos aos estômatos (Figura 16.4). Entretanto, a bioquímica e a evolução das cutículas das briófitas estão pouco elucidadas, principalmente porque as cutículas das briófitas são mais difíceis de remover para a análise química do que as cutículas das plantas vasculares.

Os gametófitos das briófitas talosas e folhosas estão geralmente fixados ao substrato, como o solo, por *rizoides* (Figura 16.4). Os rizoides dos musgos são multicelulares, e cada um consiste em uma fileira linear de células, enquanto os das hepáticas e dos antóceros são unicelulares. Em geral, os rizoides das briófitas servem apenas para ancorar as plantas, visto que a absorção de água e íons inorgânicos costuma ocorrer direta e rapidamente através de todo o gametófito. Os musgos, em

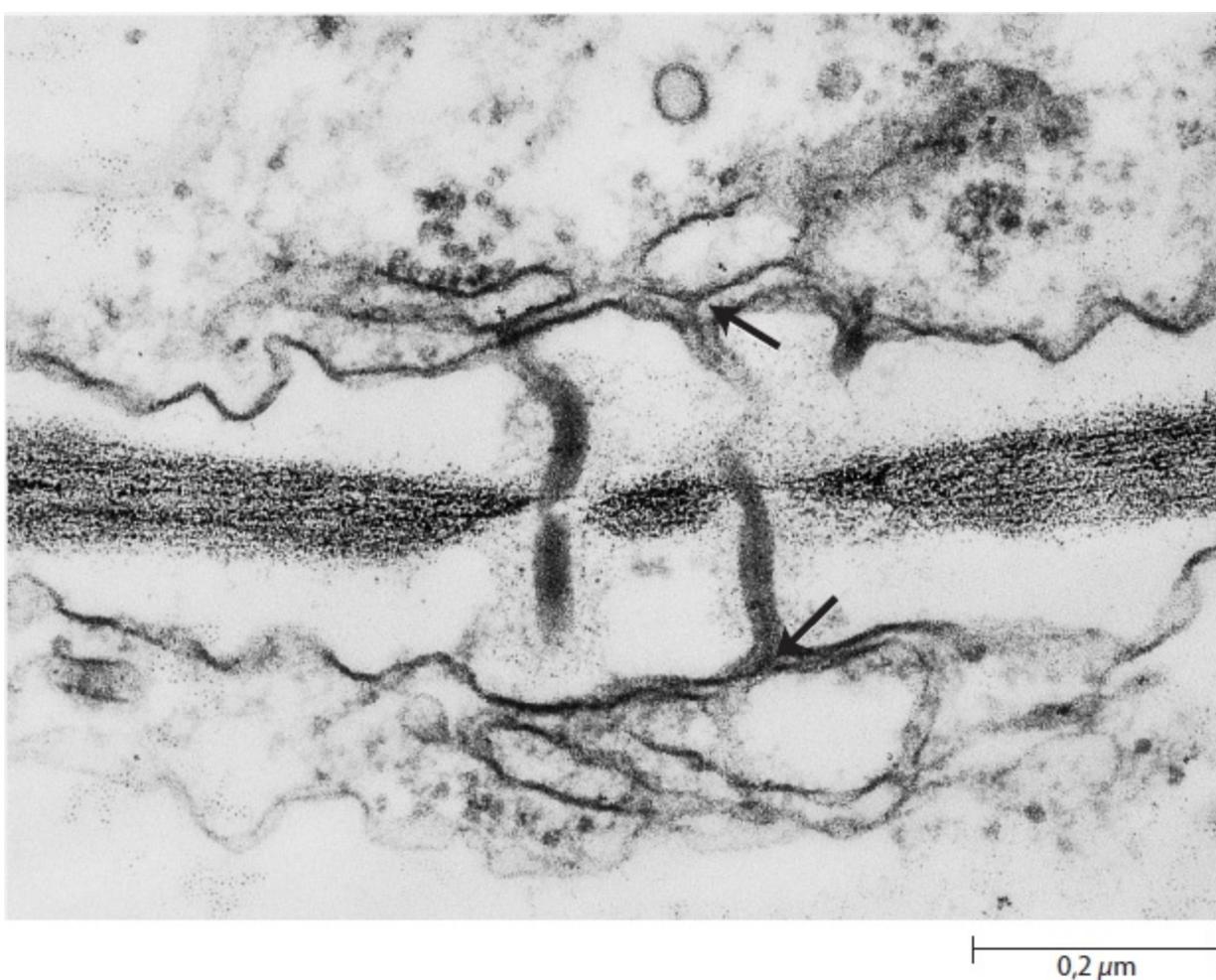
particular, frequentemente apresentam pelos especiais e outras adaptações estruturais que auxiliam no transporte e na absorção de água pelos filídios e caulídios. Além disso, as briófitas frequentemente abrigam fungos ou cianobactérias simbiotes, que podem ajudar na aquisição de nutrientes minerais. As briófitas carecem de órgãos semelhantes à raiz.

As células dos tecidos das briófitas estão interconectadas por plasmodesmos. Os plasmodesmos das briófitas assemelham-se aos das plantas vasculares, uma vez que apresentam um componente interno conhecido como desmotúbulo (Figura 16.5). O desmotúbulo é derivado de um segmento do retículo endoplasmático tubular que fica retido na placa celular em formação durante a citocinese (ver Figura 3.46). Algumas algas verdes carófitas também possuem plasmodesmos.

As células da maioria das briófitas assemelham-se às daquelas das plantas vasculares, visto que apresentam muitos plastídios pequenos em forma de disco. Por outro lado, todas as células de algumas espécies de antóceros, bem como as células apicais e/ou reprodutivas de muitas briófitas, apresentam apenas um único plastídio grande por célula. Acredita-se que essa característica seja uma retenção evolutiva das algas verdes ancestrais que, como a *Coleochaete* atual, provavelmente continham apenas um grande plastídio por célula. Durante a divisão celular, as células das briófitas e das plantas vasculares produzem bandas da pré prófase, que consistem em microtúbulos que especificam a posição da futura parede celular. Essas bandas estão ausentes nas algas verdes carófitas.



16.4 Poros aeríferos da superfície de *Marchantia*. **A.** Seção transversal do gametófito de *Marchantia*, uma hepática talosa. Numerosas células contendo cloroplastos são evidentes nas camadas superiores, e existem várias camadas de células incolores abaixo delas, bem como rizoides que fixam o corpo da planta ao substrato. Os poros possibilitam a troca de gases nas câmaras aeríferas que lembram um favo de mel na camada fotossintetizante superior. As células especializadas que circundam cada poro estão habitualmente dispostas em quatro ou cinco anéis superpostos, cada um deles com quatro células, e toda a estrutura tem a forma de um barril. Em condições de seca, as células da camada inferior, que habitualmente fazem protrusão na câmara, tornam-se justapostas e retardam a perda de água, ao passo que, em condições de umidade, elas se separam. Por conseguinte, os poros aeríferos desempenham uma função semelhante àquelas dos estômatos das plantas vasculares. **B.** Micrografia eletrônica de varredura de dois poros aeríferos na superfície dorsal de um gametófito de *Marchantia*.



16.5 Plasmodesmos das briófitas. Seção longitudinal dos plasmodesmos na hepática *Monoclea gottschei*. Observe que o desmotúbulo no plasmodesma à direita (setas) é contínuo com o retículo endoplasmático no citosol.

Os anterozoides são as únicas células flageladas produzidas pelas briófitas e necessitam de água para nadar até a oosfera

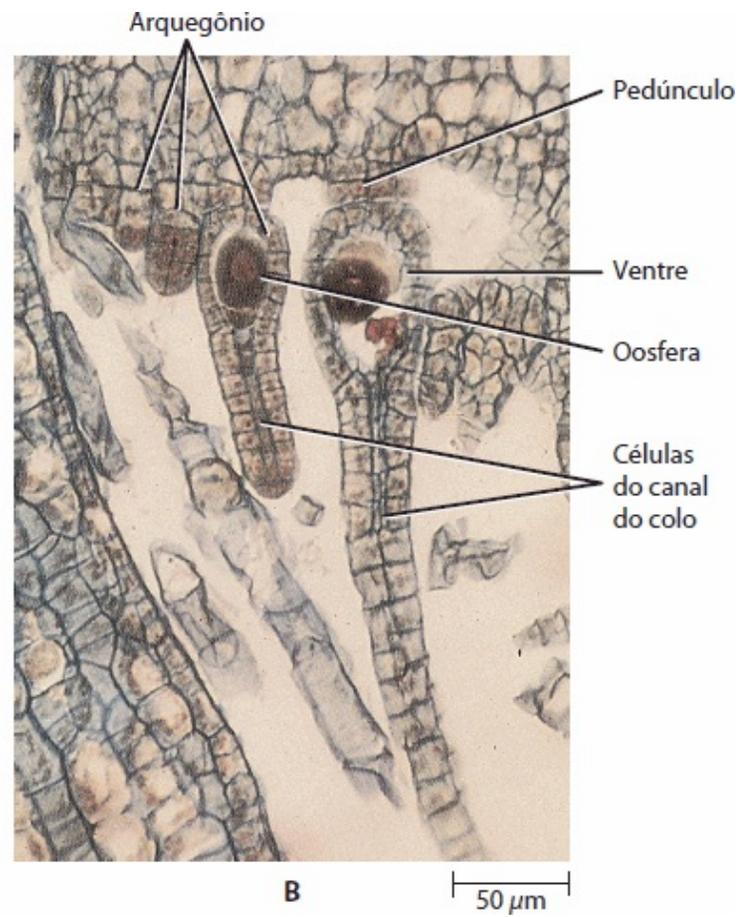
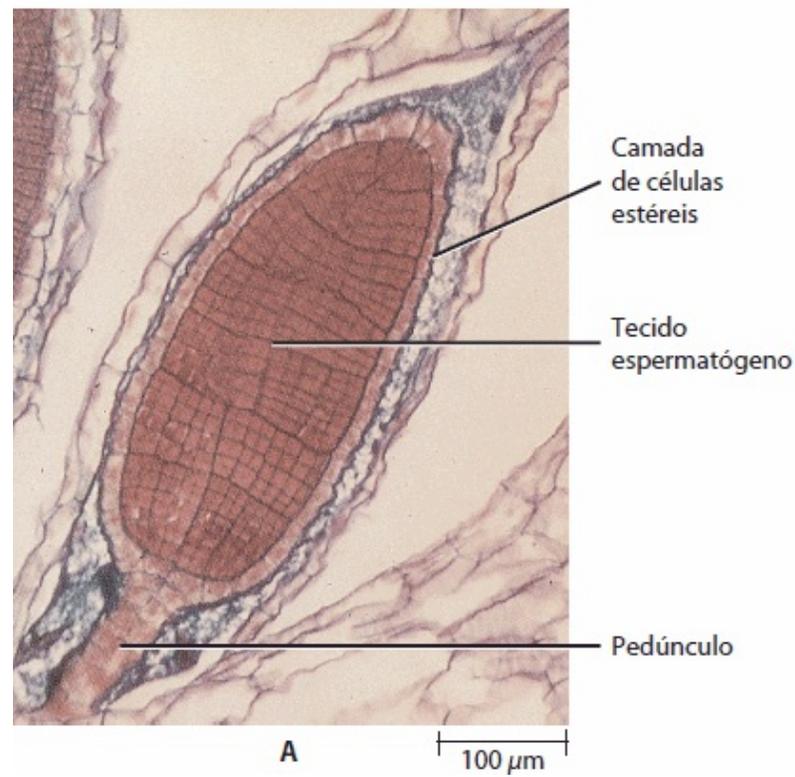
Muitas briófitas têm a capacidade de se reproduzir de modo assexuado por fragmentação (propagação vegetativa), em que pequenos fragmentos de tecido produzem um gametófito completo. Outro meio disseminado de reprodução assexuada tanto nas hepáticas quanto nos musgos é a produção de *gemas* – corpos multicelulares que dão origem a novos gametófitos (Figura 16.13). Diferentemente de algumas algas verdes carófitas, que podem produzir zoósporos flagelados para reprodução assexuada, os anterozoides são as únicas células flageladas produzidas pelas briófitas. A perda da capacidade de produzir zoósporos, que provavelmente têm menos utilidade na terra do que na água, está provavelmente correlacionada com a ausência de centríolos nos fusos mitóticos das briófitas e de outras plantas (ver Capítulo 3). Em certas hepáticas e antóceros, a mitose exibe características intermediárias entre as das algas verdes carófitas e das plantas vasculares, sugerindo estágios evolutivos que levaram à ausência de centríolos na mitose das plantas.

