

# Gimnospermas



**Um pinheiro ameaçado.** Crescendo em grandes altitudes, nas encostas varridas pelo vento, *Pinus albicaulis*, o pinheiro-de-casca-branca, tem um importante papel ecológico por prover alimentos essenciais para uma ampla variedade de espécies, incluindo ursos, esquilos e aves. Embora alguns pinheiros apresentem resistência, as ferrugens causadas pelo fungo *Cronartium ribicola* têm matado muitas árvores. Também as mudanças climáticas associadas a anos de ausência de queimadas têm contribuído para uma nova ameaça – *Dendroctonus ponderosae*, o besouro-do-pinheiro-da-montanha.

## SUMÁRIO

Evolução da semente

Progimnospermas

Gimnospermas extintas

Gimnospermas atuais

Filo Coniferophyta

Outros filios de gimnospermas atuais | Cycadophyta,

Ginkgophyta e Gnetophyta

Uma das mais espetaculares inovações que surgiram durante a evolução das plantas vasculares foi a semente. As sementes são um dos principais fatores responsáveis pela dominância das plantas com sementes nas floras atuais – uma dominância que se tornou progressivamente maior durante um período de centenas de milhões de anos. A razão é simples: a semente apresenta um grande valor de sobrevivência. A proteção que uma semente proporciona ao embrião bem como a reserva de nutrientes que lhe está disponível nos estágios críticos de sua germinação e do seu estabelecimento dão uma grande vantagem seletiva às plantas com sementes em relação a seus ancestrais e parentes com esporos livres, ou seja, plantas que liberam seus esporos.

## Evolução da semente

Todas as plantas com sementes são heterosporadas, produzindo *megásporos* e *micrósporos* que dão origem, respectivamente, aos *megagametófitos* (gametófitos femininos) e *microgametófitos* (gametófitos masculinos). Entretanto, a heterosporia não é uma característica exclusiva das plantas com sementes. Como discutido no Capítulo 17, algumas plantas vasculares sem sementes também são heterosporadas. A produção de sementes é, no entanto, uma maneira particularmente extrema de heterosporia, que foi modificada para formar o *óvulo*, a estrutura que se desenvolve em semente. De fato, a *semente* é simplesmente um óvulo maduro contendo um embrião. O óvulo imaturo consiste em um *megasporângio* envolvido por uma ou duas camadas adicionais de tecido, os *tegumentos* (Figura 18.1).

Vários eventos levaram à evolução do óvulo, incluindo:

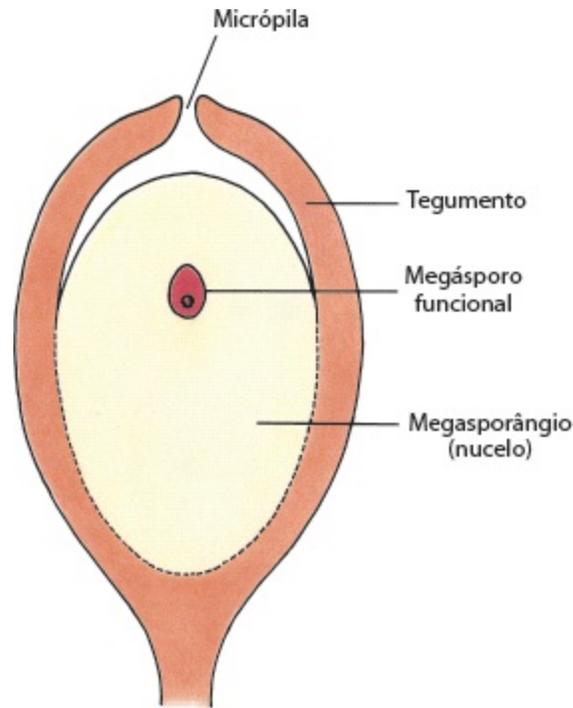
1. Retenção dos megásporos no interior do megasporângio, que é carnoso e chamado *nucelo* nas plantas com semente – em outras palavras, o megasporângio não mais libera os esporos.
2. Redução do número de células-mãe de megásporo para uma, em cada megasporângio.
3. Sobrevivência de apenas um dos quatro megásporos produzidos pela célula-mãe de esporo, deixando um único megásporo funcional dentro do megasporângio.
4. Formação de um megagametófito no interior do único megásporo funcional – ou seja, formação de um megagametófito endospórico (dentro da parede do esporo), que não é mais de vida livre e fica retido dentro do megasporângio.
5. Desenvolvimento do embrião ou esporófito jovem no interior do megagametófito retido dentro do megasporângio.
6. Formação de um tegumento que recobre completamente o megasporângio, exceto por uma abertura no seu ápice chamada *micrópila*.
7. Modificação do ápice do megasporângio para receber micrósporos ou grãos de pólen.

## PONTOS PARA REVISÃO

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

- |    |   |
|----|---|
| 1. | O que é semente e por que a sua evolução foi uma inovação tão importante para as plantas? |
|----|---|

2. De acordo com a hipótese prevalente, de qual grupo de plantas as plantas com sementes evoluíram? Qual é a evidência para essa hipótese?
3. Como diferem os mecanismos pelos quais os gametas masculinos alcançam as oosferas em gimnospermas e nas plantas vasculares sem sementes?
4. Quais são as características que distinguem os quatro filos de gimnospermas atuais?
5. De que modo as gnetófitas lembram as angiospermas?



**18.1 Seção longitudinal de um óvulo.** O óvulo consiste em um megasporângio (nucelo) envolto por um tegumento com uma abertura, a micrópila, em sua extremidade apical. Um único megásporo funcional fica retido dentro do megasporângio e dará origem ao megagametófito que também é retido dentro do megasporângio. Após a fecundação, o óvulo desenvolve-se dando origem à semente, a qual é a unidade de dispersão. As gimnospermas apresentam um único tegumento no óvulo, enquanto as angiospermas, tipicamente, apresentam dois tegumentos no óvulo.

Com esses eventos ocorre uma mudança básica na unidade de dispersão do megásporo para a semente, o megasporângio tegumentado contendo o embrião.

## O registro fóssil fornece evidências da evolução do óvulo

A ordem exata em que os eventos da evolução do óvulo ocorreram é desconhecida porque o registro fóssil é incompleto. Sabe-se que eles apareceram relativamente cedo na história das plantas vasculares, porque os óvulos ou sementes mais antigos são do Devoniano Superior (cerca de 365 milhões de anos). Uma dessas primeiras plantas com sementes é *Elkinsia polymorpha* (Figura 18.2). O óvulo de *Elkinsia* consistia em um nucelo e um tegumento com quatro ou cinco lobos com pouca ou nenhuma fusão entre eles. As pontas dos lobos tegumentares curvavam-se para dentro, formando um círculo em torno do ápice do nucelo. Os óvulos eram recobertos por estruturas estéreis

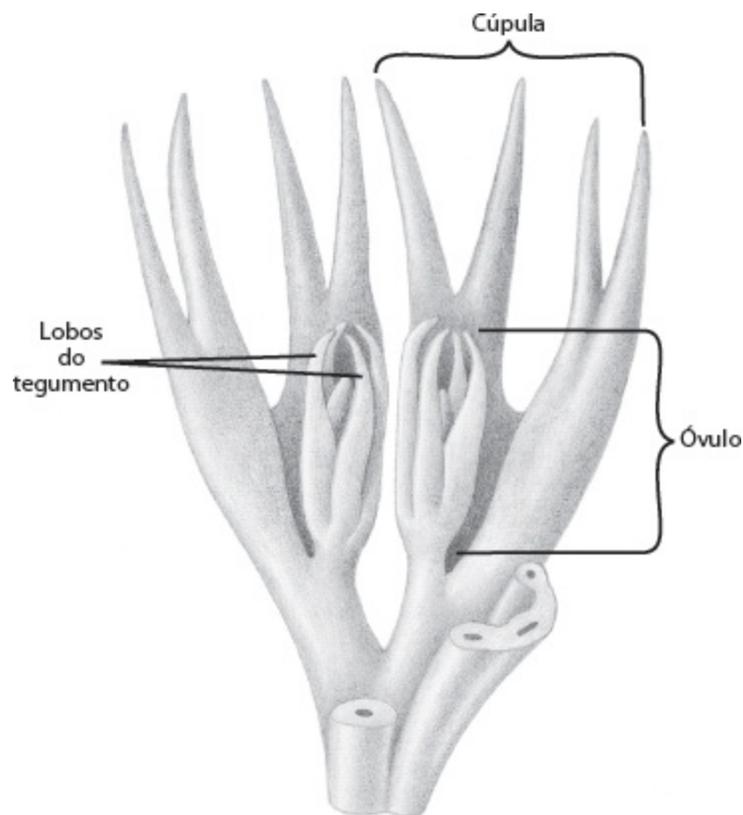
dicotomicamente ramificadas chamadas cúpulas. Os tegumentos dos óvulos parecem ter evoluído pela fusão gradual dos lobos tegumentares até que restou uma única abertura, a micrópila (Figura 18.3).

## Uma semente consiste em embrião, reserva de alimento e envoltório

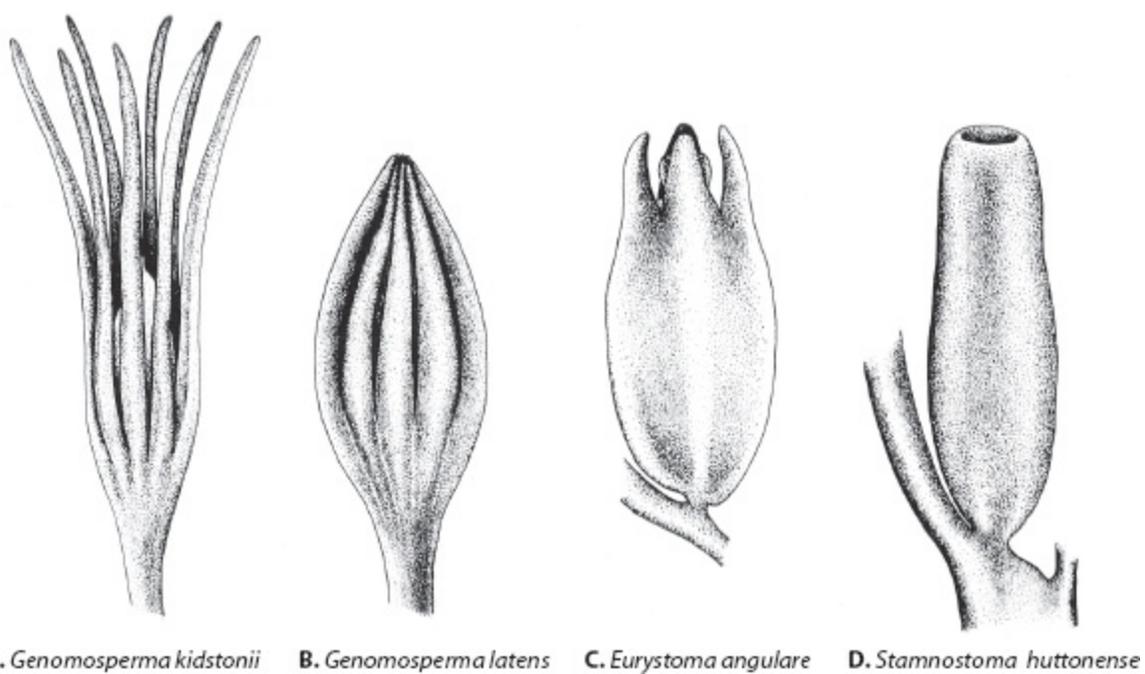
Nas atuais plantas com sementes, o óvulo é formado por um nucelo envolto por um ou dois tegumentos com uma micrópila. Na maioria das gimnospermas, quando os óvulos estão prontos para fecundação, o nucelo contém um megagametófito constituído de tecido nutritivo e arquegônios. Após a fecundação, uma semente é formada e os tegumentos se desenvolvem no *envoltório da semente*. Nas plantas atuais, em sua grande maioria, um embrião desenvolve-se dentro da semente antes de sua dispersão – exceções incluem *Ginkgo* (ver adiante) e muitas cicadáceas. Além disso, todas as sementes têm substâncias nutritivas armazenadas.

## Existem cinco filós de plantas com semente com representantes atuais

As plantas com sementes começaram a aparecer no período Devoniano Superior, há pelo menos 365 milhões de anos. Durante os 50 milhões de anos seguintes, um grande grupo de plantas com sementes evoluiu e muitas delas são reunidas nas chamadas pteridospermas, enquanto outras são reconhecidas como cordaites e coníferas (ver Quadro “Plantas do Carbonífero”, no Capítulo 17).



**18.2 *Elkinsia polymorpha*.** Reconstrução de um ramo fértil da planta *Elkinsia polymorpha* do Devoniano Superior, mostrando seus óvulos. Uma estrutura dicotomicamente ramificada e estéril, chamada cúpula, ultrapassa a altura de cada óvulo. Observe os lobos quase livres do tegumento.