A reprodução sexuada nas briófitas envolve a produção de anterídios e arquegônios, frequentemente em gametófitos masculino e feminino separados. Em algumas espécies, sabe-se que o sexo é controlado pela distribuição de cromossomos sexuais distintos durante a meiose. Com efeito, os cromossomos sexuais nas plantas foram descobertos pela primeira vez nas briófitas. O anterídio

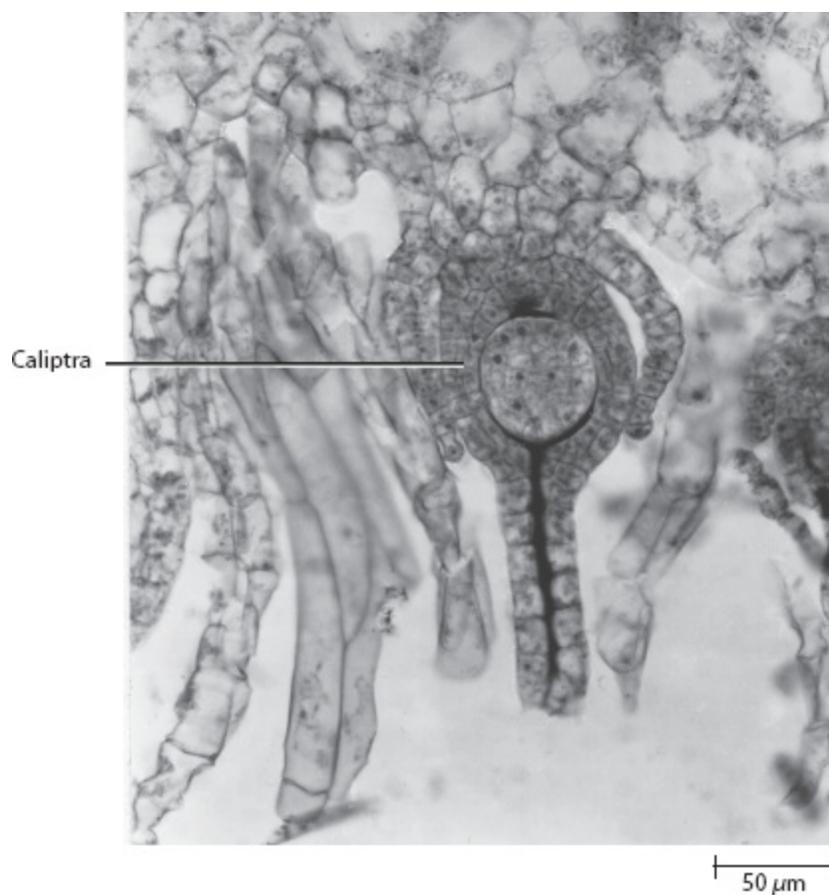
esférico ou alongado é comumente pedunculado e consiste em uma camada estéril com espessura de uma única célula, que circunda numerosas *células espermatógenas*, isto é, células que se desenvolvem em anterozoides (Figura 16.6A). A camada de células é descrita como “estéril”, uma vez que é incapaz de produzir anterozoides. Cada célula espermatógena forma um único anterozoide biflagelado, que precisa nadar na água para alcançar a oosfera localizada dentro de um arquegônio. Por conseguinte, a água em sua forma líquida é necessária para a fecundação das briófitas.

Os arquegônios das briófitas têm a forma de uma garrafa, com um longo colo e uma porção basal dilatada, o *ventre*, que abriga uma única oosfera (Figura 16.6B). A camada externa de células do colo e do ventre forma a camada protetora estéril do arquegônio. As células centrais do colo, denominadas *células do canal do colo*, desintegram-se quando a oosfera está madura, resultando em um tubo preenchido de líquido através do qual os anterozoides nadam até a oosfera. Durante esse período, são liberadas substâncias químicas para atrair os anterozoides. Depois da fecundação, o zigoto permanece dentro do arquegônio, onde é nutrido com açúcares, aminoácidos e, provavelmente, outras substâncias fornecidas pelo gametófito materno. Essa forma de nutrição é conhecida como *matrotrofia* (“alimento derivado da mãe”). Com esse suprimento, o zigoto sofre divisões mitóticas repetidas, gerando o embrião multicelular (Figura 16.7), que finalmente se desenvolve no esporófito maduro (Figura 16.8).

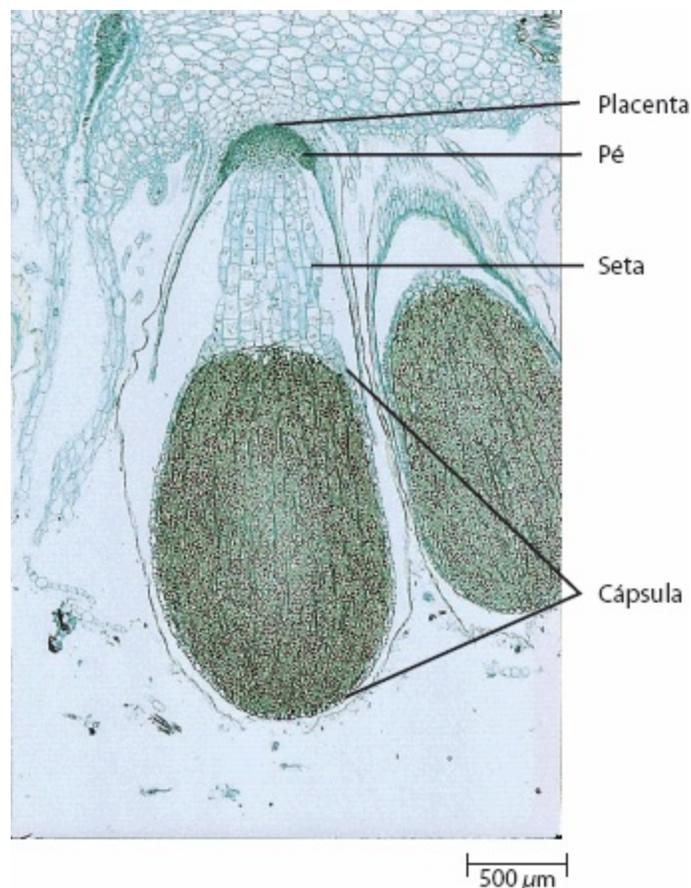
Não existe nenhuma conexão por plasmodesmos entre as células das duas gerações adjacentes. Por conseguinte, o transporte de nutrientes é apoplástico – isto é, os nutrientes movem-se ao longo das paredes celulares. Esse transporte é facilitado pela *placenta* localizada na interface entre as duas gerações, o esporófito e o gametófito parental (Figura 16.9), sendo, portanto, análoga à placenta dos mamíferos. A placenta das briófitas é constituída por células de transferência, com um extenso labirinto de invaginações altamente ramificadas da parede celular que aumentam enormemente a área de superfície da membrana plasmática através da qual ocorre o transporte ativo de nutrientes. Células de transferência semelhantes são encontradas na interface gametófito-esporófito das plantas vasculares (p. ex., *Arabidopsis* e soja) e na junção haploide-diploide de *Coleochaete* (ver Capítulo 15). A ocorrência de células placentárias em *Coleochaete* sugere que a matrotrofia já evoluiu nas carófitas ancestrais das plantas.



16.6 Gametângios de *Marchantia*, uma hepática. **A.** Um anterídio em desenvolvimento, que consiste em um pedúnculo e uma camada estéril – isto é, não formadora de anterozoide – envolvendo o tecido espermatogênico. Este tecido espermatogênico dá origem a células espermatógenas, e cada uma dessas células forma um único anterozoide propelido por dois flagelos. **B.** Vários arquegônios em diferentes estágios de desenvolvimento. Uma oosfera está contida no ventre, uma porção dilatada na base de cada arquegônio, o qual tem a forma de uma garrafa. Quando a oosfera está madura, as células do canal do colo se desintegram, formando um tubo repleto de líquido através do qual os anterozoides biflagelados nadam até a oosfera, em resposta a substâncias químicas atrativas. Em *Marchantia*, os arquegônios e os anterídios encontram-se em diferentes gametófitos.

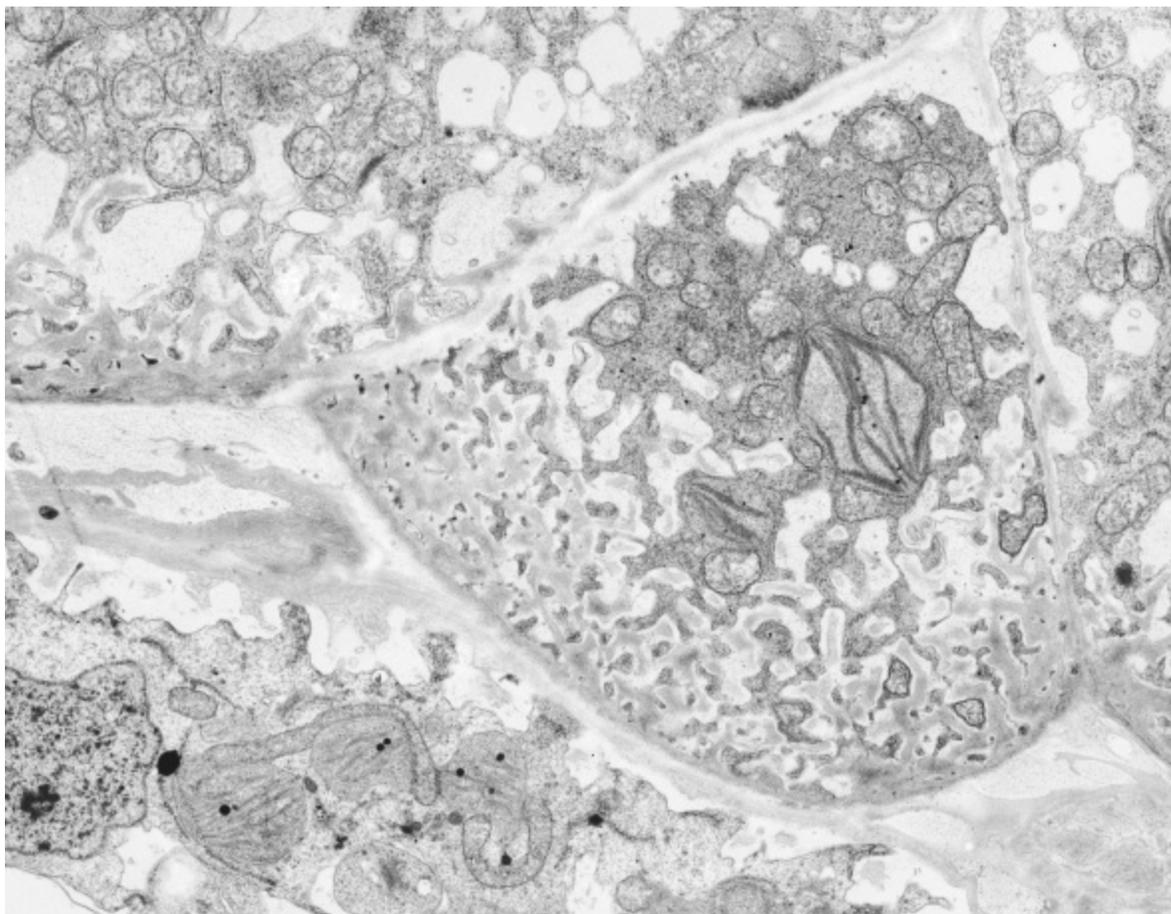


16.7 Embrião de *Marchantia*. Estágio inicial do desenvolvimento do embrião ou esporófito jovem de *Marchantia*. Aqui, o jovem esporófito nada mais é do que uma massa esférica indiferenciada de células dentro do ventre dilatado ou caliptra.



16.8 Esporófito de *Marchantia*. Um esporófito quase maduro de *Marchantia*, com pé, seta e cápsula ou esporângio. A placenta encontra-se na interface entre o pé e o gametófito e consiste em células de

transferência do esporófito e do gametófito.



16.9 Placenta de briófito. A junção do gametófito e esporófito – a placenta – na hepática *Carrpos monocarpus*. Extensas invaginações da parede desenvolvem-se na única camada de células de transferência no esporófito (três células superiores). Existem várias camadas de células de transferência no gametófito (canto esquerdo inferior), porém as invaginações de suas paredes não são tão altamente ramificadas quanto as da camada do esporófito. Verifica-se a presença de numerosos cloroplastos e mitocôndrias nas células da placenta de ambas as gerações.

Com o desenvolvimento do embrião das briófitas, o ventre sofre divisão celular, acompanhando o ritmo de crescimento do jovem esporófito. O ventre alargado do arquegônio é denominado *caliptra*. Na maturidade, o esporófito da maioria das briófitas consiste em um *pé*, que permanece inserido no arquegônio, uma *seta* ou pedúnculo e uma *cápsula* ou *esporângio* (Figura 16.8). As células de transferência na junção entre o pé e o arquegônio constituem a placenta.

O termo “embriófitas” é um sinônimo apropriado para plantas

A ocorrência de um embrião multicelular matrotófico em todos os grupos de plantas, desde as briófitas até as angiospermas, constitui a base para o termo *embriófitas* como sinônimo para plantas (Figura 16.3). A vantagem da matrotrofia e da placenta vegetal é que elas fornecem os substratos para a produção de um esporófito diploide multicelular, em que cada célula é geneticamente equivalente à oosfera fertilizada. Essas células podem ser usadas para produzir muitos esporos haploides geneticamente diversos com a meiose no esporângio. Essa condição pode ter propiciado uma vantagem significativa para as primeiras plantas quando começaram a ocupar o ambiente

terrestre. A produção de maiores quantidades de esporos por evento de fecundação também pode ter ajudado a compensar as baixas taxas de fecundação quando a água se tornou escassa. Acredita-se que a geração esporofítica de plantas tenha evoluído a partir de um zigoto, como aquele produzido pelas carófitas, nas quais a meiose é retardada até que tenham ocorrido algumas divisões mitóticas. Quanto maior a quantidade de divisões mitóticas que ocorrem entre a fecundação e a meiose, maior o esporófito que pode ser formado, e maior o número de esporos que podem ser produzidos. Ao longo da história evolutiva das plantas, houve uma tendência dos esporófitos a se tornarem cada vez maiores em relação à geração gametofítica.

A epiderme do esporófito dos musgos e de muitos antóceros contém estômatos – cada um ladeado por duas células-guarda – que se assemelham aos estômatos das plantas vasculares. Entretanto, os estômatos dos musgos são capazes de se abrir e fechar e, portanto, de regular a troca gasosa por um curto período de tempo após o seu desenvolvimento. Posteriormente, permanecem abertos, e a sua função é então incerta. Talvez possam funcionar para gerar um fluxo de água e nutrientes entre o esporófito e o gametófito, induzido pela perda de vapor d'água através dos estômatos. Os estômatos dos antóceros aparentemente carecem da capacidade de se abrir e fechar. Uma vez abertos, permanecem abertos. Foi sugerido que esses estômatos são essenciais para a desidratação e a deiscência (abertura) do esporângio. A presença de estômatos nos esporófitos de musgos e antóceros é considerada como evidência de um importante elo evolutivo com as plantas vasculares. Os esporófitos das hepáticas, que tipicamente são menores e mais efêmeros que os dos musgos e dos antóceros, carecem de estômatos. As paredes celulares da epiderme dos esporófitos dos musgos e hepáticas são impregnadas com materiais fenólicos resistentes à decomposição, que podem proteger os esporos em desenvolvimento. Os esporófitos dos antóceros são recobertos por uma cutícula protetora.

As paredes de esporopolenina dos esporos de briófitas têm valor de sobrevivência

Os esporos das briófitas, como os de todas as outras plantas, estão envoltos por uma parede substancial impregnada com o biopolímero conhecido como o mais resistente à decomposição e a substâncias químicas, a *esporopolenina*. As paredes de esporopolenina possibilitam a sobrevivência dos esporos das briófitas à dispersão pelo ar, de um ambiente úmido para outro. Os esporos das algas verdes carófitas, que tipicamente são dispersos na água, não estão envoltos por uma parede de esporopolenina. Entretanto, os zigotos das carófitas são revestidos de esporopolenina e, portanto, podem tolerar a exposição e ataque microbiano, permanecendo viáveis por longos períodos. Acredita-se que os esporos com paredes de esporopolenina das plantas se originaram dos zigotos de algas verdes carófitas por uma mudança no momento de deposição da esporopolenina.

Os esporos das briófitas germinam para formar estágios juvenis de desenvolvimento que, nos musgos, são denominados *protonemas* (do grego, *prōtos*, “primeiro”, e *nēma*, “filamento”). A partir dos protonemas (ver Figura 16.20), desenvolvem-se os gametófitos e os gametângios. Os protonemas são característicos de todos os musgos e também são encontrados em algumas hepáticas, mas não nos antóceros.

As hepáticas forma um grupo com cerca de 5.200 espécies de plantas que, em geral, são pequenas e inconspícuas, embora possam formar massas relativamente grandes em *habitats* favoráveis, como solo ou rochas, troncos de árvores ou ramos úmidos e sombreados. Alguns tipos de hepáticas crescem na água. O nome “hepática” data do século 9, quando se acreditava que, devido ao contorno do gametófito em forma de fígado em alguns gêneros, essas plantas pudessem ser úteis no tratamento de doenças hepáticas. De acordo com a medieval “Doutrina de Assinaturas”, a aparência externa de um corpo sinalizava a posse de propriedades especiais. A terminação anglo-saxônica *wort* (originalmente *wyrt*) significa “erva” e aparece como parte de muitos nomes de plantas na língua inglesa.

A maioria dos gametófitos das hepáticas desenvolve-se diretamente a partir dos esporos; entretanto, alguns genes formam diretamente um filamento semelhante a um protonema, a partir do qual se desenvolve o gametófito maduro. Os gametófitos continuam crescendo a partir de um meristema apical. Existem três tipos principais de hepáticas, que são diferenciadas com base na sua estrutura e agrupadas em dois clados. Um clado consiste nas hepáticas talosas complexas, que apresentam diferenciação dos tecidos internos. O outro clado contém as hepáticas folhosas e as hepáticas talosas simples, que consistem em lâminas de tecido relativamente indiferenciado. Alguns tipos taloides simples contêm células condutoras de água alongadas com extremidades afiladas e paredes espessas perfuradas com numerosas pontuações.

A maioria das hepáticas estabelece associações simbióticas estreitas com os glomeromicetos (ver Capítulo 14), que entram no talo por meio dos rizoides. As hepáticas produzem mucilagem abundante, que supostamente auxilia na retenção de água.

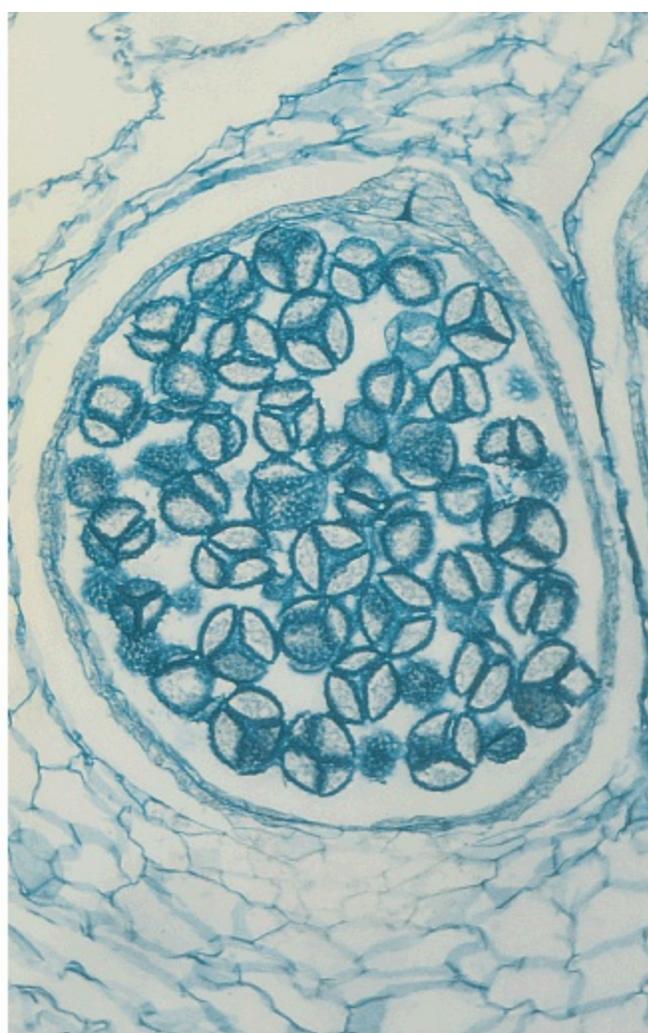
As hepáticas talosas complexas incluem *Riccia*, *Ricciocarpus* e *Marchantia*

As hepáticas talosas podem ser encontradas em barrancos úmidos e sombreados e em outros *habitats* apropriados, como nos vasos de plantas em estufas frias. O talo, cuja espessura é constituída por cerca de 30 células em sua região central e por aproximadamente 10 células em suas porções mais finas, está claramente diferenciado em uma porção superior (dorsal) fina e rica em clorofila e em uma porção inferior (ventral) incolor e mais espessa (Figura 16.4A). A superfície inferior apresenta rizoides, bem como fileiras de escamas. A superfície superior é frequentemente dividida em regiões elevadas, exibindo, cada uma delas, um grande poro que conduz a uma câmara aerífera subjacente (Figura 16.4B).

A estrutura dos esporófitos de *Riccia* e *Ricciocarpus* está entre as mais simples observadas nas hepáticas (Figura 16.10), embora se trate de uma condição derivada, e não ancestral. *Ricciocarpus*, que cresce na água ou em solo encharcado, é bissexuado – isto é, ambos os órgãos sexuais surgem na mesma planta. Algumas espécies de *Riccia* são aquáticas, porém a maioria é terrestre. Os gametófitos de *Riccia* podem ser unissexuados ou bissexuados. Em ambos, *Riccia* e *Ricciocarpus*, estão profundamente inseridos nos gametófitos de ramificação dicotômica e consistem em pouco mais do que um esporângio. Nesses esporófitos, não existe nenhum mecanismo especial para a dispersão dos esporos. Quando a porção do gametófito que contém os esporófitos maduros morre e se decompõe, os esporos são liberados.



A



B

16.10 Riccia, uma das hepáticas mais simples. **A.** O sistema de ramificação dos gametófitos *Riccia* é dicotômico, isto é, os eixos principal e subsequentes dividem-se em dois ramos. **B.** O esporófito, que está dentro do gametófito, consiste apenas em uma cápsula esférica.

Uma das hepáticas mais conhecidas é *Marchantia*, um gênero disseminado que cresce nos solos e rochas úmidas (ver Figura 12.16B). Seus gametófitos dicotomicamente ramificados são maiores que os de *Riccia* e *Ricciocarpus*. Diferentemente desses últimos dois gêneros, em que os órgãos sexuais estão distribuídos ao longo da superfície dorsal do talo, os gametângios em *Marchantia* originam-se de estruturas especializadas, denominadas *gametóforos* ou *gametangióforos*. Os pedúnculos dos gametóforos consistem em talos regulares enrolados, que crescem perpendicularmente ao solo, em vez de crescer sobre ele.

Os gametófitos de *Marchantia* são unissexuados, e os gametófitos masculinos e femininos podem ser facilmente diferenciados pelos seus gametóforos distintos. Os anterídios formam-se em gametóforos denominados *anteridióforos*, cuja parte superior tem a forma de disco, enquanto os arquegônios se originam de gametóforos denominados *arquegonióforos*, que têm a parte superior em forma de guarda-chuva (Figura 16.11). Em *Marchantia*, a geração esporofítica consiste em um pé, uma seta curta e uma cápsula (Figura 16.8). Além dos esporos, o esporângio maduro contém células alongadas denominadas *elatérios*, que apresentam espessamentos da parede higroscópicos (que absorvem umidade) de disposição helicoidal (Figura 16.12). As paredes dos elatérios são sensíveis a ligeiras mudanças de umidade e, após a deiscência da cápsula (que seca e se abre) em diversos segmentos semelhantes a pétalas, os elatérios sofrem uma ação de torção que ajuda na dispersão dos

esporos.

A fragmentação constitui a principal forma de reprodução assexuada das hepáticas, porém outro mecanismo disseminado é a produção de gemas. Em *Marchantia*, as gemas são produzidas em estruturas especiais em forma de taça – denominadas *conceptáculos com gema* –, que se localizam na superfície dorsal do gametófito (Figura 16.13). As gemas são dispersas principalmente por gotas de chuva.

O ciclo de vida de *Marchantia* está ilustrado na Figura 16.14 (ver adiante).

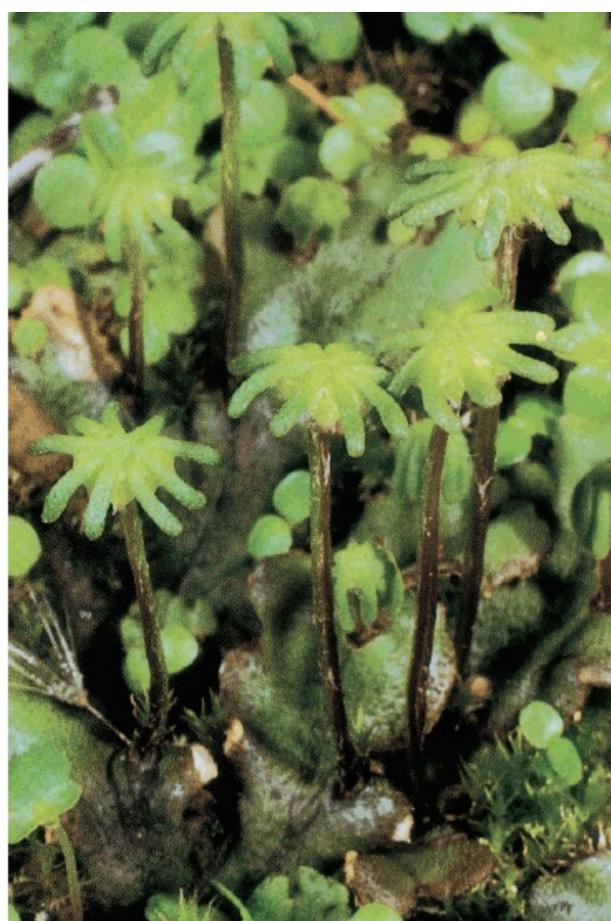
As hepáticas folhosas apresentam uma estrutura e/ou arranjo foliar distintos

As hepáticas folhosas constituem um grupo muito diverso que inclui mais de 4.000 das 5.200 espécies do filo Marchantiophyta (ver Figura 16.15, adiante). As hepáticas folhosas são particularmente abundantes nos trópicos e subtropicais, em regiões de muita chuva ou alta umidade, onde crescem sobre as folhas e as cascas das árvores, bem como outras superfícies vegetais (ver Figura 16.16, adiante). Existem provavelmente muitas espécies tropicais que ainda não foram descritas. As hepáticas folhosas também estão bem representadas nas regiões temperadas. Em geral, as plantas são bem ramificadas e formam pequenos tapetes.

Os filídios das hepáticas, à semelhança da maioria dos filídios dos musgos, consistem geralmente em uma única camada de células indiferenciadas. Uma maneira de distinguir as hepáticas dos musgos é observar que os filídios nos musgos são habitualmente de tamanho igual e apresentam disposição espiralada ao redor do caulídio, enquanto muitas hepáticas apresentam duas fileiras de filídios de tamanho igual e uma terceira fileira de filídios menores ao longo da superfície inferior do gametófito. A maioria dos filídios dos musgos está disposta para fora do caule em três dimensões, porém alguns musgos apresentam filídios achatados em um plano, assim como muitas hepáticas. Além disso, os filídios dos musgos, algumas vezes, apresentam uma “nervura mediana” espessada, enquanto as hepáticas carecem dessa estrutura. Os filídios dos musgos são mais frequentemente inteiros, ao contrário dos filídios das hepáticas, que podem ser muito lobados ou partidos.