A. *Genomosperma kidstonii* B. *Genomosperma latens* C. *Eurystoma angulare* D. *Stannostoma huttonense*

**18.3 Evolução dos tegumentos.** Estruturas semelhantes a sementes em várias plantas do Paleozoico, mostrando alguns dos possíveis estágios na evolução do tegumento. **A.** Em *Genomosperma kidstonii* (do grego *genomein*, “tornar”, e *esperma*, “semente”), oito projeções digitiformes se originam na base do megasporângio e são separadas por toda a sua extensão. **B.** Em *Genomosperma latens*, os lobos tegumentares são fundidos da base do megasporângio até cerca de um terço de seu comprimento. **C.** Em *Eurystoma angulare*, a fusão é quase completa, ao passo que, em **(D)** *Stannostoma huttonense*, ela é completa, com apenas a micrópila permanecendo aberta no ápice.

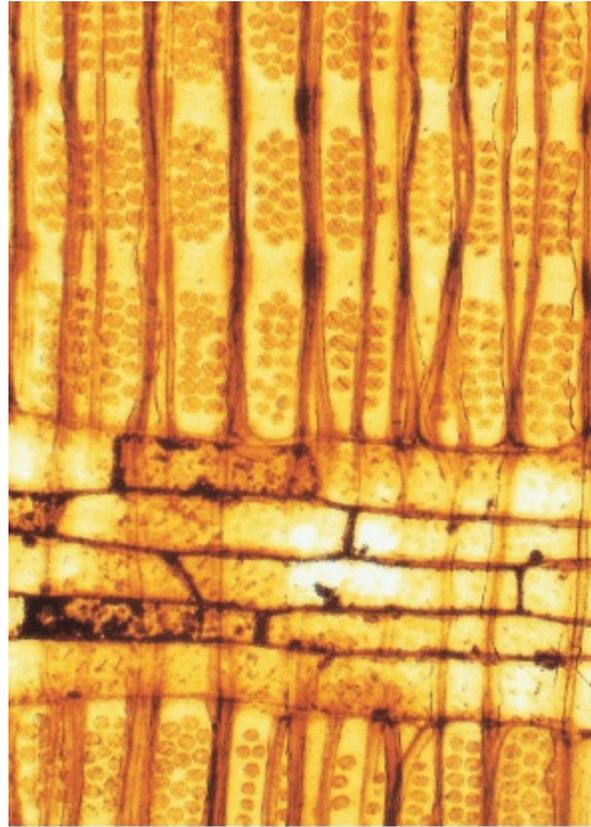
Todas as plantas com semente têm, tipicamente, megafilos, que geralmente são folhas grandes com várias a muitas nervuras, mas em alguns grupos são modificadas em acículas ou escamas. Existem cinco filos com representantes atuais: Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta, Gnetophyta e Anthophyta. O filo Anthophyta compreende as angiospermas ou plantas com flores; os quatro filos remanescentes são comumente referidos como gimnospermas. As gimnospermas representam uma série de linhas evolutivas de plantas com semente. Embora existam apenas cerca de 840 espécies de gimnospermas atuais – comparadas com pelo menos 300.000 espécies de angiospermas – determinadas espécies de gimnospermas geralmente são dominantes em áreas extensas.

Antes de iniciarmos a discussão sobre as plantas com sementes, analisemos brevemente mais outro grupo de plantas vasculares sem sementes – as progimnospermas. Elas serão tratadas aqui, e não no Capítulo 17, porque podem ser os ancestrais das plantas com sementes ou, pelo menos, estão bastante relacionadas com as primeiras plantas com sementes.

## Progimnospermas

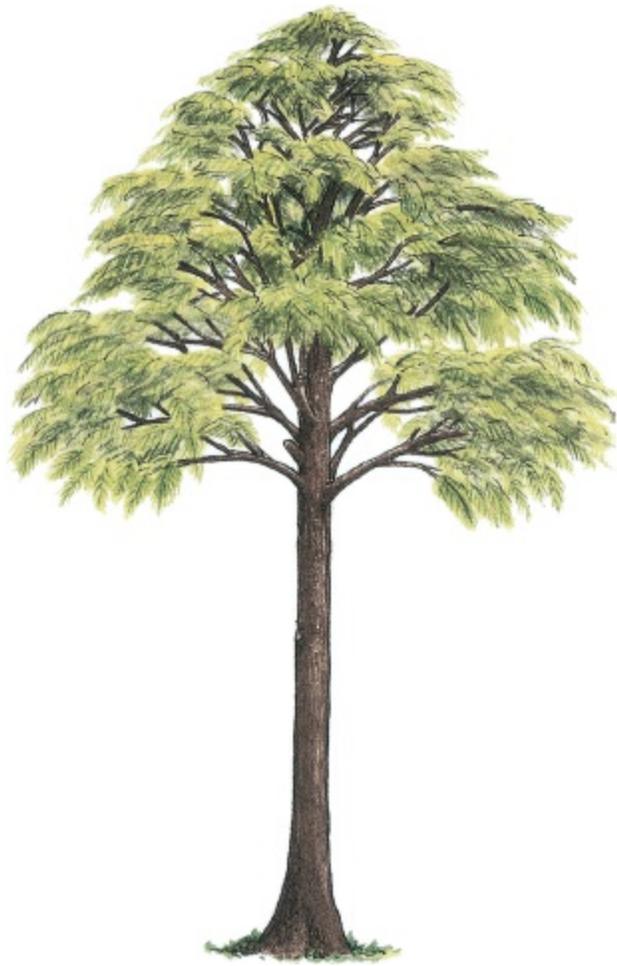
No Paleozoico Superior, há cerca de 290 milhões de anos, existiu um grupo de plantas chamadas progimnospermas (filo Progimnospermophyta), que tinha características intermediárias entre as das trimerófitas, plantas vasculares sem sementes, e as das plantas com sementes. Embora as progimnospermas se reproduzissem por meio de esporos com dispersão livre, elas produziam xilema secundário (lenho) extremamente similar ao das coníferas atuais (Figura 18.4). As progimnospermas eram únicas entre as plantas lenhosas do Devoniano, pelo fato de também apresentarem floema secundário. Tanto as progimnospermas como as samambaias do Paleozoico provavelmente evoluíram

de uma trimerófito (ver Figura 17.10C), das quais diferem principalmente por terem um sistema de ramos mais elaborados e bastante diferenciados e, também, um sistema vascular mais complexo.



50  $\mu\text{m}$

**18.4 Lenho de progimnosperma.** Vista radial do lenho ou xilema secundário da progimnosperma *Callixylon newberryi*. Esse lenho fóssil, com suas séries regulares de traqueídes pontoadas, é notavelmente semelhante ao lenho de certas coníferas.



**18.5 *Archaeopteris*.** Reconstrução da progimnosperma *Archaeopteris*, que é comum no registro fóssil do leste da América do Norte. Os espécimes de *Archaeopteris* atingiam alturas de 17 m ou mais e algumas delas parecem ter formado florestas.



**18.6 Ramo lateral e folhas de *Archaeopteris*.** Reconstrução de um sistema de ramos laterais semelhantes a frondes da progimnosperma *Archaeopteris macilenta*. As folhas férteis portando esporângios em maturação podem ser vistos (mostrados em marrom) em ramos primários localizados centralmente.

Nas progimnospermas, o avanço evolutivo mais importante em relação às trimerófitas e às pteridófitas é a presença de um *câmbio vascular bifacial* – isto é, um câmbio que produz xilema secundário (para o interior) e floema secundário (para o exterior). Câmbios vasculares desse tipo são característicos de plantas com sementes e parecem ter se desenvolvido primeiramente nas progimnospermas.

Um importante tipo de progimnosperma, *Archaeopteris*, surgiu no período Devoniano, há cerca de 370 milhões de anos, e estendeu-se até o período Mississipiano, cerca de 340 milhões de anos (Figura 18.5). Ele era o principal componente das primeiras florestas até sua extinção. Nesse grupo, o sistema de ramos laterais era achatado em um plano e apresentava estruturas laminares, que são consideradas folhas (Figura 18.6). Aparentemente, um *eustelo*, ou seja, um sistema de tecidos vasculares em cordões isolados dispostos em anel ao redor da medula (ver Figura 17.5D), desenvolveu-se nesse grupo de progimnospermas. O eustelo é uma forte similaridade que relaciona esse grupo com as atuais plantas com sementes. Os ramos maiores das progimnospermas do tipo *Archaeopteris* também apresentavam medula. Embora a maioria das progimnospermas fosse homosporada, algumas espécies de *Archaeopteris* eram heterosporadas. Desse modo, tanto a produção de lenho quanto a heterosporia precedem o aparecimento da semente.

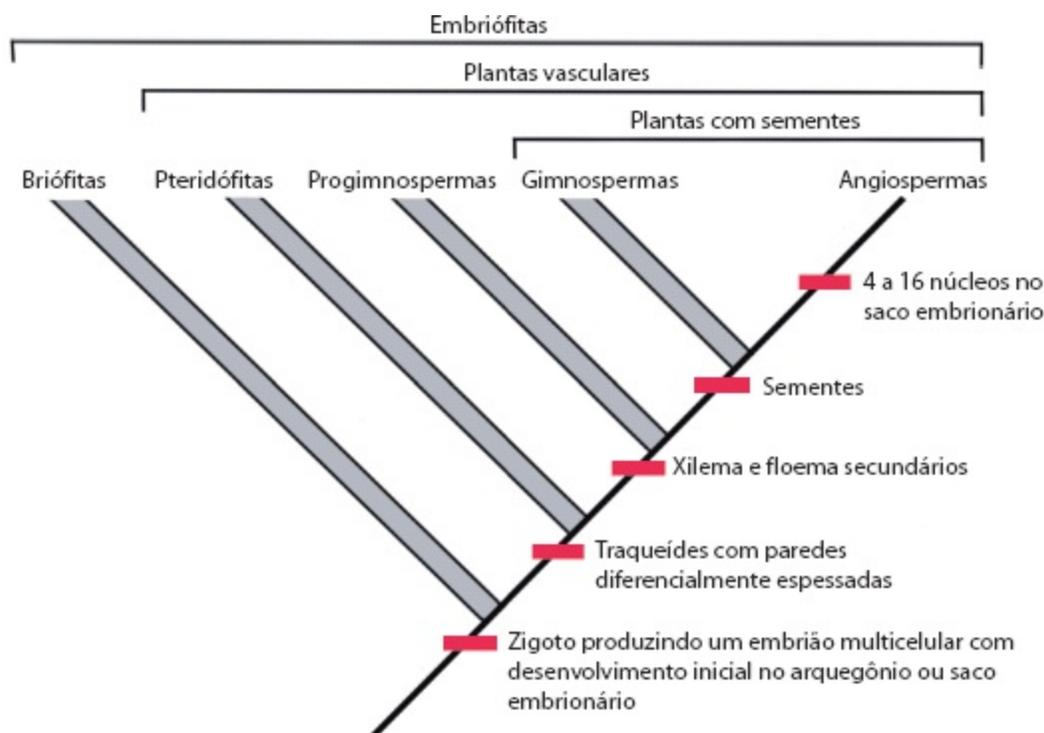
Os fósseis de pedaços de troncos de *Archaeopteris*, chamados *Callixylon*, podem ter 1 m ou mais de diâmetro e 10 m de comprimento, indicando que pelo menos algumas espécies desse grupo eram árvores grandes. Elas parecem ter formado florestas extensas em algumas regiões. Como sugere a

reconstrução da Figura 18.5, indivíduos de *Archaeopteris* podem ter sido semelhantes às coníferas quanto ao padrão de ramificação.