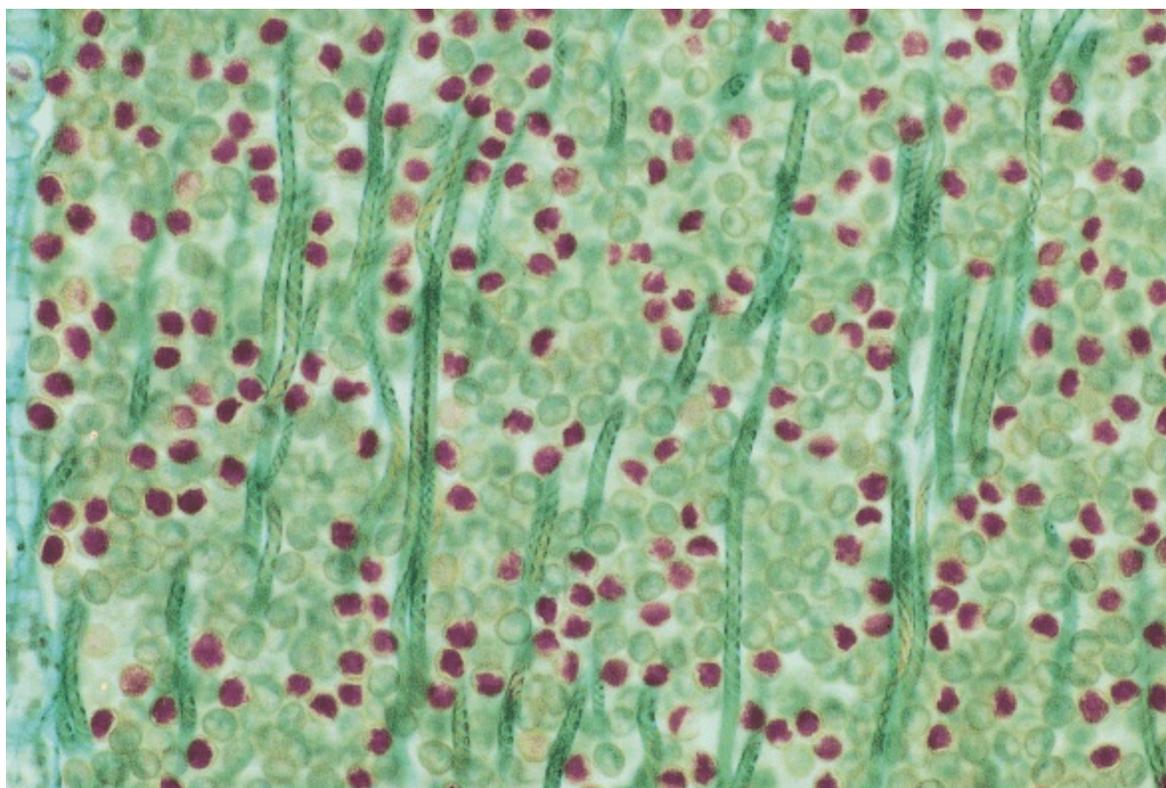


A



B

16.11 Gametófitos de *Marchantia*. Os anterídios (A) e os arquegônios (B) estão elevados em cima de pedúnculos – os anteridióforos e os arquegonióforos, respectivamente, acima do talo.



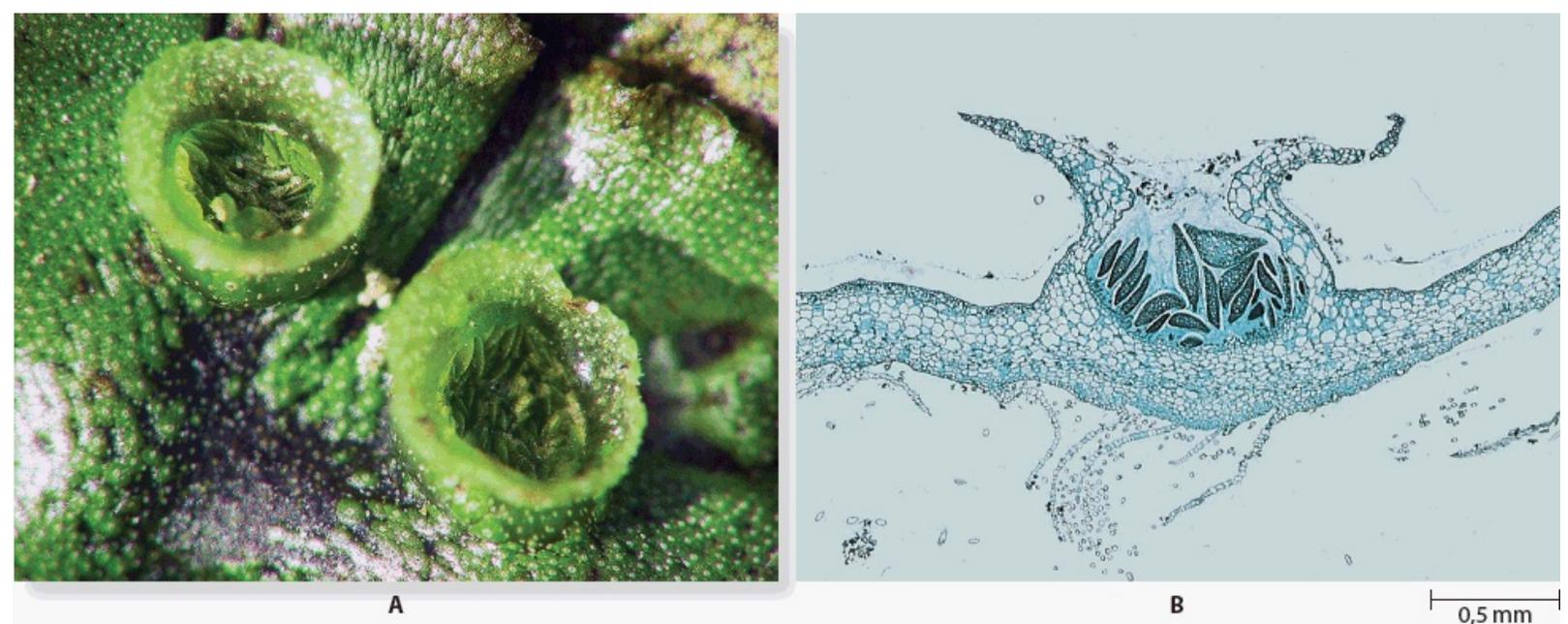
50 μm

16.12 Esporos e elatérios. Esporos maduros (esferas vermelhas) e elatérios (filamentos verdes) de uma cápsula de *Marchantia*.

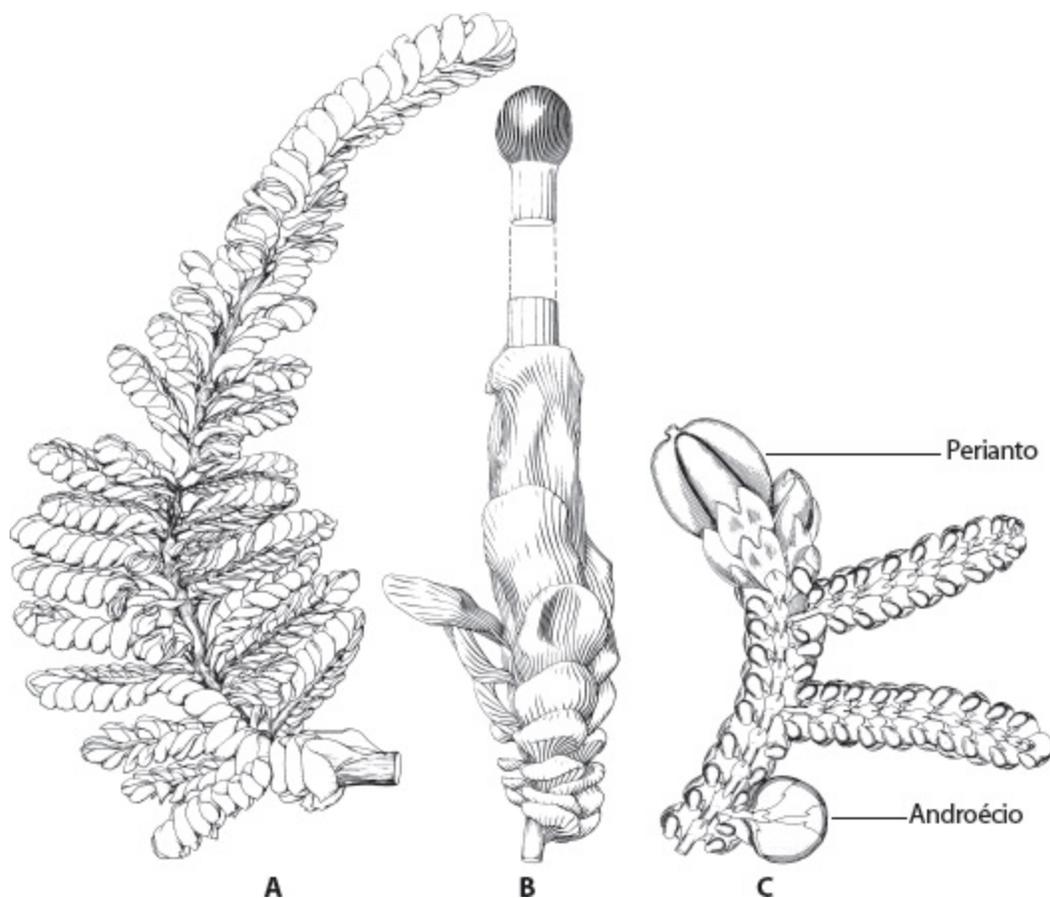
Nas hepáticas folhosas, os anterídios geralmente se encontram em um curto ramo lateral com filídios modificados, conhecido como *androécio*. O esporófito em desenvolvimento, bem como o arquegônio a partir do qual se desenvolve, é tipicamente circundado por uma bainha tubular, conhecida como *perianto* (Figura 16.5C).

Musgos | Filo Bryophyta

Muitos grupos de organismos contêm membros que são comumente denominados “musgos” – os “musgos-das-renas” (*Cladonia subtenuis*) são líquens, os “musgos-de-escama” são hepáticas folhosas, enquanto os chamados *club mosses* (*Lycopodium lagopus*) e os “musgos-espanhóis” (*Tillandsia*) pertencem a diferentes grupos de plantas vasculares. Os “musgos do mar” e o “musgo-irlandês” (*Chondrus crispus*) são algas. Entretanto, os musgos genuínos são membros do filo Bryophyta, que é constituído de cinco classes, das quais apenas três são consideradas aqui: Sphagnidae (os musgos-de-turfeira), Andreaeidae (os musgos-de-granito) e Bryidae (frequentemente designados como “musgos verdadeiros”). Esses grupos são distintos uns dos outros, diferindo em muitos aspectos importantes. As informações moleculares e de outras fontes sugerem que os musgos-de-turfeira e os musgos-de-granito divergiram cedo da principal linha de evolução dos musgos. A classe Bryidae contém a grande maioria das espécies de musgos, com cerca de 10.000 espécies; novas formas estão sendo constantemente descobertas, sobretudo nos trópicos.



16.13 Conceptáculos. **A.** Gametófitos de *Marchantia*, com conceptáculos contendo gemas. As gemas aparecem como porções de tecido em forma aproximadamente discoide. As gemas são lançadas para fora pela chuva e podem então crescer, produzindo novos gametófitos, cada um deles geneticamente idêntico à planta-mãe da qual surgiu por mitose. **B.** Seção longitudinal de um conceptáculo. As gemas são as estruturas escuras que, em corte, aparecem com a forma aproximada de uma lente.



16.15 Hepáticas folhosas. **A.** *Clasmatocolea puccionana*, mostrando a disposição característica das folhas. **B.** A extremidade de um ramo de *Clasmatocolea humilis*. A cápsula e o longo pedúnculo do esporófito são visíveis. **C.** Porção de um ramo de *Frullania*, mostrando a disposição característica de suas folhas. Os anterídios estão contidos dentro do androécio. O arquegônio e o esporófito em desenvolvimento estão contidos dentro do perianto.

Os musgos-de-turfeira pertencem à classe Sphagnidae

Os musgos da classe Sphagnidae são atualmente classificados em dois gêneros: *Sphagnum*, o musgo-de-turfeira, e *Ambuchanania*, com uma única espécie rara encontrada na Tasmânia, que cresce como pequenas “manchas” na superfície da areia úmida. As características que distinguem os gametófitos e os esporófitos do *Sphagnum* (Figura 16.17), bem como as sequências comparativas de DNA, indicam que esse gênero divergiu cedo da principal linha de evolução dos musgos. A época de seu primeiro aparecimento não é conhecida, mas a ordem fóssil Protosphagnales, que consiste em vários gêneros do período Permiano (há cerca de 290 milhões de anos; ver p. xi), exibe claramente uma relação muito estreita com o *Sphagnum* atual. Mais de 400 espécies de *Sphagnum* são geralmente reconhecidas, porém as plantas são variáveis, e o número verdadeiro pode ser menor. Cerca de 4.135 nomes já foram aplicados às espécies deste gênero, dando uma boa ideia da complexidade de seus padrões de variação. O *Sphagnum* está distribuído pelo mundo inteiro, encontrado em áreas úmidas como as extensas regiões de turfeira no hemisfério norte, e é valioso tanto comercial quanto ecologicamente.

A reprodução sexuada do *Sphagnum* envolve a formação de anterídios e arquegônios nas extremidades de ramos especiais localizados nos ápices do gametófito. A fecundação ocorre no final do inverno, e, 4 meses depois, os esporos maduros são liberados dos esporângios.

Entre os musgos, os esporófitos de *Sphagnum* (Figura 16.17A), são bem distintos. As cápsulas

avermelhadas a castanho-enebrecidas são quase esféricas e elevadas em um pedúnculo, o *pseudopódio*, que faz parte do gametófito e pode ter até 3 mm de comprimento. O esporófito tem uma seta muito curta ou pedúnculo. A liberação dos esporos em *Sphagnum* é espetacular (Figura 16.17C). No ápice da cápsula, existe um *opérculo* semelhante a uma tampa, que é separado do resto da cápsula por um sulco circular. À medida que a cápsula amadurece e seca, suas células epidérmicas sofrem colapso lateral, resultando em mudança da forma da cápsula de esférica para cilíndrica. Nesse processo, a pressão interna de ar da cápsula aumenta para cerca de 5 bars, semelhante à pressão dos pneus de uma carreta. O opérculo finalmente explode com um ruído audível, e o gás que escapa carrega a massa de esporos em um surto explosivo. Em um estudo, a velocidade média de arremesso do gás e dos esporos foi de 16 ± 7 m/s, alcançando uma altura média de 114 ± 9 mm.