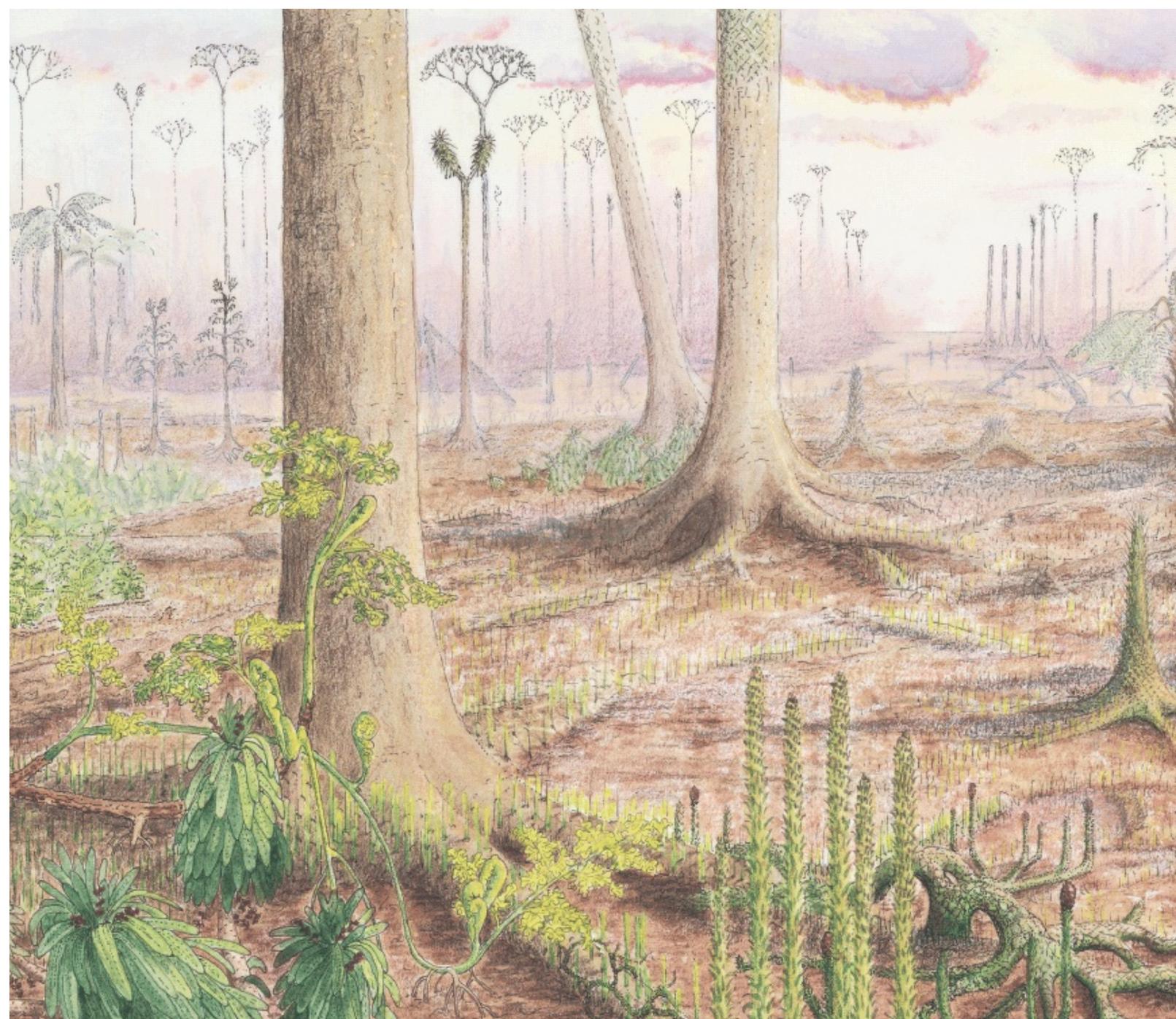
Evidências acumuladas durante várias décadas indicam fortemente que as plantas com sementes evoluíram a partir de plantas similares às progimnospermas, seguido do surgimento da semente no que agora parece ter sido o ancestral comum a todas as plantas com semente (Figura 18.7). Entretanto, ainda há muitos problemas a serem solucionados para que o início da evolução das plantas com sementes possa ser mais bem compreendido.

## Gimnospermas extintas

Dois grupos de gimnospermas extintas – as Pteridospermales (“samambaias com sementes”) e as Cordaitales (plantas primitivas semelhantes a coníferas) – foram discutidas e ilustradas no Capítulo 17. As pteridospermas formam um grupo muito diverso e bastante artificial, cujo período se estende do Devoniano ao Jurássico. Elas variam de plantas ramificadas e delgadas até plantas com aparência de samambaias arbóreas (Figura 18.8; ver também Quadro “Plantas do Carbonífero”, no Capítulo 17). Vários grupos de plantas extintas do Mesozoico são também, algumas vezes, incluídos entre as pteridospermas. Parece que um conjunto de “samambaias com sementes” que viveram do Devoniano ao Carbonífero, incluindo *Medullosa*, estão situadas na base da filogenia das plantas com sementes. A relação exata entre esses diferentes grupos de pteridospermas e as gimnospermas atuais permanece incerta.



**18.7 Relações filogenéticas entre os principais grupos de embriófitas.** Um resumo simplificado mostra as relações filogenéticas entre os principais grupos de embriófitas (organismos com embriões multicelulares). As embriófitas, plantas vasculares, plantas com sementes e angiospermas são grupos monofiléticos, enquanto as briófitas, pteridófitas (plantas vasculares sem sementes), progimnospermas e gimnospermas contêm, cada uma, várias linhagens indicadas aqui por uma faixa larga e são grupos parafiléticos (ver Capítulo 12). Observe, entretanto, que os grupos extintos de gimnospermas são monofiléticos. Um único caractere é dado como exemplo para definir cada um dos grupos monofiléticos.



Outro grupo de gimnospermas extinto – as Bennettitales ou cicadóideas – consistia em plantas com folhas semelhantes às das palmeiras, lembrando, de alguma forma, as cicadófitas atuais (ver adiante). As Bennettitales são um grupo enigmático de gimnospermas do Mesozoico, que desapareceram do registro fóssil durante o Cretáceo. Alguns paleobotânicos acreditam que as Bennettitales poderiam ser membros da mesma linha evolutiva das angiospermas, mas é ainda incerta a exata posição filogenética das Bennettitales. Quanto à reprodução, as Bennettitales são distintas das cicadófitas em vários aspectos, incluindo a presença de estruturas reprodutivas semelhantes a flores, que eram bissexuadas em algumas espécies (Figura 18.9).

## Gimnospermas atuais

Há quatro filas de gimnospermas com representantes vivos: Coniferophyta (coníferas), Cycadophyta (cicadófitas), Ginkgophyta (ginkgófita) e Gnetophyta (gnetófitas). O termo *gimnosperma*, que

literalmente significa “semente nua”, aponta uma das principais características das plantas pertencentes a esses quatro filos – ou seja, seus óvulos e suas sementes apresentam-se expostos na superfície dos esporofilos ou estruturas análogas.

As relações filogenéticas entre os quatro grupos de gimnospermas viventes ou atuais permanecem incertas. Análises moleculares recentes indicam que esses quatro grupos atuais são monofiléticos, isto é, os grupos têm um ancestral e todos os seus descendentes. (Observe, entretanto, que quando grupos fósseis e atuais são considerados, as gimnospermas são parafiléticas, contendo um ancestral comum e alguns dos seus descendentes.)

Alguns estudos moleculares, que apoiam a relação monofilética das gimnospermas atuais, indicam que existe uma relação próxima entre gnetófitas e coníferas; os dois grupos formam um clado, no qual as coníferas monofiléticas são irmãs (mais proximamente relacionadas) das gnetófitas monofiléticas (a hipótese gnetifer; Figura 18.10A). Outras análises moleculares unem as gnetófitas mais especificamente às Pinaceae (a família do *Pinus*) e colocam as gnetófitas como irmãs de um clado de outras famílias de coníferas (a hipótese gnepine; Figura 18.10B). Outra possibilidade levantada anteriormente e baseada na análise de caracteres morfológicos das plantas com sementes indica que as gnetófitas e Bennettitales juntamente com as angiospermas formam um clado, referidas como as “antófitas” (não deve ser confundido com o termo Anthophyta, o filo de angiospermas), para enfatizar suas estruturas reprodutivas semelhantes a flores (a hipótese antófitas; Figura 18.10C). Estudos moleculares subsequentes não sustentam a existência de um clado antófitas. As relações filogenéticas entre as linhagens de plantas com sementes ainda permanecem incertas.

## **Nas gimnospermas, os microgametófitos (gametófitos masculinos) desenvolvem-se como grãos de pólen**

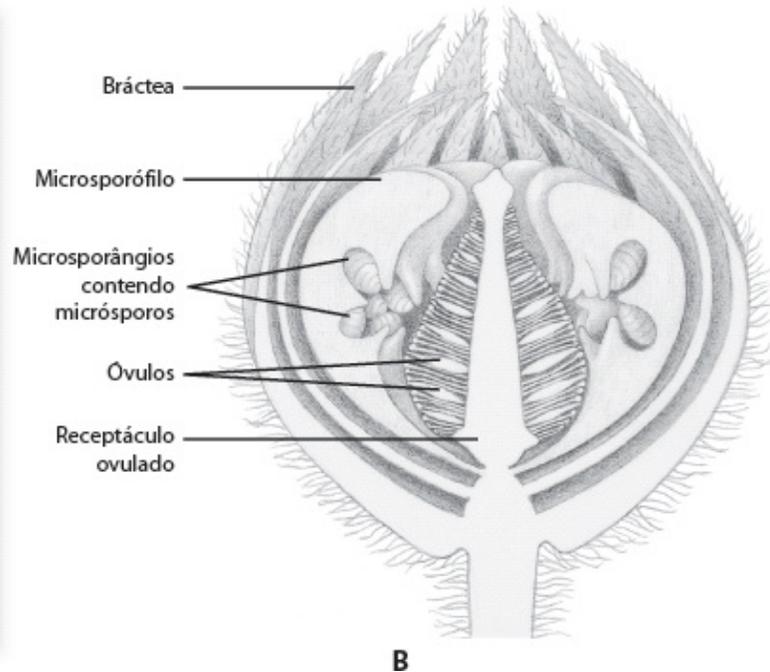
Em pteridófitas e outras plantas vasculares sem sementes, a água é necessária para que o anterozoide (gameta masculino) móvel e flagelado alcance e fecunde a oosfera.



**18.8 Paisagem do Carbonífero Superior.** Os pântanos tropicais do Carbonífero Superior eram dominados por vários gêneros de licófitas arbóreas gigantes, que maduras formavam um dossel florestal com copas de ramos difusos, como mostrados aqui ao fundo. Essas árvores possuíam troncos robustos (primeiro plano à esquerda e em outras posições), que eram estabilizados na lama pantanosa por longos eixos do tipo *Stigmaria*, dos quais saíam numerosas raízes pequenas, possivelmente fotossintetizantes. Observe também algumas licófitas mais baixas com estróbilos (em primeiro plano, no centro). As áreas inundadas e paludosas do solo da floresta favoreciam outros tipos de licófitas, tais como *Chaloneria*, que não é ramificada (primeiro plano ao centro e à direita), e tipos de cavalinhas, como o arbusto *Sphenophyllum* (canto direito, inferior) e *Diplocalamites*, em forma de árvore de natal (no meio da figura, na extrema direita).

Substratos menos úmidos ou ligeiramente elevados, como mostrado aqui à esquerda, estimulavam o aparecimento de uma vegetação mista, incluindo coníferas pioneiras, samambaias que cobriam o solo, samambaias arbóreas altas e pteridospermas. Entre as plantas com sementes estavam *Cordaixylon*, um arbusto relacionado com as coníferas com folhas em forma de fita (primeiro plano à esquerda) e

*Callistophyton*, uma pteridosperma escandente, crescendo na base da maior árvore de licófitas. Ao fundo e à esquerda está *Psaronius*, uma antiga samambaia arbórea. Em outras partes, plantas robustas como a pteridosperma *Medullosa*, com forma de guarda-chuva em pé, são vistas ocupando locais mais ensolarados e perturbados, abertos por prévios canais alagados (à direita, planos médio e posterior).



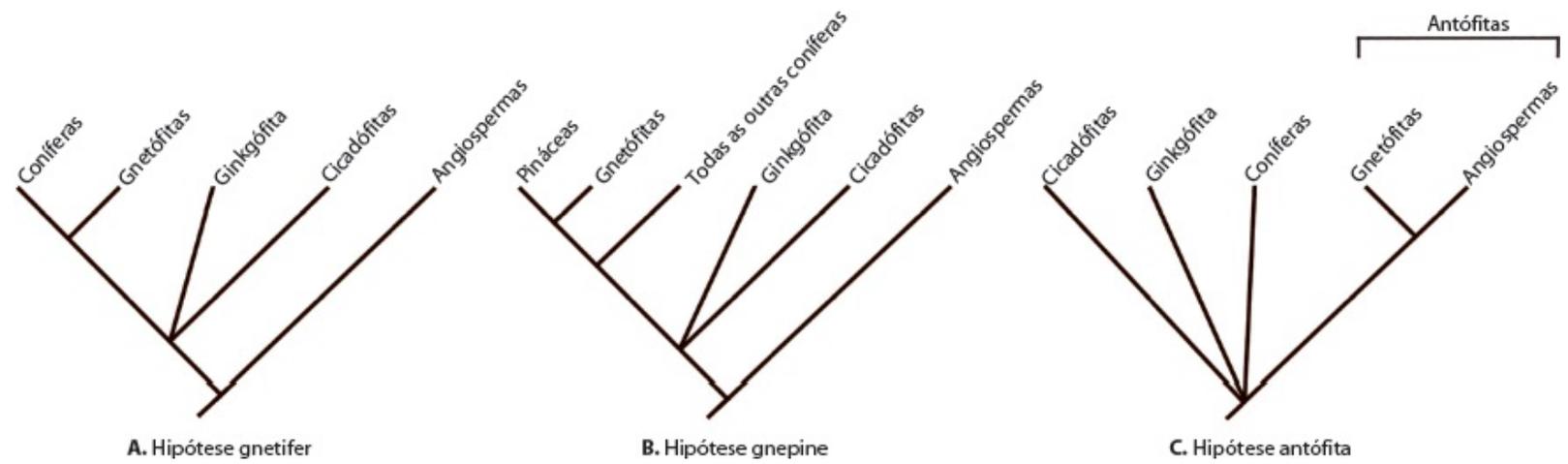
**18.9 Bennettitales.** **A.** Reconstrução de *Wielandiella*, uma gimnosperma extinta do Triássico. *Wielandiella* tem um padrão ramificação de furcado. Um único estróbilo ou cone nasce em cada furca. **B.** Diagrama da reconstrução de um estróbilo bisporangiado ou bissexuado de *Williamsoniella coronata* do Jurássico. O estróbilo consiste em um receptáculo central com óvulos (ovulado) circundado por um verticilo de microsporófilos portando microsporângios, os quais contêm micrósporos, que se desenvolvem em microgametófitos (grãos de pólen). Brácteas pilosas envolvem as partes reprodutivas.