16.16 Hepática folhosa. Pode-se ver aqui uma hepática folhosa crescendo sobre a folha de uma árvore não decídua na floresta tropical da bacia Amazônica, perto de Manaus, Brasil.

A reprodução assexuada por fragmentação é muito comum. Os ramos jovens e os fragmentos de caulídio que se desprendem do gametófito e filídios danificadas podem regenerar novos gametófitos. Em consequência, *Sphagnum* forma grandes agregados densamente compactados.

Três características distinguem os Sphagnidae de outros musgos. As diferenças mais evidentes entre a classe Sphagnidae e outros musgos são o pouco comum protonema, a morfologia peculiar do gametófito e o mecanismo exclusivo de abertura do opérculo. O protonema – o primeiro estágio de desenvolvimento do gametófito – dos Sphagnidae não é formado por conjunto de filamentos multicelulares e ramificados, como os observados na maioria dos outros musgos. Em vez de seguir esse padrão, cada protonema é constituído de uma lâmina com uma camada de células, que cresce por um meristema

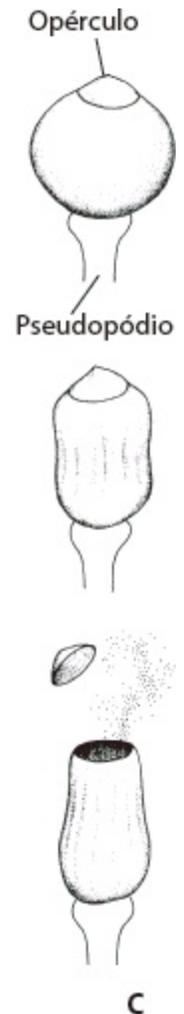
marginal, e cuja maioria das células pode dividir-se em uma de apenas duas direções possíveis. Nesse aspecto, o protonema de *Sphagnum* assemelha-se notavelmente aos talos em forma de disco de *Coleochaete* (Figura 15.49). O gametófito ereto origina-se de uma estrutura semelhante a uma gema, que cresce a partir de uma das células marginais (Figura 16.18). Essa estrutura contém um meristema apical, que se divide em três direções, formando os tecidos dos filídios e do caulídio.



A



B



C

16.17 Musgode-turfeira, *Sphagnum*. **A.** Gametófito com numerosos esporófitos fixados. Algumas das cápsulas, como as duas no primeiro plano, já liberaram seus esporos. **B.** Estrutura de um filídio. As grandes células hialinas mortas (azul pálido), com espessamentos da parede anelares ou espiralados, estão circundadas por células vivas extremamente alongadas (verde), ricas em cloroplastos. **C.** Deiscência de uma

cápsula. À medida que a cápsula seca, ela se contrai, mudando a sua forma esférica para cilíndrica. Essa mudança de forma provoca compressão do gás retido no interior da cápsula. Quando o gás reprimido alcança uma pressão de cerca de 5 bars, a pressão no interior da cápsula elimina o opérculo, com liberação explosiva de uma nuvem de esporos.

Os caulídios dos gametófitos de *Sphagnum* apresentam ramos agrupados, frequentemente cinco em cada nó, que estão mais densamente reunidos próximo ao ápice do caule, resultando em uma estrutura semelhante a uma escova. Tanto os ramos quanto os caulídios apresentam filídios, porém os filídios do caulídio frequentemente têm pouca ou nenhuma clorofila, enquanto os filídios dos ramos são, em sua maioria, verdes. Os filídios têm a espessura de uma camada de células e são compostas de dois tipos nitidamente diferentes de células: (1) grandes células mortas, denominadas *células hialinas* ou hialocistos, com espessamentos da parede anelares e espiralados, e (2) células vivas estreitas, verdes ou ocasionalmente avermelhadas, contendo, cada uma delas, vários cloroplastos discoides (Figura 16.17B). Cada célula morta é circundada por uma única camada de células fotossintetizantes, que estão interconectadas em toda a folha, formando uma rede. As paredes das células mortas contêm poros ou perfurações, de modo que elas rapidamente ficam preenchidas de água. Em consequência, a capacidade de retenção de água dos musgos-de-turfeira é de até 20 vezes o seu peso seco. Comparativamente, o algodão absorve apenas 4 a 6 vezes o seu peso seco. As paredes celulares das células tanto vivas quanto mortas de *Sphagnum* estão impregnadas de compostos fenólicos resistentes à decomposição e possuem propriedades antissépticas; além disso, os musgos de turfeira contribuem para a acidez de seu próprio ambiente, devido à liberação de íons hidrogênio; no centro das turfeiras, o pH frequentemente é inferior a 4 – ou seja, muito ácido e pouco comum para um ambiente natural.

Em virtude de suas excelentes qualidades de absorção e antissépticas, os musgos do gênero *Sphagnum* têm sido utilizados como material para fraldas por populações nativas e, na Europa, desde a década de 1980 até a Primeira Guerra Mundial, como curativos para feridas e furúnculos. O *Sphagnum* ainda é amplamente utilizado em horticultura, como material de embalagem para raízes das plantas, como meio para plantio e como aditivo para o solo. Os jardineiros misturam o musgo-de-turfeira com o solo para aumentar a capacidade de retenção de água do solo e torná-lo mais ácido para as plantas que preferem solos ácidos, como as coníferas e os rododendros. A exploração e o processamento do *Sphagnum* de turfeiras para esses propósitos é uma indústria multimilionária e que traz preocupações ecológicas, visto que pode levar a uma séria degradação de algumas áreas úmidas. Esforços estão sendo envidados para desenvolver técnicas para a regeneração das turfeiras, em virtude de sua importância ecológica.



16.18 Gametófito de *Sphagnum*. Um jovem gametófito folhoso de *Sphagnum* é visto aqui originando-se de um protonema laminar.

A ecologia do *Sphagnum* é de importância mundial. As áreas de turfeiras dominadas pelo *Sphagnum* ocupam 1 a 3% da superfície da Terra, uma área enorme, que corresponde a cerca da metade dos EUA. Por conseguinte, o *Sphagnum* é uma das plantas mais abundantes no mundo. As turfeiras são de importância particular no ciclo global do carbono, visto que as áreas de turfeira armazenam quantidades muito grandes (cerca de 400 gigatoneladas, ou 400 bilhões de toneladas em uma base global) de carbono orgânico, que não é facilmente decomposto a CO₂ pelos microrganismos. A turfa é formada pelo acúmulo e compressão dos próprios musgos, juntamente com ciperáceas, juncos, gramíneas e outras plantas que crescem entre eles. Na Irlanda e em algumas outras regiões do norte, a turfa seca é queimada e amplamente usada como combustível industrial, bem como para aquecimento doméstico. Os ecologistas estão preocupados de que o aquecimento global produzido por quantidades crescentes de CO₂ e outros gases na atmosfera – como resultado, em grande parte, da atividade humana – possa resultar em oxidação do carbono das turfeiras. Isso poderia elevar ainda mais os níveis de CO₂ e a temperatura global (ver “Aquecimento Global | O Futuro É Agora”, no Capítulo 7).

Os musgos-de-granito pertencem à classe Andreaeidae

A classe Andreaeidae compreende dois gêneros, *Andreaea* e *Andreaebryum*. O gênero *Andreaea* é constituído de cerca de 100 espécies de pequenos musgos de turfa verde-enebrecidos ou castanho-avermelhados escuros (Figura 16.19A), os quais são tão peculiares quanto o *Sphagnum*. *Andreaea* é encontrado nas regiões montanhosas ou Árticas, frequentemente sobre rochas graníticas – o que explica o seu nome popular de “musgo-de-granito”. *Andreaebryum* (com uma única espécie) tem a sua distribuição restrita ao noroeste do Canadá e adjacências do Alasca e cresce principalmente sobre rochas calcárias (que contêm cálcio). Em *Andreaea*, o protonema é incomum, visto que apresenta duas ou mais fileiras de células, em vez de uma única fileira, como na maioria dos musgos. Os rizoides também são incomuns, visto que consistem em duas fileiras de células. As cápsulas minúsculas são marcadas por quatro linhas verticais de células mais frágeis ao longo das quais a cápsula se abre; todavia, a cápsula permanece intacta acima e abaixo dessas linhas de deiscência. As quatro valvas resultantes são muito sensíveis à umidade do ar, abrindo-se quando o ar está seco – os esporos podem ser transportados a grandes distâncias pelo vento nessas circunstâncias – e fechando-se quando o ar está úmido. Esse mecanismo de liberação de esporos por meio de aberturas na cápsula é diferente de qualquer outro musgo (Figura 16.19B).



A



B

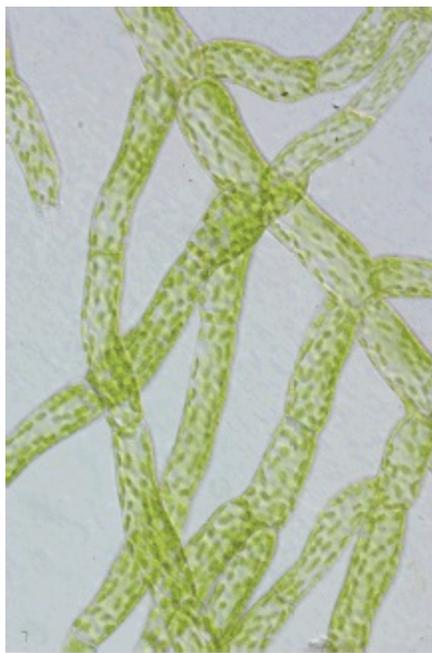
16.19 Musgo-de-granito. **A.** *Andreaea* crescendo em uma rocha albina, onde as plantas formam densas almofadas castanho-avermelhadas. **B.** Esporângios abertos (ou cápsulas) de *Andreaea rupestris*. À medida que a cápsula seca, ela se contrai e se abre por quatro divisões laterais, possibilitando a liberação dos esporos.

Os “musgos verdadeiros” pertencem à classe Bryidae

A classe Bryidae contém a maioria das espécies de musgos. Nesse grupo de musgos – os “musgos verdadeiros” –, os filamentos ramificados dos protonemas são compostos por uma única fileira de células e lembram as algas verdes filamentosas (Figura 16.20). Entretanto, os musgos podem ser habitualmente diferenciados das algas verdes pelas suas paredes transversais oblíquas. Os gametófitos folhosos desenvolvem-se a partir de diminutas estruturas semelhantes a gemas no protonema. Em alguns gêneros de musgos, o protonema é persistente e assume a principal função de

fotossíntese, enquanto os ramos folhosos do gametófito são minúsculos.

Muitos musgos apresentam tecidos especializados para a condução de água e alimentos. Os gametófitos dos musgos, que exibem graus variáveis de complexidade, podem ser tão pequenos quanto 0,5 mm ou ter até 50 cm ou mais (Figura 16.21). Todos possuem rizoides multicelulares, e os filídios normalmente apresentam uma camada de células de espessura, exceto na nervura mediana (que está ausente em alguns gêneros). Em muitos musgos, os caulídios dos gametófitos e esporófitos apresentam um cordão central de tecido condutor de água, denominado *hadroma*. As células condutoras de água são conhecidas como *hidroides* (Figura 16.22). Os hidroides são células alongadas com paredes terminais inclinadas, que são delgadas e altamente permeáveis à água, tornando-as o caminho preferido para água e solutos. Os hidroides assemelham-se aos elementos traqueais condutores de água das plantas vasculares, visto que ambos carecem de protoplasto vivo na maturidade (ver Capítulo 23). Entretanto, diferentemente dos elementos traqueais, os hidroides carecem de espessamentos especializados da parede contendo lignina. Em alguns gêneros de musgos, as células condutoras de substâncias nutritivas, também conhecidas como *leptoides*, circundam o cordão de hidroides (Figura 16.22). O tecido condutor de alimento é denominado *leptoma*. Os leptoides são células alongadas, que exibem algumas semelhanças estruturais e de desenvolvimento com os elementos crivados do floema das plantas vasculares sem sementes (ver Capítulo 17). Na maturidade, ambos os tipos de células apresentam paredes terminais inclinadas, com pequenas perfurações e protoplastos vivos com núcleos degenerados. As células condutoras dos musgos – os hidroides e os leptoides – aparentemente são semelhantes àquelas de certas plantas fósseis, conhecidas como *protraqueófitas*, as quais podem representar um estágio intermediário na evolução das plantas vasculares ou *traqueófitas* (Figura 16.3; ver também Capítulo 17).