Nas gimnospermas, entretanto, a água não é mais necessária como meio de transporte do gameta masculino para as oosferas. Em vez disso, o microgametófito parcialmente desenvolvido, o *grão de pólen*, é inteiramente transferido (em geral passivamente, pelo vento) para a proximidade de um megagametófito dentro de um óvulo. Esse processo é chamado *polinização*. Após a polinização, o microgametófito produz uma expansão tubular, o *tubo polínico*. Os microgametófitos das gimnospermas e de outras plantas com sementes não formam anterídios.

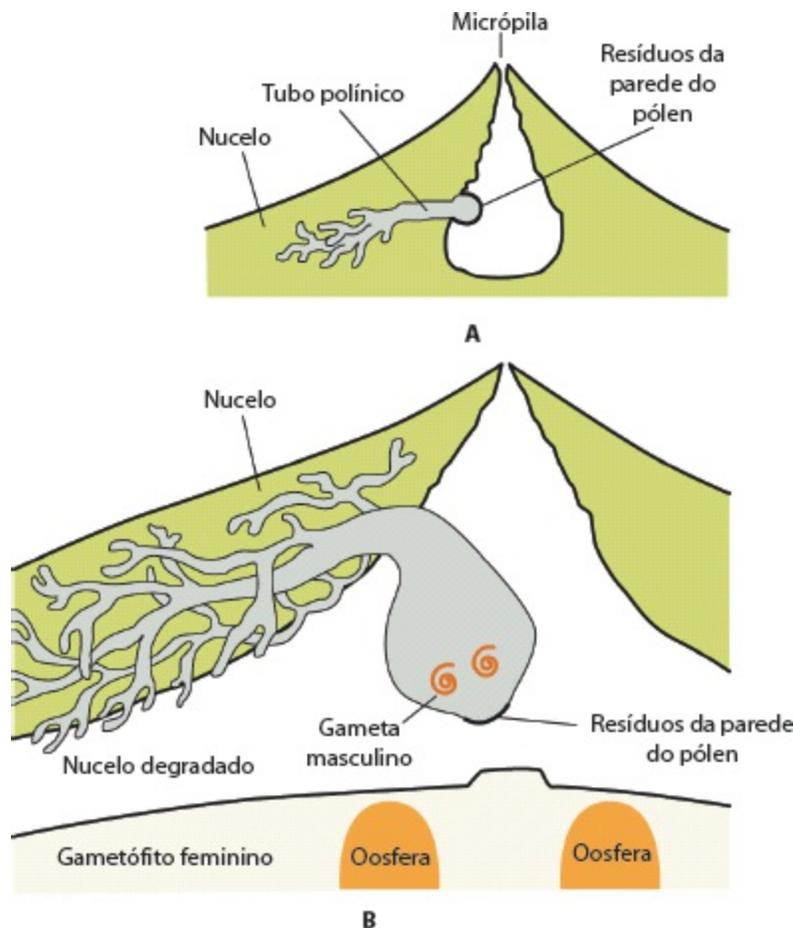
Nas cicadófitas e em *Ginkgo*, a fecundação é uma transição entre a condição encontrada nas samambaias e em outras plantas sem sementes, nas quais os gametas masculinos (anterozoides) nadam livremente, e a condição encontrada em outras plantas com sementes, que têm gametas masculinos imóveis. Os microgametófitos das cicadófitas e de *Ginkgo* produzem um tubo polínico, mas este não penetra o arquegônio (Figura 18.11). Diferentemente, o microgametófito é haustorial e pode crescer por vários meses no tecido do nucelo, do qual absorve os nutrientes. Finalmente, o grão de pólen (microgametófito) rompe-se na vizinhança do arquegônio, liberando os gametas masculinos natantes, multiflagelados (ver Figura 18.37). Os gametas masculinos nadam, então, até o arquegônio, e um deles fecunda a oosfera.

Nas coníferas, gnetófitas e angiospermas, o gameta masculino não é móvel; o tubo polínico transporta o gameta masculino diretamente para a oosfera. Com essa inovação, as plantas com sementes tornaram-se independentes da presença de água para assegurar a fecundação – uma

necessidade para todas as plantas sem sementes. A presença de um tubo polínico haustorial em *Ginkgo* e cicadófitas sugere que, originalmente, o tubo polínico se desenvolveu para absorver nutrientes para a produção de gametas masculinos pelo microgametófito, durante seu crescimento no interior do óvulo. Nesta perspectiva, o transporte do gameta masculino imóvel pelo tubo polínico crescendo diretamente até a oosfera pode ser considerado como uma modificação evolutiva posterior de uma estrutura, a qual inicialmente foi desenvolvida para outro propósito.



**18.10 Hipóteses alternativas das relações entre as cinco principais linhagens vivas de plantas com sementes.** **A.** A hipótese gnetifer propõe que as gnetófitas são mais proximamente relacionadas com as coníferas. **B.** A hipótese gnepine propõe que as gnetófitas sejam colocadas entre as coníferas, como um grupo irmão de Pinaceae. **C.** De acordo com a hipótese antófitas, as gnetófitas são mais proximamente relacionadas com as angiospermas.



**18.11 Desenvolvimento do microgametófito de *Ginkgo biloba*.** **A.** No início de seu desenvolvimento, o tubo polínico apresenta crescimento apical e começa a formar o que se tornará uma estrutura haustorial muito

ramificada. Em *Ginkgo*, o tubo polínico tem crescimento intercelular no nucelo. **B.** Posteriormente, durante o desenvolvimento, a extremidade basal do tubo polínico dilata-se formando uma estrutura saculiforme que contém os dois gametas masculinos multiflagelados. Subseqüentemente, a extremidade basal do tubo polínico rompe-se, liberando os dois gametas masculinos, que então nadam até as oosferas contidas nos arquegônios do megagametófito.

Com poucas exceções, o megagametófito (gametófito feminino) das gimnospermas produz vários arquegônios. Como resultado, mais de uma oosfera pode ser fecundada e muitos embriões podem começar a se desenvolver dentro de um único óvulo – um fenômeno conhecido como *poliembriõnia*. Na maioria dos casos, entretanto, apenas um embrião sobrevive e, portanto, poucas sementes plenamente desenvolvidas contêm mais de um embrião.

## Filo Coniferophyta

De longe, o mais numeroso filo de gimnospermas atuais, amplamente distribuído e ecologicamente importante, é Coniferophyta, que compreende cerca de 70 gêneros com aproximadamente 630 espécies. A planta vascular mais alta, a sequoia (*Sequoia sempervirens*) da costa litorânea da Califórnia e sudoeste do Oregon (EUA), é uma conífera. As sequoias atingem alturas de até 115,6 m, com troncos que excedem 11 m de diâmetro. As coníferas, que também incluem pinheiros, abetos e píceas (espruces), têm grande valor comercial. Suas imponentes florestas são dos mais importantes recursos naturais em vastas regiões das zonas temperadas do hemisfério norte. Durante o período Terciário Inferior, alguns gêneros possuíam distribuição mais ampla do que atualmente, e uma flora diversificada de coníferas estava presente em vastas extensões de todos os continentes do hemisfério norte.

A história das coníferas abrange, pelo menos, até o período Carbonífero Superior, há cerca de 300 milhões de anos. As folhas das coníferas atuais apresentam muitas características de resistência à seca, que podem ter trazido vantagens ecológicas em certos *habitats* e podem, também, estar relacionadas com a diversificação do filo durante o período Permiano (290 a 245 milhões de anos), relativamente frio e seco. Nessa época, a crescente aridez em todo o mundo pode ter favorecido adaptações estruturais como as das folhas das coníferas.

Iniciaremos a discussão sobre as coníferas com *Pinus*, do qual deriva o nome da família Pinaceae. Dados moleculares indicam uma separação basal entre Pinaceae e um clado que inclui todas as outras coníferas.

### Os pinheiros são coníferas com um arranjo foliar único

Os pinheiros (do gênero *Pinus*) que incluem, provavelmente, as mais conhecidas de todas as gimnospermas (Figura 18.12), dominam largas faixas da América do Norte e Eurásia e são muito cultivados até mesmo no Hemisfério Sul. Existem cerca de 100 espécies de *Pinus*, todas caracterizadas por um arranjo foliar, que é único entre as coníferas atuais. Em plântulas de *Pinus*, as folhas, cuja forma é semelhante à de uma agulha (acícula), são dispostas espiraladamente e inseridas individualmente no caule (Figura 18.13B). Após 1 ou 2 anos de crescimento, o pinheiro começa a produzir suas folhas em feixes ou fascículos, cada qual contendo um número específico de acículas – de uma a oito, dependendo da espécie (Figura 18.13A). Esses fascículos, envoltos na base por uma

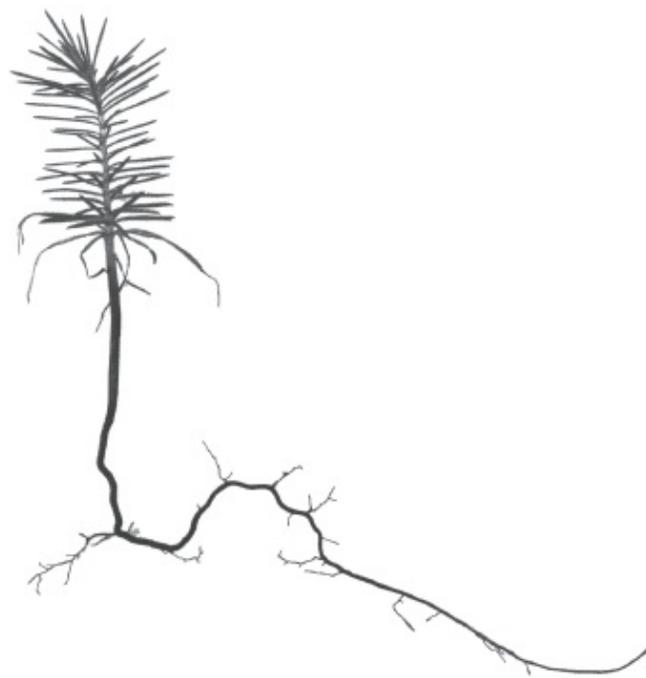
série de folhas pequenas semelhantes a escamas, são na realidade sistemas caulinares curtos, nos quais a atividade do meristema apical se encontra suspensa. Desse modo, um fascículo de acículas em um pinheiro é morfologicamente um ramo *determinado* (com crescimento limitado). Sob circunstâncias incomuns, a atividade do meristema apical nesse fascículo de acículas pode ser reativada e formar um novo sistema caulinar com crescimento *indeterminado* ou, algumas vezes, pode até produzir raízes e formar um novo pinheiro.



**18.12 Pinheiros-da-flórida.** *Pinus palustris*, pinheiros-da-flórida, foram fotografados na Carolina do Norte (EUA).



A

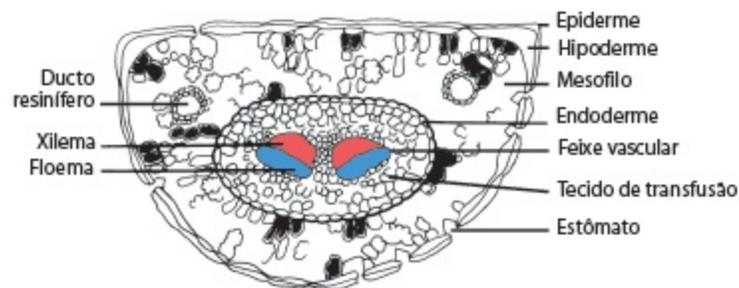
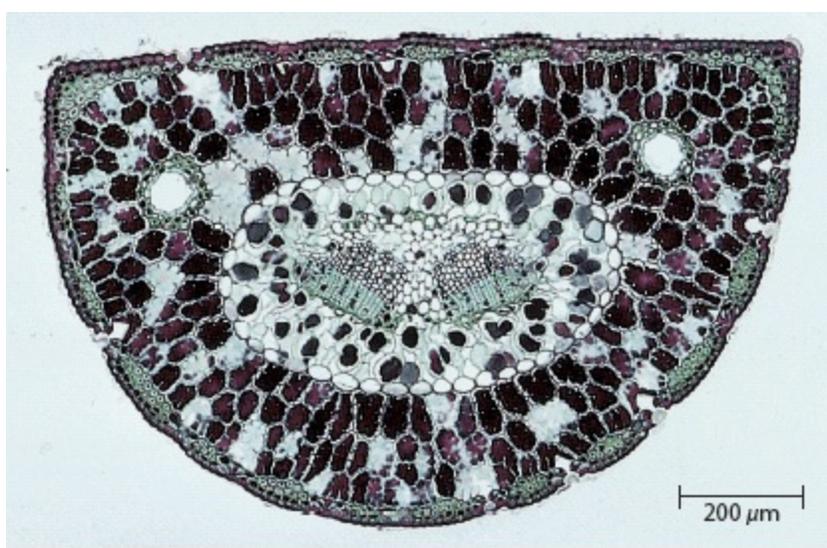


B

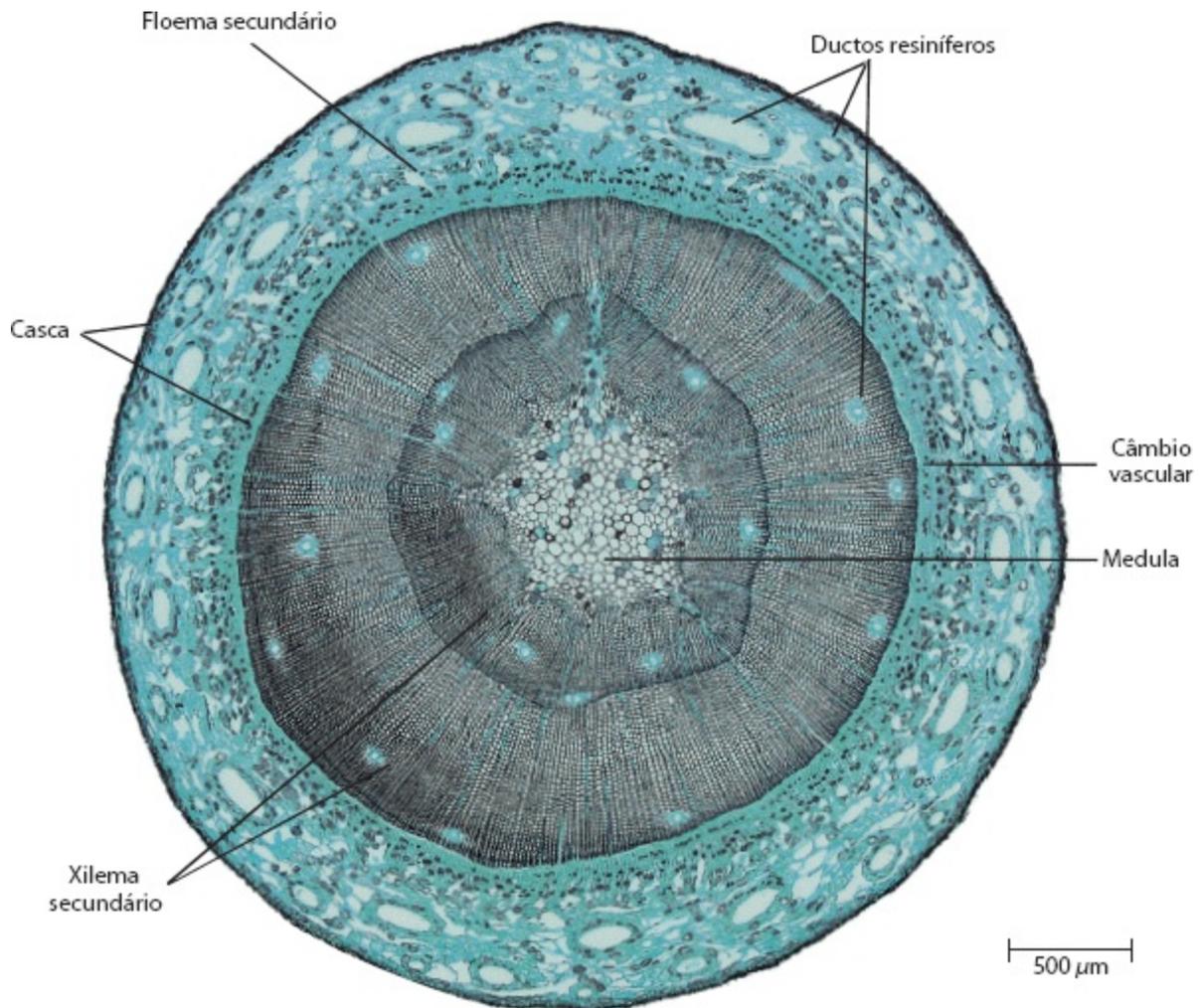
**18.13 Acículas (folhas semelhantes a agulhas) de pinheiros.** **A.** As folhas adultas dos pinheiros apresentam-se em feixes ou fascículos. Cada fascículo do pinheiro-do-butão, *Pinus wallichiana*, mostrado aqui, contém cinco folhas. **B.** Plântula de pinheiro-do-colorado, *Pinus edulis*, mostrando a disposição espiralada das folhas juvenis e um sistema de raiz pivotante juvenil. As folhas maduras dessa espécie ocorrem em fascículos com duas acículas.

As folhas de *Pinus*, como a de muitas outras coníferas, mostram-se notavelmente adaptadas para crescer sob condições em que a água pode ser escassa ou difícil de ser obtida (Figura 18.14). Uma cutícula espessa, que reduz a evaporação do interior da interior da folha, recobre a epiderme, abaixo da qual estão uma ou mais camadas de células com paredes espessas e compactamente dispostas – a hipoderme. Os estômatos localizam-se em depressões abaixo da superfície foliar. O mesofilo é formado por tecido fundamental, o qual consiste em células parenquimáticas com conspícuas dobras na parede, as quais se projetam para o interior da célula, aumentando sua área. Em geral, o mesofilo é percorrido por dois ou mais ductos resiníferos. Um feixe vascular ou dois feixes vasculares, dispostos lado a lado, são encontrados no centro da folha. Os feixes vasculares, constituídos por xilema e floema, são circundados por um tecido de transfusão, formado por células parenquimáticas vivas e por traqueídes, curtas e mortas. Acredita-se que o tecido de transfusão transporte substâncias entre o mesofilo e os feixes vasculares. Uma única camada de células, que é conhecida como endoderme, envolve o tecido de transfusão, separando-o do mesofilo.

A maioria das espécies de *Pinus* retém as suas acículas por 2 a 4 anos, de modo que a estabilidade do processo fotossintético geral de uma determinada planta depende da vitalidade do conjunto de acículas formadas em vários anos. No caso de *Pinus longaeva*, a árvore de vida mais longa (ver Figura 26.27), as acículas são retidas por até 45 anos e mantêm a atividade fotossintética por todo esse tempo. Uma vez que as folhas de *Pinus* e outras árvores sempre verdes funcionam por mais de uma estação, elas estão expostas a possíveis danos por seca, congelamento ou poluição do ar por muito mais tempo que as folhas de plantas decíduas, as quais são substituídas a cada ano.



**18.14 Acícula de *Pinus*.** Seção transversal de uma acícula de *Pinus*, mostrando os tecidos maduros.



**18.15 Caule de pinheiro.** Seção transversal de um caule de *Pinus*, mostrando o xilema secundário e o floema secundário, separados um do outro pelo câmbio vascular. Todos os tecidos externamente ao câmbio,

Incluindo o floema, formam a casca.

Nos caules de pinheiros e outras coníferas, o crescimento secundário inicia-se cedo e leva à formação de uma quantidade substancial de xilema secundário ou lenho (Figura 18.15). O xilema secundário é produzido para o interior do câmbio vascular e o floema secundário é produzido para fora. O xilema das coníferas é constituído principalmente por traqueídes, enquanto o floema consiste em células crivadas, que são as células condutoras de substâncias orgânicas típicas das gimnospermas (ver Capítulo 23). Os dois tipos de tecidos são percorridos radialmente por raios estreitos (ver Capítulo 26). Com o início do crescimento secundário, a epiderme acaba por ser substituída por uma periderme, que é um tecido de proteção e que tem sua origem na camada externa das células do córtex. Com a continuidade do crescimento secundário, peridermes subsequentes são produzidas por divisões celulares ativas em regiões mais profundas da casca.

## O ciclo de vida de um pinheiro estende-se por um período de 2 anos

Durante o estudo da reprodução de pinheiros pode ser útil consultar, periodicamente, o ciclo de vida de *Pinus* (Figura 18.19).

Os microsporângios e os megasporângios em *Pinus* e na maioria das outras coníferas estão na mesma árvore, em cones ou estróbilos separados. Comumente, os estróbilos masculinos ou microsporangeados (produtores de pólen) estão nos ramos mais baixos da árvore e os estróbilos femininos ou megasporangeados (ovulados) estão nos ramos superiores. Em alguns pinheiros, eles estão no mesmo ramo, com os estróbilos ovulados mais próximos do ápice. Como o pólen não é normalmente levado diretamente para cima pelo vento, os estróbilos ovulados são geralmente polinizados por pólen de outras árvores, aumentando, dessa maneira, a frequência de fecundação cruzada.

Os estróbilos microesporangeados em *Pinus* são relativamente pequenos, em geral com 1 a 2 cm de comprimento (Figura 18.16). Os microsporófilos (Figura 18.17) estão dispostos espiraladamente no cone e são estruturas quase que membranáceas. Cada microsporófilo tem dois microsporângios em sua superfície inferior. Um microsporângio jovem contém muitos *microsporócitos* ou *células-mãe de micrósporos*. No início da primavera, a célula-mãe de micrósporos sofre meiose e cada uma produz quatro micrósporos haploides. Cada micrósporo se desenvolve em um grão de pólen alado, o qual é constituído por duas *células protalares*, uma *célula geradora* e uma *célula do tubo* (Figuras 18.18 e 18.19). Esse grão de pólen com quatro células é o microgametófito imaturo. É nesse estágio que os grãos de pólen são liberados em enormes quantidades; alguns são carregados pelo vento até os estróbilos ovulados.

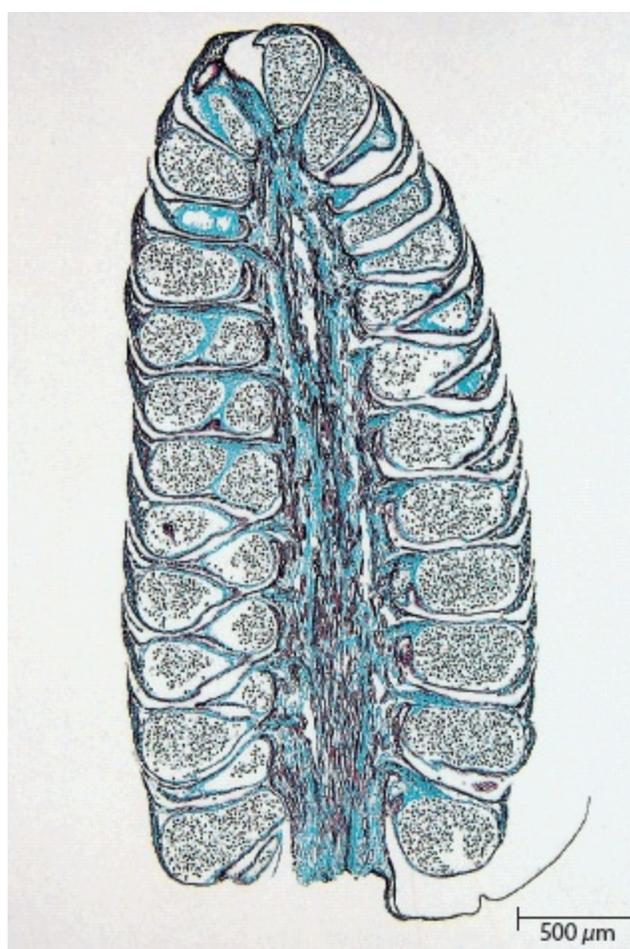
Os estróbilos ovulados de *Pinus* são muito maiores e mais complexos nas suas estruturas que os estróbilos portadores de pólen (Figura 18.20). As escamas do estróbilo feminino que contém os óvulos – *escamas ovulíferas* – não são simplesmente megasporófilos. Na realidade, essas escamas são sistemas de ramos determinados, totalmente modificados e conhecidos, apropriadamente, como *complexos escamas-sementes*. Cada complexo escama-semente consiste em uma escama ovulífera – com dois óvulos na sua superfície superior – subtendida por uma bráctea estéril (Figura 18.21). As escamas estão dispostas espiraladamente em torno do eixo do estróbilo. (O estróbilo ovulado é, portanto, uma estrutura composta, enquanto o estróbilo microsporangiado é simples, onde os microsporângios estão diretamente ligados ao microsporófilo.) Cada óvulo é constituído por um

nucelo multicelular (ou megasporângio) envolto por um tegumento espesso com uma abertura, a micrópila, voltada para o eixo do estróbilo (Figura 18.21). Cada megasporângio contém um único *megasporócito* ou *célula-mãe de megásporo*, que ao final sofre meiose, dando origem a uma série linear de quatro megásporos. Entretanto, apenas um desses megásporos é funcional; os três mais próximos da micrópila logo degeneram.