A



B

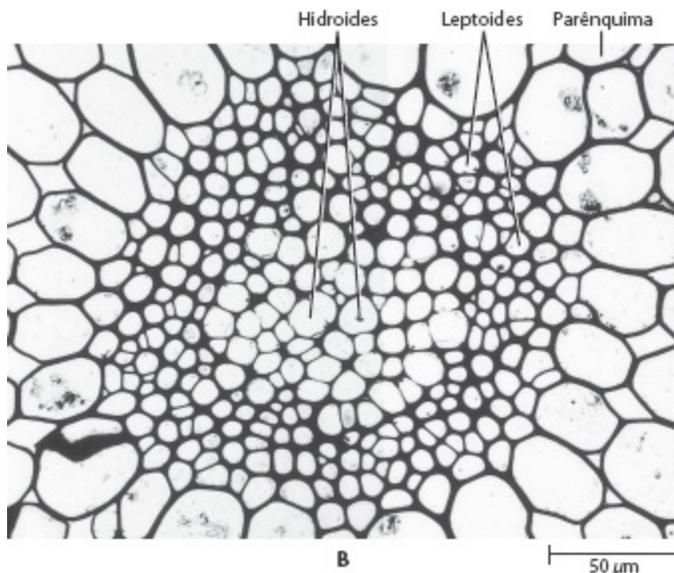
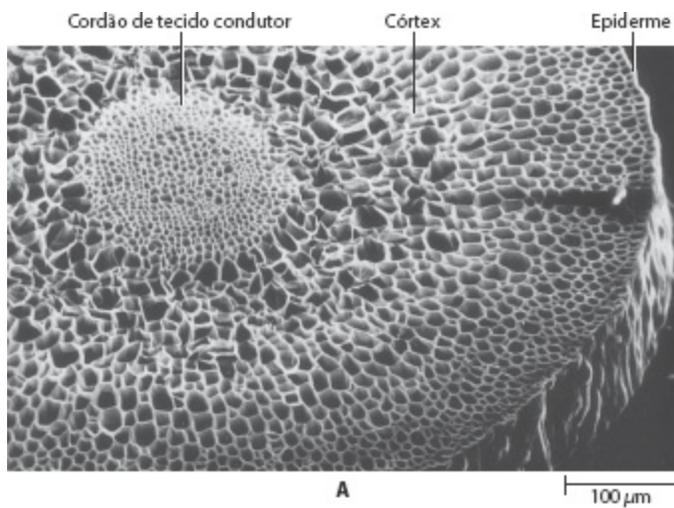
16.20 “Musgo verdadeiro”. **A.** Protonemas da planta modelo *Physcomitrella patens*. Os protonemas assemelham-se a algas verdes filamentosas. **B.** Gametófito folhoso de *P. patens* com rizoides (na base), que fixam o gametófito ao substrato. Os protonemas constituem o primeiro estágio da geração gametofítica dos musgos e de algumas hepáticas.

A reprodução sexuada dos musgos assemelha-se àquela de outras briófitas. O ciclo sexual dos musgos (ver

adiante o ciclo de vida dos musgos na Figura 16.28) é semelhante ao das hepáticas e dos antóceros, visto que envolve a produção de gametângios masculinos e femininos, um esporófito matrotápico (nutrido maternalmente) não ramificado e processos especializados de dispersão dos esporos.



16.21 Dawsonia superba. Os gametófitos de *Dawsonia superba*, musgo verdadeiro mais alto, podem alcançar alturas de até 50cm. As plantas mostradas aqui têm 20cm de altura.

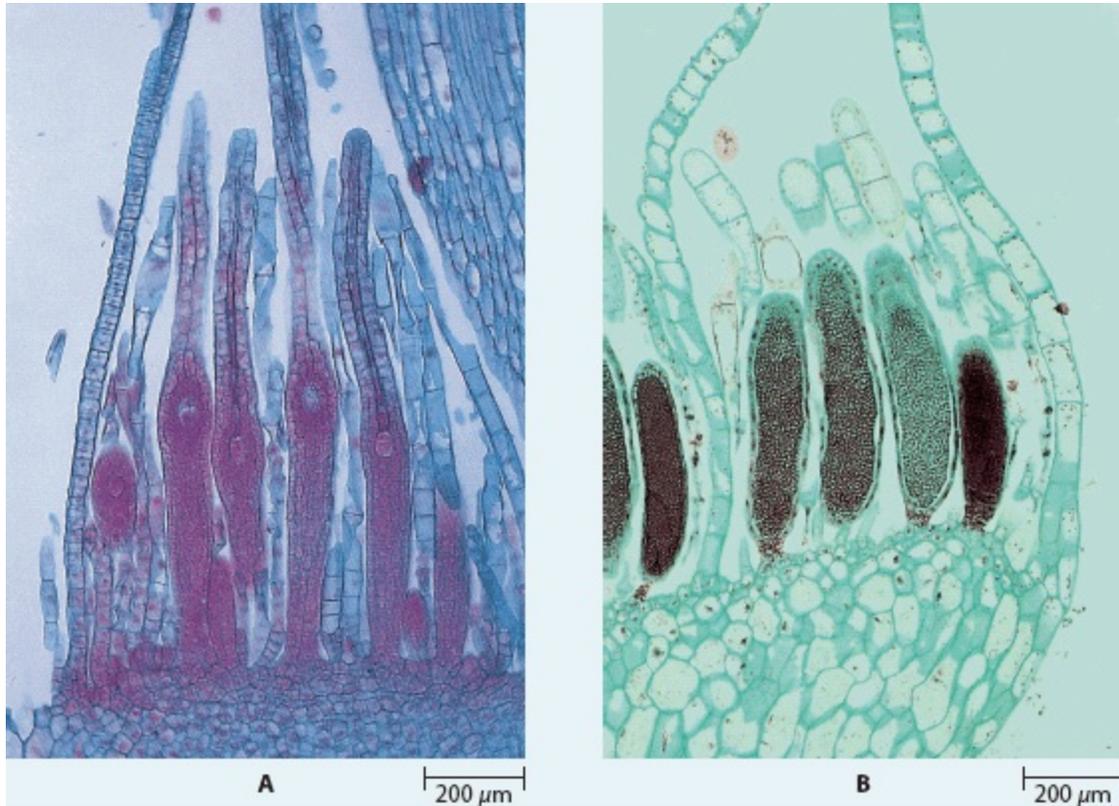


16.22 Hidroides e leptoides. Cordões de tecido condutor na seta ou pedúnculo de um esporófito do musgo *Dawsonia superba*. **A.** Organização geral da seta, vista em seção transversal com microscópio eletrônico de varredura. **B.** Seção transversal mostrando a coluna central de hidroides condutores de água, circundada por uma bainha de leptoides condutores de substâncias orgânicas e o parênquima do córtex. **C.** Seção longitudinal de parte do cordão central, mostrando (da esquerda para a direita) hidroides, leptoides e parênquima.

Os gametângios podem ser produzidos por gametofitos folhosos maduros, tanto no ápice do eixo principal quanto em um ramo lateral. Em alguns gêneros, os gametofitos são unissexuados (Figura 16.23); todavia, em outros gêneros, tanto os arquegônios quanto os anterídios são produzidos pela mesma planta. Os anterídios estão frequentemente agrupados dentro de estruturas foliares, denominadas *tacas de respingo* (Figura 16.24). Os anterozóides de vários anterídios são liberados em uma gota de água dentro de cada *taca* e, em seguida, dispersos com as gotas de chuva caindo nas *tacas*. Os insetos também podem transportar gotas de água ricas em anterozóides de uma planta para outra.

Os esporófitos dos musgos, como os dos antóceros e das hepáticas, encontram-se nos gametofitos, que lhes fornecem os nutrientes. Um pequeno pé na base da seta semelhante a um pedúnculo está inserido no tecido do gametofito, e as células tanto do pé quanto do gametofito adjacente funcionam como células de transferência na placenta. No musgo *Polytrichum*, foi constatado que os açúcares simples se movem através da junção entre as gemas. As cápsulas ou esporângios levam habitualmente 6 a 18 meses para alcançar a maturidade nas espécies de regiões temperadas e, em

geral, estão elevados em uma seta no ar, facilitando, assim, a dispersão dos esporos. Alguns musgos produzem esporângios de cores brilhantes que atraem os insetos. As setas podem alcançar 15 a 20 cm de comprimento em algumas espécies, mas podem ser muito curtas ou ausentes em outras. As setas de muitos esporófitos de musgos contêm um cordão central de hidróides que, em alguns gêneros, é circundado por leptóides (Figura 16.22). Normalmente, são encontrados estômatos na epiderme dos esporófitos dos musgos. Entretanto, alguns estômatos de musgos estão ladeados por uma única célula-guarda de forma circular (Figura 16.25).



16.23 Gametângios de *Mnium*, um musgo unissexuado. **A.** Seção longitudinal da porção superior de um arquegonióforo, mostrando os arquegônios corados de rosa, circundados por estruturas estéreis, denominadas paráfises. **B.** Seção longitudinal da porção superior de anteridióforo, mostrando os anterídios circundados por paráfises.

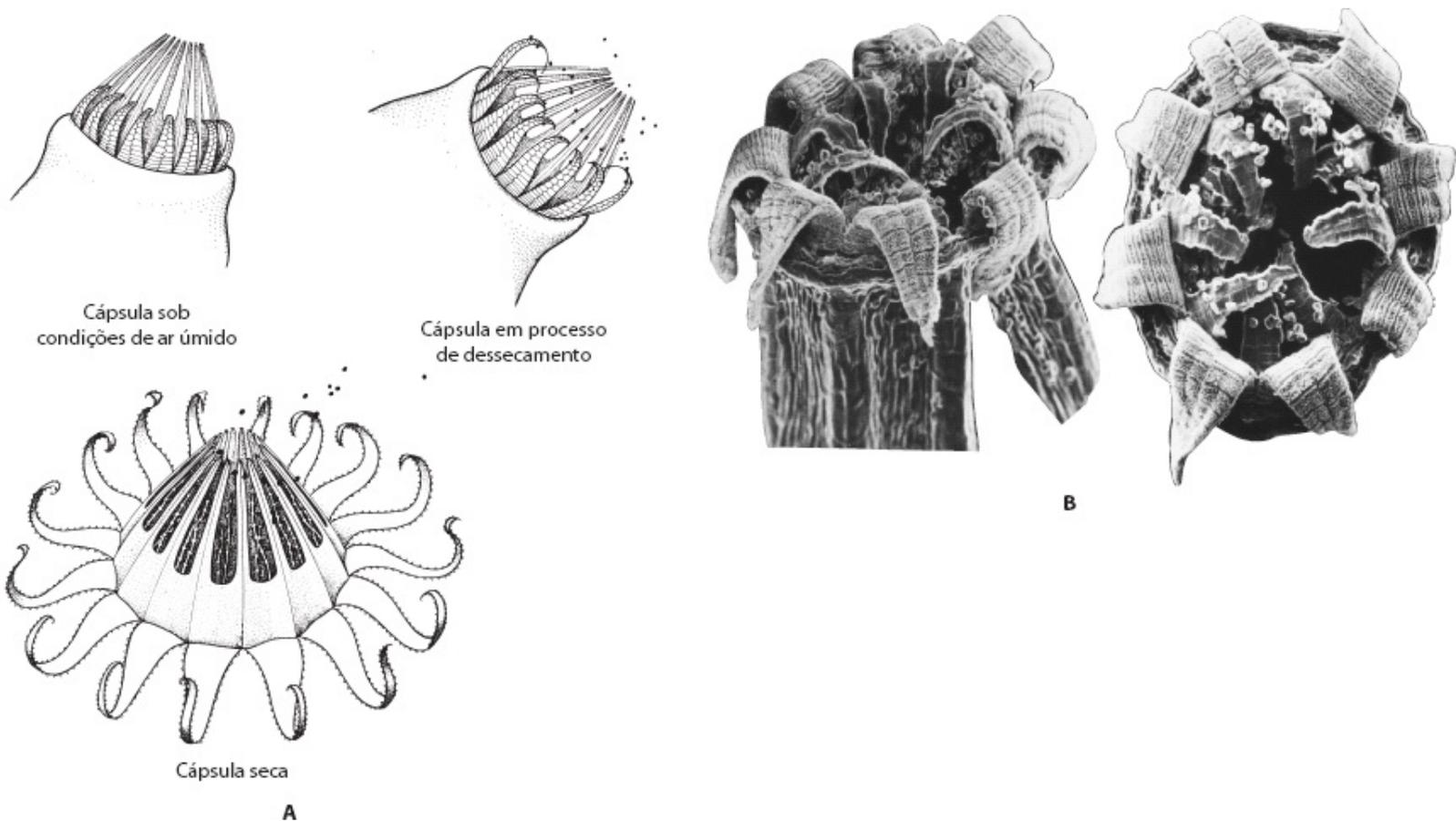


16.24 Taças-de-respingo. Gametófitos masculinos folhosos do musgo *Polytrichum piliferum*, mostrando os anterídios maduros agrupados em estruturas em forma de taça, conhecidas como taças-de-respingo. Os anterozoides são liberados nas gotas de água que ficam no interior dessas taças folhosas e são então lançados para fora por gotas de chuva, alcançando, algumas vezes, a vizinhança de arquegônios em outros gametófitos (Figura 16.28).

Em geral, as células do esporófito jovem e em processo de maturação contêm cloroplastos e realizam a fotossíntese. Entretanto, quando o esporófito de um musgo está maduro, ele perde gradualmente a sua capacidade de fotossíntese e torna-se amarelado, em seguida alaranjado e, por fim, castanho. A caliptra, derivada do arquegônio, é comumente elevada para o alto com a cápsula, à medida que a seta se alonga. Antes da dispersão dos esporos, a caliptra protetora cai, e o opérculo da cápsula rompe-se, revelando um anel de dentes – o *peristômio* – que circunda a abertura (Figura 16.26). Os dentes do peristômio são formados por divisão, ao longo de uma zona de fragilidade, de uma camada celular próxima à extremidade da cápsula. Na maioria dos musgos, os dentes desenrolam-se lentamente quando o ar está relativamente seco e enrolam-se novamente quando o ar está úmido. Os movimentos dos dentes expõem os esporos, que são gradualmente liberados. Uma cápsula libera até 50 milhões de esporos haploides, e cada um deles é capaz de dar origem a um novo gametófito. O peristômio é uma característica da classe Bryidae e está ausente nas outras duas classes de musgos. As características distintivas dos peristômios dos diferentes grupos de musgos são utilizadas na classificação e na identificação dos musgos.



16.25 Estômato de musgo com uma única célula-guarda. Estômato unicelular maduro do musgo *Funaria hygrometrica*. O estômato consiste em uma única célula-guarda binucleada, uma vez que a parede em torno do poro localizado no meio da célula não atinge as extremidades da célula.



16.26 Dentes do peristômio de musgos da classe Bryidae. A. O *Brachythecium* apresenta um peristômio constituído de dois anéis de dentes, que se abrem para liberar os esporos em resposta a mudanças de

umidade. A série externa de dentes no peristômio encaixa-se com a série interna vedando a abertura em condições de umidade. Quando a cápsula seca, os dentes externos se afastam, possibilitando a dispersão dos esporos pelo vento. **B.** Micrografia eletrônica de varreduras dos dentes do peristômio de duas cápsulas de *Orthotrichum*, mostrando os dentes internos curvados para dentro e os dentes externos curvados para fora em condições de ar seco.

Em geral, a reprodução assexuada ocorre por fragmentação, visto que praticamente qualquer porção do gametófito de um musgo tem a capacidade de regeneração. Todavia, alguns musgos produzem estruturas especializadas para a reprodução assexuada.

Os musgos exibem padrões de crescimento “em coxim” ou “pinado”. Dois padrões de crescimento são comuns entre os Bryidae (Figura 16.27). Nos musgos “em coxim”, ou “almofada”, os gametófitos são eretos e pouco ramificados e, em geral, sustentam esporófitos terminais. Na forma “pinada” os gametófitos são muito ramificados, as plantas são rastejantes, e os esporófitos desenvolvem-se lateralmente. Esse segundo tipo de padrão de crescimento é comumente encontrado nos musgos que pendem em massas dos ramos das árvores nas florestas pluviais e florestas tropicais nubladas. As plantas desse tipo, que crescem sobre outros organismos, mas que não os parasitam, são denominadas *epífitas*. As árvores fornecem uma grande variedade de *micro-habitats*, que são ocupados por musgos e outras espécies de briófitas. Entre esses *micro-habitats* estão as bases das árvores e as raízes escoras, as fissuras e fendas da casca do tronco, as superfícies irregulares dos galhos, as depressões nas bases dos ramos e a superfície das folhas.

Vários gêneros e espécies de musgos são altamente endêmicos, isto é, são restritos a áreas geográficas muito limitadas. Muitos dos musgos endêmicos crescem como epífitas em florestas temperadas de grandes altitudes e em florestas tropicais nubladas, onde a biodiversidade das briófitas é pouco conhecida. As briófitas também apresentam interações importantes, porém escassamente catalogadas, com uma variedade de invertebrados, alguns dos quais vivem, se reproduzem e alimentam-se preferencialmente dos musgos. Alguns especialistas estão preocupados com o fato de que o crescimento das populações humanas poderá alterar drasticamente os ambientes naturais, levando a uma extensa perda de espécies de briófitas e animais associados antes mesmo que muitos desses organismos tenham sido descritos.

Os brotos folhosos e, em alguns casos, os esporófitos dos musgos estão associados a uma ampla diversidade de fungos, incluindo glomeromicetos, ascomicetos e Agariomycotina. Ainda não foi estabelecido se essas associações são mutualistas. Os musgos estão comumente associados a cianobactérias, que crescem como epífitas sobre os filídios e os caulídios. No *Sphagnum*, há cianobactérias até mesmo dentro das células hialinas, as grandes células mortas que têm a capacidade de reter água.

Antóceros | Filo Anthocerophyta

Os antóceros, com mais de 300 espécies, constituem a linhagem menos diversificada das briófitas. O termo “antóceros” deriva de seus esporófitos semelhantes a chifres. Os membros do gênero *Anthoceros* são os mais familiares dos 11 gêneros identificados. Os gametófitos dos antóceros (Figura 16.29A) assemelham-se superficialmente aos das hepáticas talosas; entretanto, existem muitas características que indicam uma relação relativamente distante. Por exemplo, as células da maioria

das espécies apresentam habitualmente um único cloroplasto grande com um pirenoide, como na alga verde *Coleochaete*. Algumas espécies de antóceros apresentam células que contêm numerosos cloroplastos pequenos sem pirenoides, como na maioria das células vegetais; todavia, até mesmo nesses antóceros, a célula apical contém um único plastídio, refletindo a condição ancestral (ver início do capítulo).

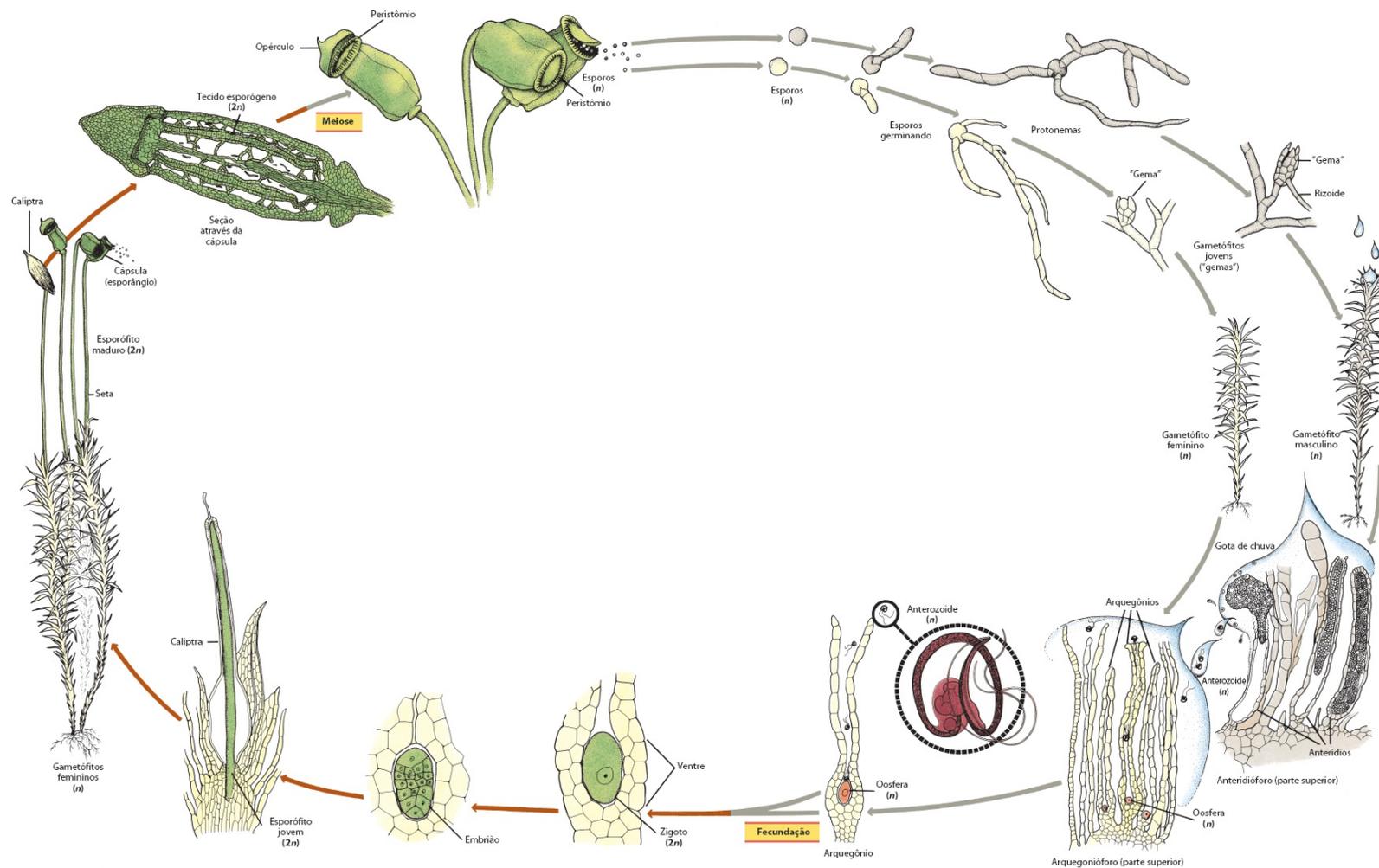


A



B

16.27 Padrões de crescimento “em coxim” e “pinado”. São vistas aqui as duas formas comuns de crescimento encontradas nos gametófitos de diferentes gêneros de musgos da classe Bryidae. **A.** Na forma “em coxim”, os gametófitos são eretos e têm poucas ramificações, conforme ilustrado em *Polytrichum juniperinum*. Os esporófitos podem ser vistos acima dos gametófitos, e cada um deles consiste em uma cápsula com esporos na extremidade de uma seta longa e delgada. **B.** A forma “pinada”, com gametófitos rastejantes formando um tapete, é mostrada aqui no *Thuidium abietinum*.



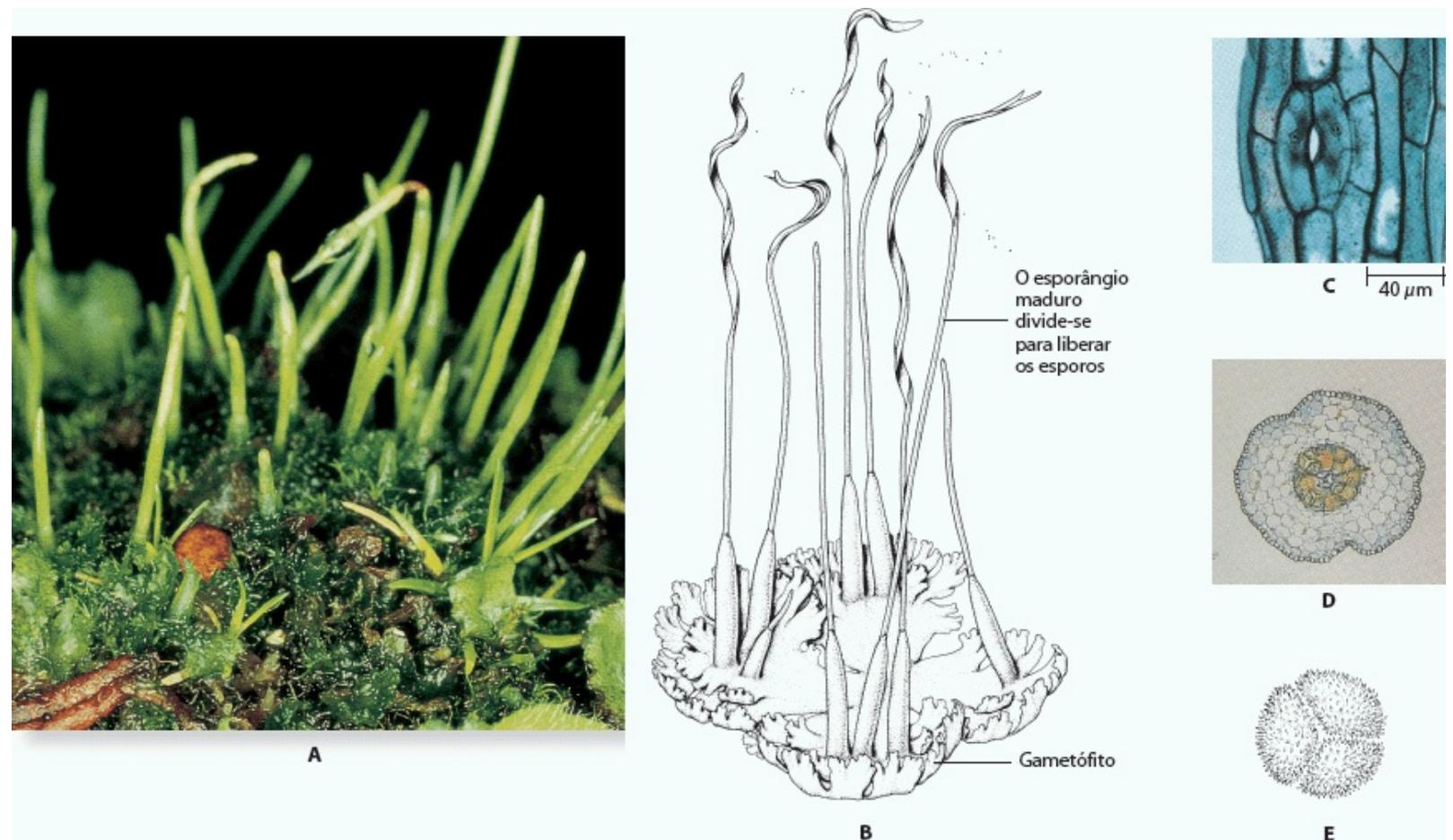
16.28 Ciclo de vida de um musgo. No ciclo de vida de um musgo (filo Bryophyta, classe Bryidae), os esporos são liberados de uma cápsula que se abre quando uma pequena tampa, o opérculo, é eliminada (parte superior, à esquerda). O esporo haploide germina, formando um protonema filamentos e ramificado, a partir do qual se desenvolve o gametófito folhoso. Os anterozoides são liberados do anterídio maduro e, ao chegar próximo a um arquegônio, são quimicamente atraídos para o canal do colo. Dentro do arquegônio, um dos anterozoides se funde com a oosfera, produzindo o zigoto. O zigoto sofre divisão mitótica, formando o esporófito. Ao mesmo tempo, o ventre do arquegônio dilata-se, formando a caliptra. O esporófito consiste em uma cápsula (esporângio), que habitualmente é elevada por uma seta (que também faz parte do esporófito), e em um pé, por meio do qual o esporófito obtém alimento do gametófito. A meiose ocorre dentro da cápsula, resultando na formação dos esporos haploides. O musgo mostrado aqui é uma espécie do gênero *Polytrichum*.