**18.16 Estróbilos microsporangeados de *Pinus*.** Os estróbilos microsporangeados de *Pinus radiata* (pinheiro-de-monterey) mostrados aqui estão liberando pólen, que é levado pelo vento. Alguns dos grãos de pólen alcançam a proximidade dos óvulos nos estróbilos ovulados e então germinam, produzindo tubos polínicos e, finalmente, promovem a fecundação.

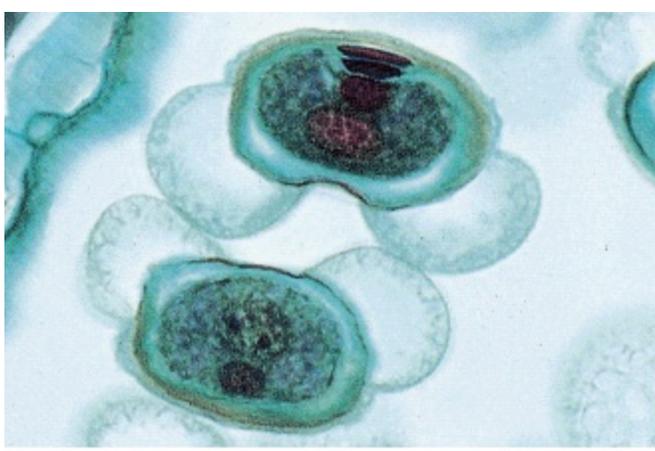
A polinização em *Pinus* ocorre na primavera (Figura 18.22). Nesse estágio, as escamas do estróbilo ovulado estão bem separadas. Quando os grãos do pólen assentam-se nas escamas, muitos aderem às gotas de polinização que exsudam dos canais micropilares nas extremidades abertas dos óvulos. Além de compostos simples hidrossolúveis, tais como açúcares, aminoácidos e ácidos orgânicos, as gotas de polinização contêm várias proteínas, que supostamente funcionam tanto no desenvolvimento do pólen quanto na defesa contra patógenos. À medida que as gotas de polinização se contraem, elas carregam os grãos de pólen através do canal micropilar, pondo-os em contato com o nucelo. Na extremidade da micrópila, o nucelo apresenta uma leve depressão. Os grãos de pólen acomodam-se nessa cavidade rasa. Após a polinização, as escamas concresem e ajudam a proteger os óvulos em desenvolvimento. Logo após o grão de pólen entrar em contato com o nucelo ou megasporângio, ele germina, formando o tubo polínico. Nesse momento a meiose ainda não ocorreu no nucelo do megasporângio. A ausência de polinização resulta no abortamento dos óvulos, o que ocorre em 95% das vezes em gimnospermas.



**18.17 Microsporófilos de *Pinus*.** Seção longitudinal de um estróbilo microsporangiado (produtor de pólen) de *Pinus*, mostrando microsporófilos e microsporângios contendo grãos de pólen maduros.

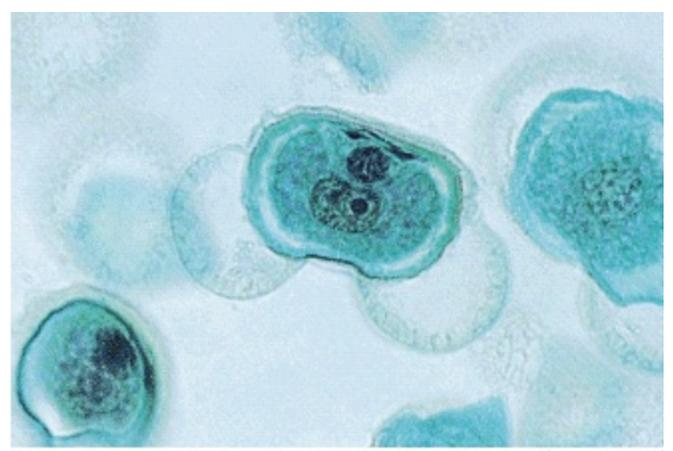
Cerca de 1 mês após a polinização, quatro megásporos são produzidos, mas apenas um se desenvolve em um megagametófito. O desenvolvimento do megagametófito é extremamente moroso. Frequentemente não se inicia antes de 6 meses após a polinização e, mesmo assim, o desenvolvimento pode requerer outros 6 meses para se completar. Nos estágios iniciais do desenvolvimento do megagametófito ocorrem mitoses sem a formação imediata da parede celular. Cerca de 13 meses após a polinização, quando o megagametófito contém aproximadamente 2.000 núcleos livres, inicia-se a formação das paredes celulares. Então, aproximadamente 15 meses após a polinização, os arquegônios, em geral em número de dois ou três, diferenciam-se na extremidade micropilar do megagametófito; nessa fase, o megagametófito está preparado para a fecundação.

Cerca de 12 meses antes, o grão de pólen havia germinado, produzindo um tubo polínico que lentamente digeriu seu caminho através dos tecidos do nucelo em direção ao megagametófito em desenvolvimento. Assim, por volta de 1 ano após a polinização, a célula geradora do microgametófito com quatro células (tetracelular) sofre divisão, dando origem a dois tipos de células – uma *célula estéril* (célula do pé) e uma *célula espermatogênica* (também chamada célula do corpo ou célula gametogênica). Subsequentemente, antes de o tubo polínico alcançar o megagametófito, a célula gametogênica divide-se formando dois gametas masculinos. O microgametófito ou grão de pólen em germinação está agora maduro. Lembre-se de que as plantas com sementes não formam anterídios.



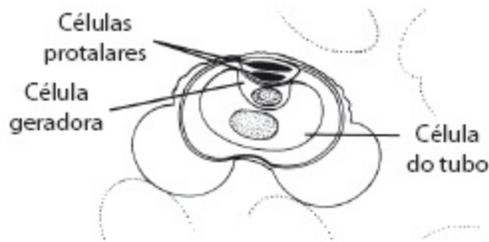
A

20 µm



B

20 µm



C

10 µm

**18.18 Grãos de pólen alados de *Pinus*.** **A.** Grãos de pólen com microgametófitos imaturos no seu interior. Cada gametófito consiste em duas células protalares, uma célula geradora relativamente pequena e uma célula do tubo relativamente grande. **B.** Um grão de pólen um pouco mais velho. Aqui as células protalares, que não têm nenhuma função aparente, degeneraram. **C.** Micrografia eletrônica de varredura de um grão de pólen de *Pinus*, com suas duas alas em forma de bexiga. Quando o grão de pólen germina, o tubo polínico emerge na extremidade inferior do grão, entre as alas.

Aproximadamente 15 meses após a polinização, o tubo polínico alcança a oosfera de um arquegônio, onde ele descarrega boa parte do seu citoplasma e seus dois gametas masculinos no interior do citoplasma da oosfera (Figura 18.23). O núcleo de um dos gametas masculinos une-se ao núcleo da oosfera e o outro gameta degenera. Comumente, as oosferas de todos os arquegônios são fecundadas e começam a se desenvolver como embriões (o fenômeno da *poliembrionia*). Apenas um embrião, em geral, se desenvolve completamente, mas cerca de 3 a 4% das sementes de *Pinus* contêm mais de um embrião e produzem duas ou três plântulas durante a germinação.

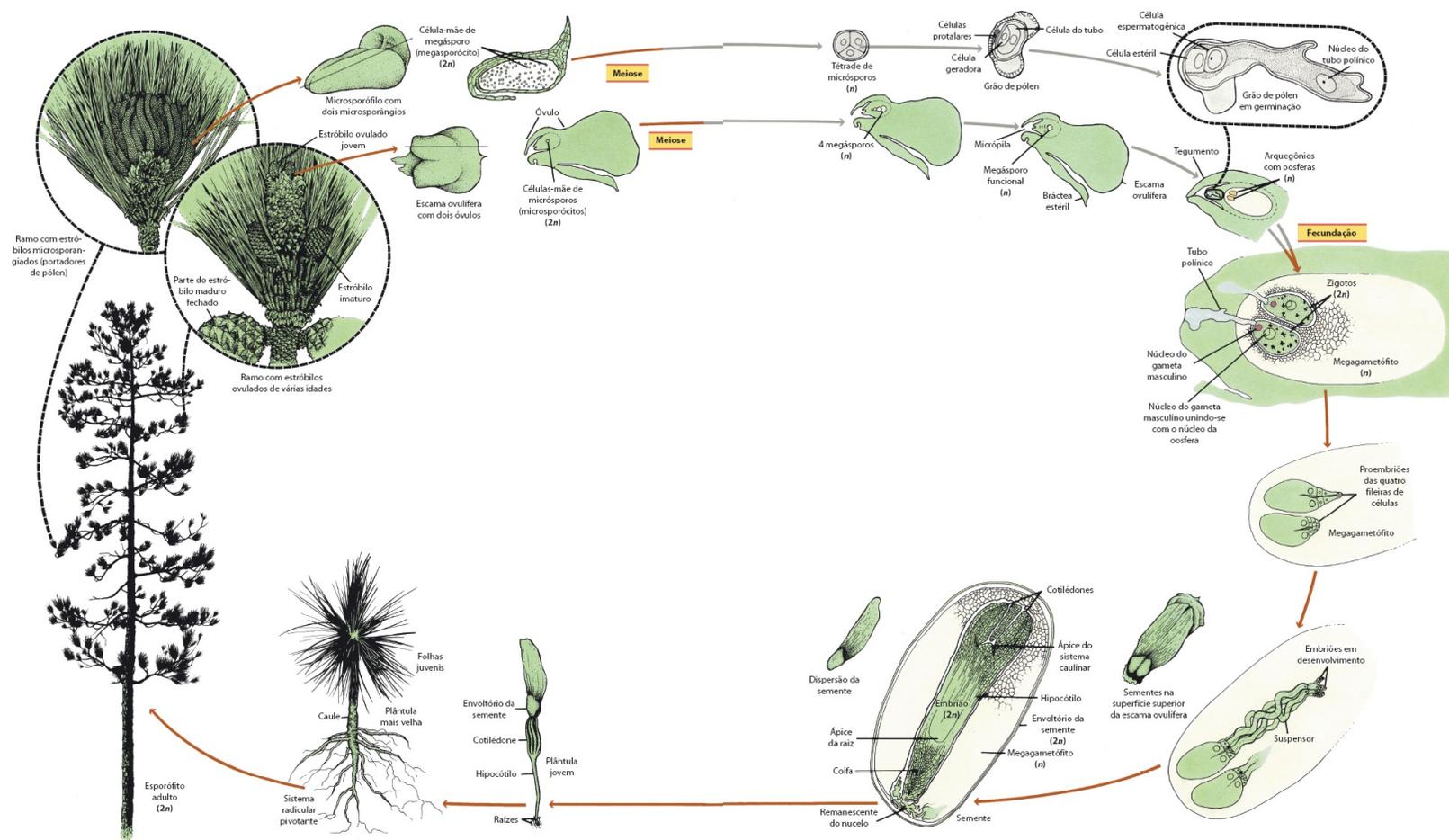
No início da embriogênese, quatro fileiras de células são produzidas próximo da extremidade inferior do arquegônio. Em cada uma das quatro fileiras de células, uma célula, a superior (ou seja, a da fileira mais distante da extremidade da micrópila do óvulo) começa a formar um embrião. Simultaneamente, as quatro células da fileira abaixo dos embriões, as células do suspensor, alongam-se bastante e “empurram” os quatro embriões em desenvolvimento através da parede do arquegônio para dentro do megagametófito. Dessa forma, um segundo tipo de poliembrionia é encontrado no

ciclo de vida de *Pinus*. Podem ser formados inicialmente até 16 embriões em uma dada semente; entretanto, na maioria das vezes, apenas um dos embriões desenvolve-se completamente. Durante a embriogênese, o tegumento transforma-se no envoltório da semente.

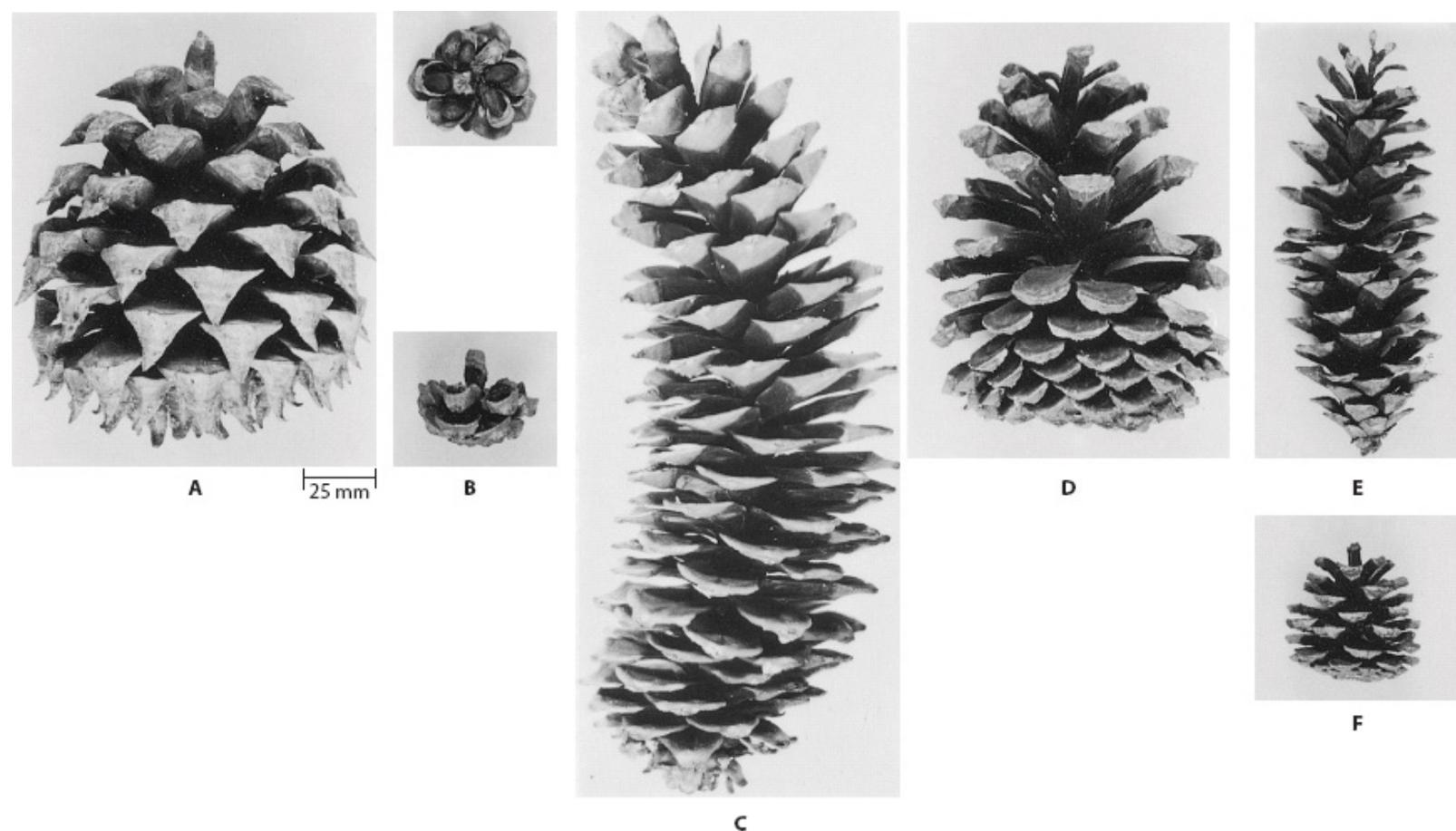
A semente de conífera é uma estrutura notável, porque consiste em uma combinação de duas diferentes gerações esporofíticas diploides – o envoltório da semente (e o restante do nucelo) e o embrião – e uma geração gametofítica haploide (Figura 18.24). O gametófito serve como uma reserva de alimento ou tecido nutritivo. O embrião é constituído por um eixo hipocótilo-radicular, com o meristema apical radicular e a coifa em uma extremidade, e um meristema apical caulinar e vários cotilédones ou folhas da semente (geralmente oito) na outra extremidade. O tegumento consiste em três camadas, a central torna-se dura e funciona como envoltório da semente.

As sementes de *Pinus* são frequentemente liberadas dos estróbilos durante o outono do segundo ano, após o aparecimento inicial dos estróbilos e da polinização. Na maturidade, as escamas do estróbilo separam-se e as sementes aladas da maioria das espécies flutuam pelo ar, algumas vezes levadas a consideráveis distâncias pelo vento. Em algumas espécies de *Pinus*, como em *P. contorta*, as escamas não se separam até que os estróbilos sejam submetidos a um calor extremo. Quando um incêndio ocorre em uma floresta de pinheiros, espalha-se rapidamente e queima as árvores parentais, mas a maioria dos estróbilos resistente ao fogo é apenas chamuscada. Esses estróbilos abrem-se, liberando a produção de sementes acumuladas durante muitos anos e restabelecem a espécie. Em outras espécies de *Pinus*, incluindo *P. flexilis* e *P. abicaulis* do oeste da América do Norte, assim como em umas poucas espécies similares da Eurásia, as sementes grandes e não aladas são colhidas, transportadas e armazenadas para posterior alimentação por pássaros grandes, semelhantes ao corvo, chamados quebra-nozes. Os pássaros perdem muito daquelas sementes que eles armazenam, auxiliando a dispersão dos pinheiros.

O ciclo de vida de *Pinus* está resumido na Figura 18.19.



**18.19 Ciclo de vida do pinheiro.** Os gametófitos do pinheiro (*Pinus*; filo Coniferophyta) são muito reduzidos e nutricionalmente dependentes do esporófito. Os gametófitos masculinos (microgametófitos) imaturos (no alto à direita), que consistem em apenas quatro células, são os grãos de pólen levados pelo vento até a proximidade de um gametófito feminino (megagametófito) no interior de um óvulo. Os gametas masculinos imóveis, produzidos pelo grão de pólen em germinação, são transportados para as oosferas dos arquegônios pelo tubo polínico. A água, portanto, não é mais necessária como um meio dos gametas masculinos alcançarem as oosferas. O óvulo, que encerra o megagametófito, amadurece após a fecundação, tornando-se uma semente. O suspensor elaborado, que é uma característica de *Pinus*, desintegra-se quando o embrião está totalmente desenvolvido. A semente de *Pinus* é formada por um embrião, alimento armazenado (constituído pelo megagametófito) e envoltório seminal.

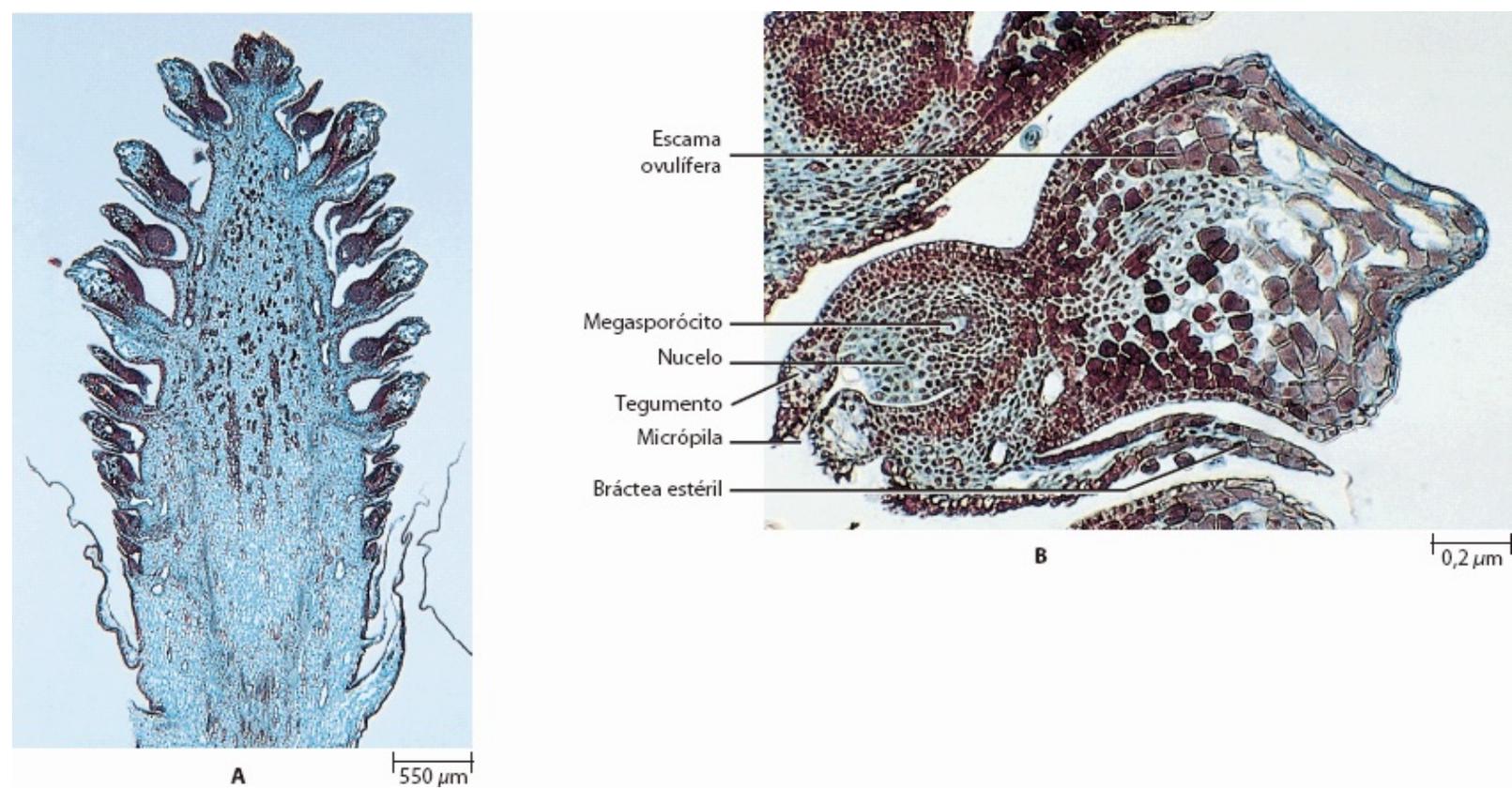


**18.20 Estróbilos ovulados de *Pinus*.** São mostrados os diferentes tamanhos de alguns estróbilos ovulados maduros de *Pinus*. **A.** *Pinus sabiniana*. **B.** *Pinus edulis*, pinheiro-do-colorado, em vistas superior e lateral. As sementes não aladas e comestíveis deste e de alguns outros pinheiros são chamadas “nozes-de-pinheiro”. **C.** *Pinus lam-bertiana*. **D.** *Pinus strobus*. **F.** *Pinus resinosa*.

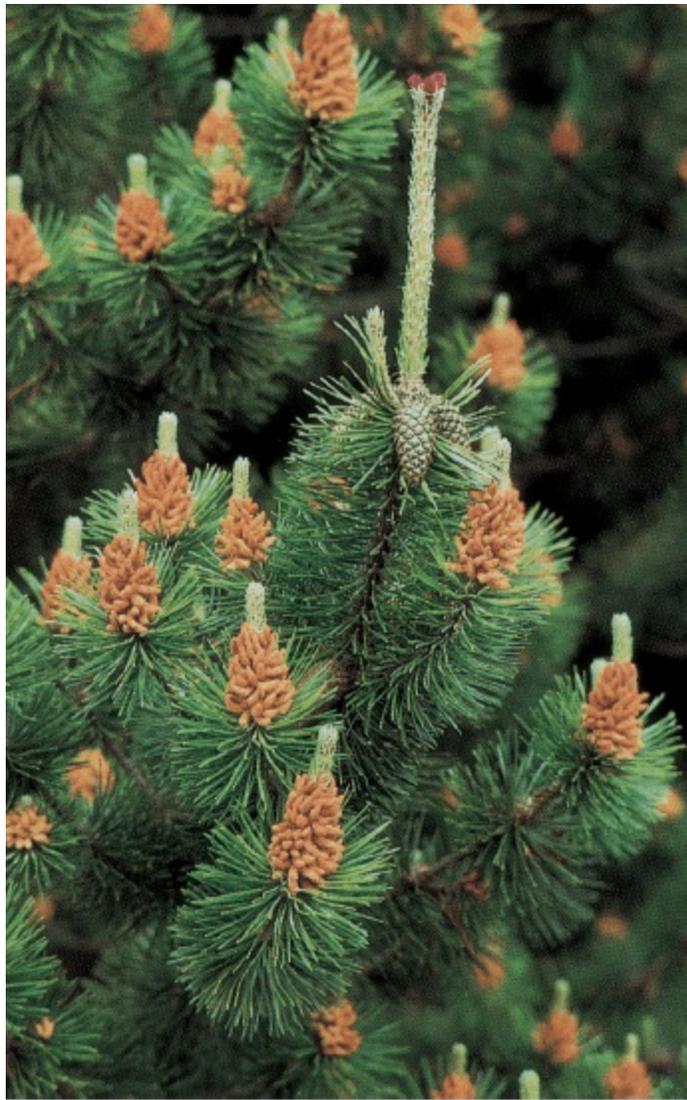
### Outras importantes coníferas ocorrem em todo o mundo

Embora outras coníferas não apresentem os fascículos de acículas dos *Pinus* e também possam diferir em alguns detalhes relativamente menos importantes de seus sistemas reprodutivos, as coníferas atuais formam um grupo bem homogêneo. Na maioria das coníferas, exceto *Pinus*, o ciclo reprodutivo leva apenas 1 ano; ou seja, as sementes são produzidas na mesma estação em que os óvulos são polinizados. Em tais coníferas, o tempo entre a polinização e a fecundação em geral varia de 3 dias até 3 a 4 semanas, em vez dos aproximados 15 meses.