Os gametófitos dos antóceros frequentemente se assemelham a uma roseta, e as suas ramificações dicotômicas muitas vezes não são visíveis (Figura 16.29). Em geral, têm cerca de 1 a 2 cm de diâmetro e carecem de diferenciação interna, exceto pela presença de cavidades – grandes espaços intercelulares – que contêm colônias da cianobactéria filamentososa *Nostoc* mergulhadas na mucilagem. A cianobactéria *Nostoc* fixa o nitrogênio e o fornece à sua hospedeira. Muitas células do talo, incluindo as da epiderme, secretam mucilagem, que é essencial para a retenção de água. A epiderme inferior do talo contém numerosos poros pequenos delimitados por duas células reniformes, que se assemelham às células-guarda do estômato do esporófito. Os poros do talo são repletos de mucilagem; não atuam para a troca gasosa, mas como locais de entrada da *Nostoc* filamentososa. Alguns antóceros estabelecem associações semelhantes às micorrizas com glomeromicetos.

Os gametófitos dos antóceros são, em sua maioria, unissexuados. Alguns gametófitos do gênero

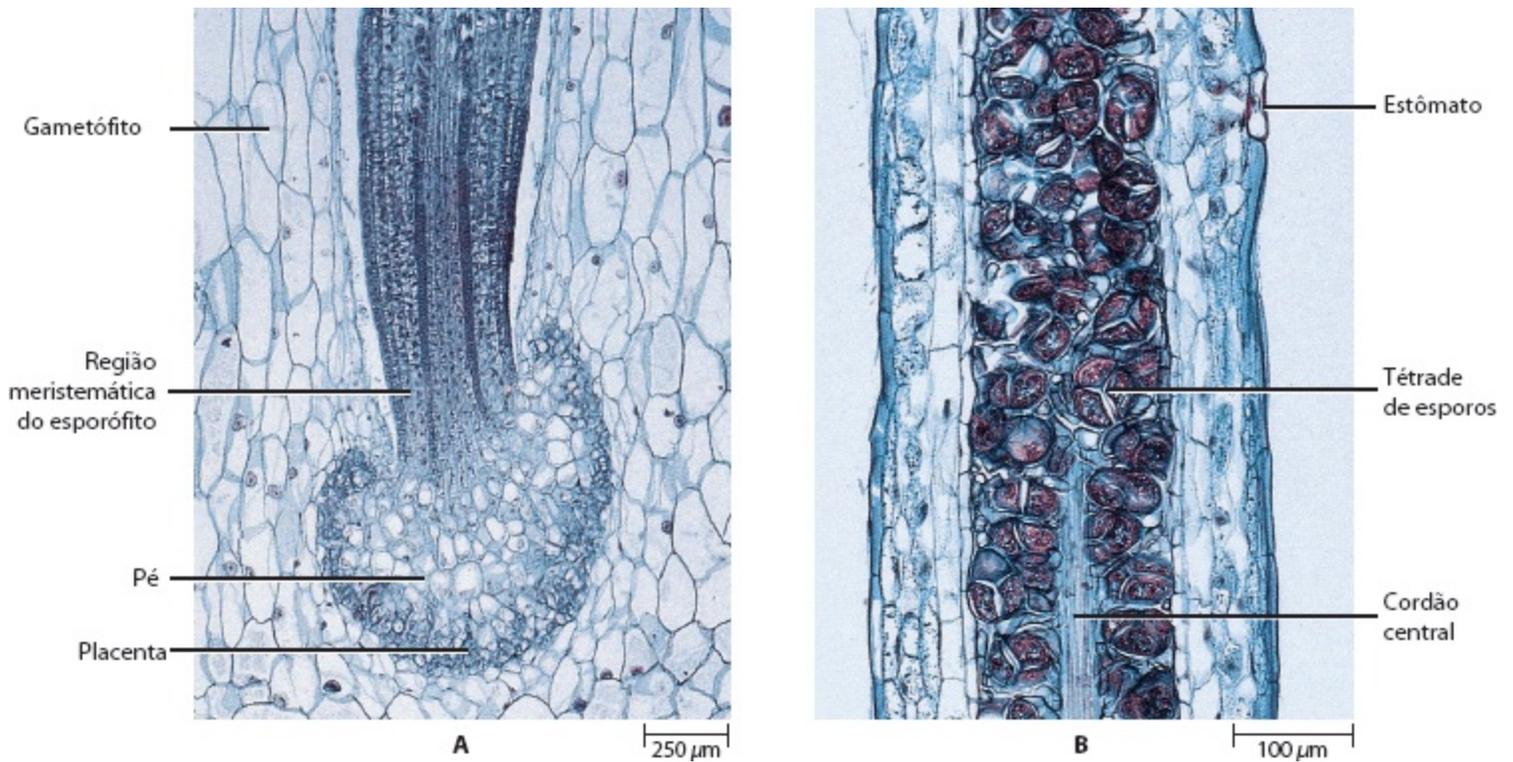
Anthoceros são unissexuados, enquanto outros são bissexuados. Nos gametófitos bissexuados, o desenvolvimento dos anterídios precede habitualmente os dos arquegônios. Os anterídios e os arquegônios estão inseridos na superfície dorsal do gametófito, com os anterídios agrupados em câmaras. Numerosos esporófitos podem desenvolver-se no mesmo gametófito.

O esporófito de *Anthoceros*, que é uma estrutura ereta e alongada, consiste em um pé em uma longa cápsula cilíndrica ou esporângio (Figuras 16.29 e 16.30). Diferentemente das hepáticas e dos musgos verdadeiros, ele carece de seta. O pé penetra no tecido do gametófito e forma uma placenta por meio da qual o esporófito obtém a nutrição do gametófito (Figura 16.30A). Um aspecto peculiar dos esporófitos dos antóceros é que, no início de seu desenvolvimento, surge um meristema ou zona de células em divisão ativa entre o pé e o esporângio. Esse meristema basal permanece ativo enquanto as condições são favoráveis para o crescimento, de modo que o esporângio continua se alongando por um período prolongado de tempo. Em consequência, todos os estágios de desenvolvimento dos esporos, desde a meiose que ocorre próximo à sua base até os esporos maduros em cima, podem ser observados em um único esporângio. O esporófito é verde, uma vez que possui várias camadas de células fotossintetizantes. É recoberto por uma cutícula e apresenta estômatos (Figuras 16.29C e 16.30B) que permanecem abertos permanentemente. A maturação dos esporos e, por fim, a deiscência do esporângio começam perto do ápice e se estendem em direção à base à medida que os esporos amadurecem (Figuras 16.29B e 16.30B). Entre os esporos, existem estruturas estéreis, alongadas e frequentemente multicelulares, denominadas pseudoelatórios, que se assemelham aos elatórios das hepáticas. A deiscência do esporângio resulta em sua divisão longitudinal em folhas semelhantes a fitas. A dispersão dos esporos é auxiliada pela torção da parede dos esporângios e pseudoelatórios, que liberam a massa de esporos com o dessecamento.



16.29 Anthoceros, um antócer. A. Gametófito verde escuro portando seus esporófitos (estruturas

alongadas). **B.** Quando maduro, o esporângio abre se, e os esporos são liberados. **C.** Os estômatos são abundantes nos esporófitos dos antóceros, que são verdes e fotossintetizantes. **D.** Esporos em desenvolvimento, visíveis no centro da seção transversal de um esporângio, e **(E)** esporos maduros ainda reunidos em tétrede, um grupo de quatro esporos – três dos quais são visíveis aqui – formados a partir de uma célula mãe do espora por meiose.



16.30 Anthoceros. **A.** Seção longitudinal da porção inferior de um esporófito, mostrando o pé inserido no tecido do gametófito. **B.** Seção longitudinal de uma porção de um esporângio, mostrando as tétrades de esporos com estruturas semelhantes a elatérios entre eles. O cordão central na parte inferior do esporângio consiste em tecido que pode atuar na condução de água e nutrientes.

RESUMO

As plantas provavelmente evoluíram a partir de uma alga verde carófito

As plantas, coletivamente conhecidas como embriófitas, parecem ter tido a sua origem a partir de uma alga verde carófito. Os dois grupos compartilham muitas características particulares, incluindo a presença de um fragmoplasto e da placa celular na citocinese. As evidências moleculares e de outras fontes sugerem fortemente que as plantas são descendentes de um único ancestral comum, e que as briófitas incluem as plantas vivas mais antigas que teriam divergido da principal linha de evolução das plantas. As primeiras plantas provavelmente eram semelhantes, em vários aspectos, às hepáticas atuais. As características compartilhadas por todas as plantas consistem em tecidos produzidos por um meristema apical, um ciclo de vida envolvendo a alternância de gerações heteromórficas, gametângios protegidos por parede, embriões matrotroáficos e esporos com paredes de esporopolenina.

As briófitas abrangem as hepáticas, os musgos e os antóceros

As briófitas consistem em três filões de plantas pequenas e estruturalmente simples. Seus gametófitos são sempre nutricionalmente independentes dos esporófitos, enquanto os esporófitos estão permanentemente fixados aos gametófitos e dependem deles para a sua nutrição, pelo menos por

algum tempo no início do desenvolvimento do embrião. Os órgãos sexuais masculinos, os anterídios, e os órgãos sexuais femininos, os arquegônios, apresentam camadas protetoras de células. Cada arquegônio contém uma única oosfera, enquanto cada anterídio produz numerosos anterozoides. Os anterozoides biflagelados nadam livremente e necessitam de água para alcançar a oosfera. Com a exceção dos antóceros, o esporófito é tipicamente diferenciado em pé, seta e cápsula ou esporângio. Os esporófitos dos antóceros carecem de seta. Os esporófitos dos musgos e dos antóceros em maturação são verdes e tornam-se menos dependentes nutricionalmente de seus gametófitos do que os das hepáticas que, em geral, permanecem totalmente dependentes de seus gametófitos.

Os esporófitos das briófitas diferem entre si

As hepáticas (filo Marchantiophyta) carecem de estômatos, os quais estão presentes nos musgos e nos antóceros. O filo das hepáticas consiste nas hepáticas talosas complexas, que apresentam tecidos internos diferenciados, nas hepáticas folhosas e nas hepáticas talosas simples, que consistem em fitas de tecido relativamente indiferenciado. Os musgos (filo Bryophyta), pelo menos em alguns grupos, apresentam tecido de condução especializado e estômatos que se assemelham aos das plantas vasculares. O tecido de condução dos musgos, quando presente, consiste em hidroides (células condutoras de água) e leptoides (células condutoras de substâncias nutritivas). O filo Bryophyta é constituído de três classes: os musgos-de-turfeira, os musgos-de-granito e os “musgos verdadeiros”. Os antóceros (filo Anthocerotophyta) apresentam um meristema basal típico e carecem de tecido de condução especializado.

Tabela-resumo Resumo comparativo das características dos filios das briófitas

Filo	Número de espécies	Características gerais do gametófito	Características gerais do esporófito	Habitats
Marchantiophyta (hepáticas)	5.200	Geração de vida livre; gêneros tanto talosos quanto folhosos; poros aeríferos em alguns tipos talosos; rizoides unicelulares; a maioria das células apresenta numerosos cloroplastos; muitas produzem gemas; estágio de protonema em algumas; crescimento a partir do meristema apical	Pequeno e nutricionalmente dependente do gametófito; não ramificado; em alguns gêneros, consiste em pouco mais do que o esporângio, e, em outros, pé, seta curta e esporângio; presença de substâncias fenólicas nas paredes das células epidérmicas; carece de estômatos	Principalmente em clima temperado úmido e tropical; poucas espécies aquáticas; frequentemente epífitas
Bryophyta (musgos)	12.800	Geração de vida livre; folhoso; rizoides multicelulares; a maioria das células apresenta numerosos cloroplastos; muitos produzem gemas; estágio de protonema que cresce por um meristema marginal, seguido de crescimento por meristema apical em <i>Sphagnum</i> ; crescimento por meristema apical apenas em Bryidae; algumas espécies apresentam leptoides e hidroides não lignificados	Pequeno e nutricionalmente dependente do gametófito; não ramificado; em Bryidae, consiste em pé, seta longa e esporângio; presença de substâncias fenólicas nas paredes das células epidérmicas; estômatos; algumas espécies apresentam leptoides e hidroides não lignificados	Principalmente de clima temperado úmido e tropical; algumas espécies árticas e antárticas; muitos em habitats secos; poucas espécies aquáticas
Anthocerotophyta (antóceros)	300	Geração de vida livre; taloso; rizoides unicelulares; a maioria apresenta um único cloroplasto por célula	Pequeno e nutricionalmente dependente do gametófito; não ramificado; consiste em pé e longo esporângio cilíndrico, com um meristema entre o pé e o esporângio; cutícula; estômatos; ausência de tecido condutor especializado	Clima temperado úmido e tropical

As briófitas são ecologicamente importantes

As briófitas são particularmente abundantes e diversificadas nas florestas pluviais temperadas e nas florestas tropicais nubladas. O musgo *Sphagnum* ocupa 1 a 3% da superfície da Terra, é economicamente valioso e desempenha um papel essencial no ciclo global do carbono.

Autoavaliação

1. Por meio de um diagrama simples e com legendas, esquematize o ciclo de vida geral de uma briófitas. Explique por que é descrito como alternância de gerações heteromórficas.
2. Quais as evidências que sustentam a hipótese de uma alga verde-carófitas como ancestral das plantas?
3. As briófitas e as plantas vasculares compartilham várias características que as distinguem das algas verdes carófitas e que possibilitaram a sua adaptação para a existência no ambiente terrestre. Quais são essas características?
4. Em sua opinião, quais das briófitas têm o esporófito mais desenvolvido? Quais delas têm o gametófito mais desenvolvido? Em cada caso, forneça as razões para sua resposta.
5. Quais as características compartilhadas pelas plantas vasculares que estão ausentes nas briófitas?
6. Descreva as modificações estruturais relacionadas com a absorção de água em *Sphagnum*. Por que o *Sphagnum* tem importância ecológica tanto grande?

*N.R.T.: No Brasil é adotada a terminologia do *Glossarium Polyglottum Bryologiae*, 2006. Editora da UFJF, Juiz de Fora, 123p., que indica os termos filídio para “folha” e caulídio para “caule”. Assim, na tradução foi a usada.