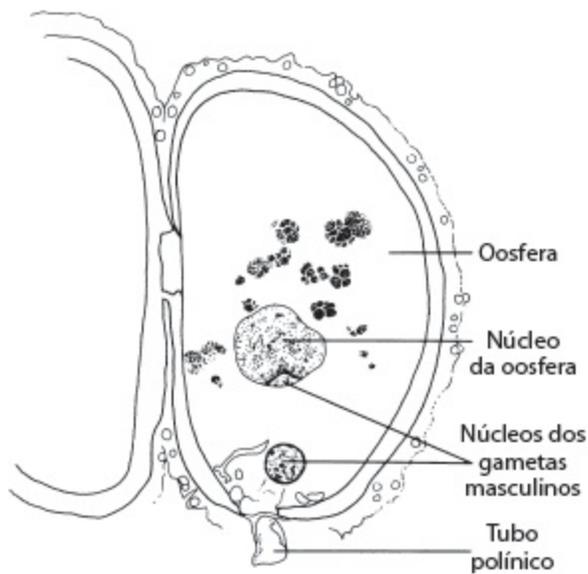
Entre os gêneros importantes de coníferas, além de *Pinus*, estão os abetos (*Abies*; Figura 18.25A), lariços (*Larix*; Figura 18.25B), píceas (*Picea*), *Tsuga*, *Pseudotsuga*, cipreste (*Cupressus*; Figura 18.26) e juníperos (*Juniperus*; Figura 18.27), frequentemente e erroneamente chamados “cedros” na América do Norte. *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Tsuga* e *Pseudotsuga* são todos Pinaceae; *Cupressus* e *Juniperus* pertencem a Cupressaceae. Recentemente, uma nova espécie de Cupressaceae foi relatada na província de Ha Giang, na fronteira norte do Vietnã. Nomeada de *Callitropsis vietnamensis* ela é rara entre as coníferas pelo fato de que tanto as folhas juvenis quanto as maduras são encontradas simultaneamente em sistemas de ramos plagiotrópicos (crescem horizontalmente) nas árvores adultas. Nos teixos (família Taxaceae), um óvulo solitário cresce em um estróbilo muito reduzido e é envolto por uma estrutura cupular carnosa – o *arilo* (Figura 18.28A).



**18.21 Complexos escamas-sementes de *Pinus*.** **A.** Seção longitudinal de um estróbilo ovulado jovem, mostrando os complexos escamas-sementes ao longo de suas margens. **B.** Detalhe de uma porção do estróbilo mostrando o complexo escama-semente, que consiste em uma escama ovulífera e uma bráctea estéril. Observe o megasporócito (célula-mãe de megásporo) envolto pelo nucelo. (Ver também o ciclo de vida de *Pinus*, Figura 18.19.)



**18.22 Estróbilos ovulados e microsporangiados.** Os estróbilos ovulados de *Pinus contorta* são visualizados como estruturas pequenas, de coloração vermelha e localizadas no ápice de um ramo central alto no final da primavera de seu primeiro ano, época na qual a polinização ocorre. Os estróbilos ovulados de 1 ano de idade são visíveis na base desse ramo. Os estróbilos microsporangiados, de cor laranja, agrupam-se em torno dos ramos mais curtos.

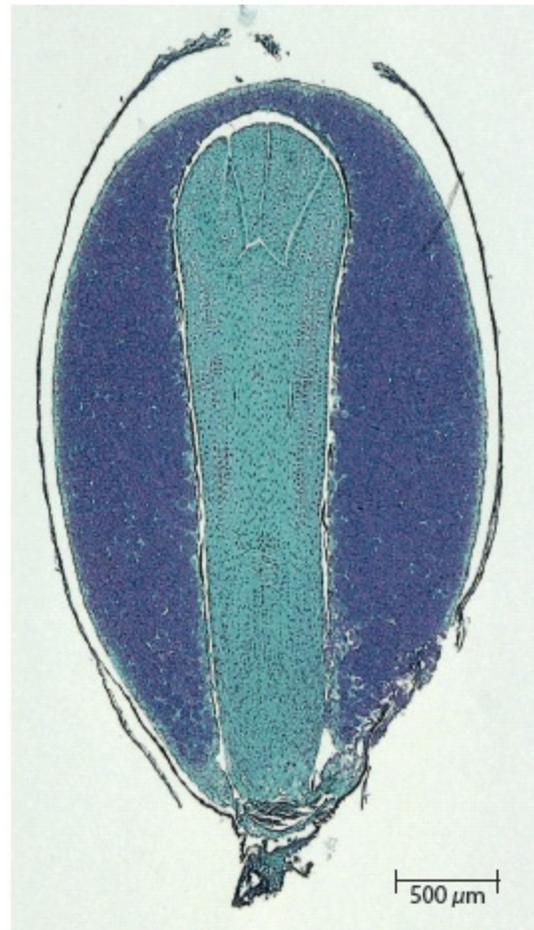
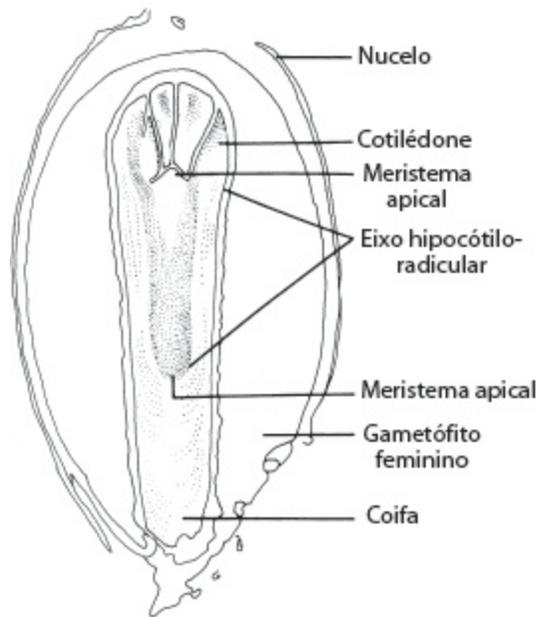


**18.23 Fecundação em *Pinus*.** A fecundação ocorre quando um núcleo do gameta masculino se une ao núcleo da oosfera. O núcleo do segundo gameta masculino (embaixo) não é funcional e acaba se desintegrando.

Um dos mais interessantes grupos de coníferas é a família Araucariaceae, cujos membros atuais ocorrem naturalmente apenas no hemisfério sul. A família atingiu sua maior diversidade nos períodos Jurássico e Cretáceo, entre 200 e 65 milhões de anos, mas tornou-se extinta no hemisfério norte no Cretáceo Superior. Apenas três gêneros sobreviveram – *Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia* – que são os atualmente conhecidos. *Wollemia* foi descoberta em 1994, em um cânion a 150 km de Sydney, Austrália (Figura 18.29). Pouco mais de 40 árvores foram encontradas em dois pequenos bosques, o que faz da *Wollemia nobilis* uma das plantas mais raras do mundo. Uma espécie de *Araucaria*, chamada pinheiro-do-paraná, é uma das madeiras mais valiosas na América do Sul. Algumas espécies da *Araucaria*, tais como *A. araucana*, do Chile, e *A. heterophylla*, são frequentemente cultivadas onde o clima é ameno (Figura 18.30). As plântulas de *Araucaria heterophylla* também são cultivadas para ornamentação de interiores.

Outro grupo interessante de coníferas é a família das sequoias e seus parentes (anteriormente colocada na família Taxodiaceae, agora é incluída na família Cupressaceae). As madeiras dessa família são encontradas no Triássico, e vários fósseis (folhas e estróbilos) datam do Jurássico Médio (185 a 165 milhões de anos). Essas coníferas são representadas atualmente por espécies muito distantes geograficamente, que são remanescentes de populações que tinham uma distribuição muito ampla durante o período Terciário (Figura 18.31). Uma das mais notáveis destas espécies é a sequoia, *Sequoia sempervirens*, a planta atual mais alta. A famosa *Sequoiadendron giganteum*, conhecida como grande-árvore ou *big tree* pelos norte-americanos (Figura 18.32), forma bosques espetaculares e amplamente dispersos nas encostas ocidentais de Sierra Nevada na Califórnia (EUA). Os ciprestes (*Taxodium distichum*) do sudeste dos EUA e do México (Figura 18.33) também

pertencem a essa família.



**18.24 Semente de *Pinus*, em seção longitudinal.** O envoltório rígido que protege a semente (aqui removido) e o embrião representam duas gerações esporofíticas ( $2n$ ) sucessivas, com uma geração gametofítica entre elas. Um resíduo do nucelo (megasporângio) forma um envoltório papiráceo em torno do gametófito.



A



B

**18.25 Abetos e lariços.** Essas plantas representam dois gêneros de Pinaceae. **A.** Abeto-balsâmico (*Abies balsamea*) com estróbilos ovulados. Os estróbilos eretos, que têm de 5 a 10 cm de comprimento, não caem inteiros no chão, como os de *Pinus*. Em vez disso, esses estróbilos desmancham-se quando ainda estão presos nos ramos e liberam as sementes aladas. **B.** Lariço-europeu (*Larix decidua*), cujas folhas aciculares crescem isoladamente tanto nos ramos longos como nos ramos curtos e estão dispostas espiraladamente. Diferentemente da maioria das coníferas, os lariços são decíduos, ou seja, eles perdem suas folhas ao final de cada estação de crescimento.



**18.26 Ciprestes.** Nos estróbilos subglobosos dos ciprestes, as escamas estão agrupadas compactamente, como nesse *Cupressus go-veniana*. As pequenas árvores desta espécie – com somente cerca de 6 m de altura na maturidade – são extremamente endêmicas e encontradas, apenas, próximo a Monterey, Califórnia

(EUA).



**18.27 Junípero.** O junípero-comum (*Juniperus communis*) tem estróbilos ovulados esféricos (gálbulas) como os de ciprestes, mas no junípero as escamas são carnosas e fundidas. Essas estruturas maduras são popularmente chamadas cerejas-de-junípero e dão ao gim seu sabor e aroma característicos.

Como a maioria dos gêneros atuais desse grupo, *Metasequoia* (Figura 18.31) era muito mais amplamente distribuída no período Terciário do que é agora (Figura 18.34). *Metasequoia* tinha ampla distribuição na Eurásia e era a conífera mais abundante no ocidente e na região ártica da América do Norte do período Cretáceo Superior até o Mioceno (há cerca de 90 a 15 milhões de anos). Ela sobreviveu no Japão e leste da Sibéria até uns poucos milhões de anos atrás. O gênero *Metasequoia* foi primeiro descrito de um material fóssil pelo paleobotânico japonês Shigeru Miki em 1941 (Figura 18.31). Três anos mais tarde, o engenheiro florestal chinês Tsang Wang, visitando a remota província Sichuan na região centro-sul da China, descobriu uma enorme árvore de um tipo que nunca havia visto antes. Os nativos da área tinham construído um templo no entorno da base da árvore. Tsang coletou amostras das acículas e dos estróbilos da árvore e as estudou, revelando que o fóssil *Metasequoia* havia “voltado à vida”. Em 1948, o paleobotânico Ralph Chaney, da Universidade de Califórnia em Berkeley (EUA), liderou uma expedição ao longo do Rio Yangtze e pelas três cadeias de montanhas até os vales onde as *Metasequoia* estavam crescendo, os últimos remanescentes da outrora grande floresta de *Metasequoia*. Em 1980, ainda existiam no vale das metassequoias cerca de 8.000 a 10.000 árvores e, destas, cerca de 5.000 tinham diâmetros superiores a 20 cm. Infelizmente, as árvores não estavam se reproduzindo lá, porque as sementes estavam sendo colhidas para cultivo e porque não havia um *habitat* adequado, no qual as plântulas pudessem se estabelecer. Entretanto, como milhares de sementes foram amplamente distribuídas, esse fóssil vivo pode agora ser visto crescendo em parques e jardins em todo o mundo.

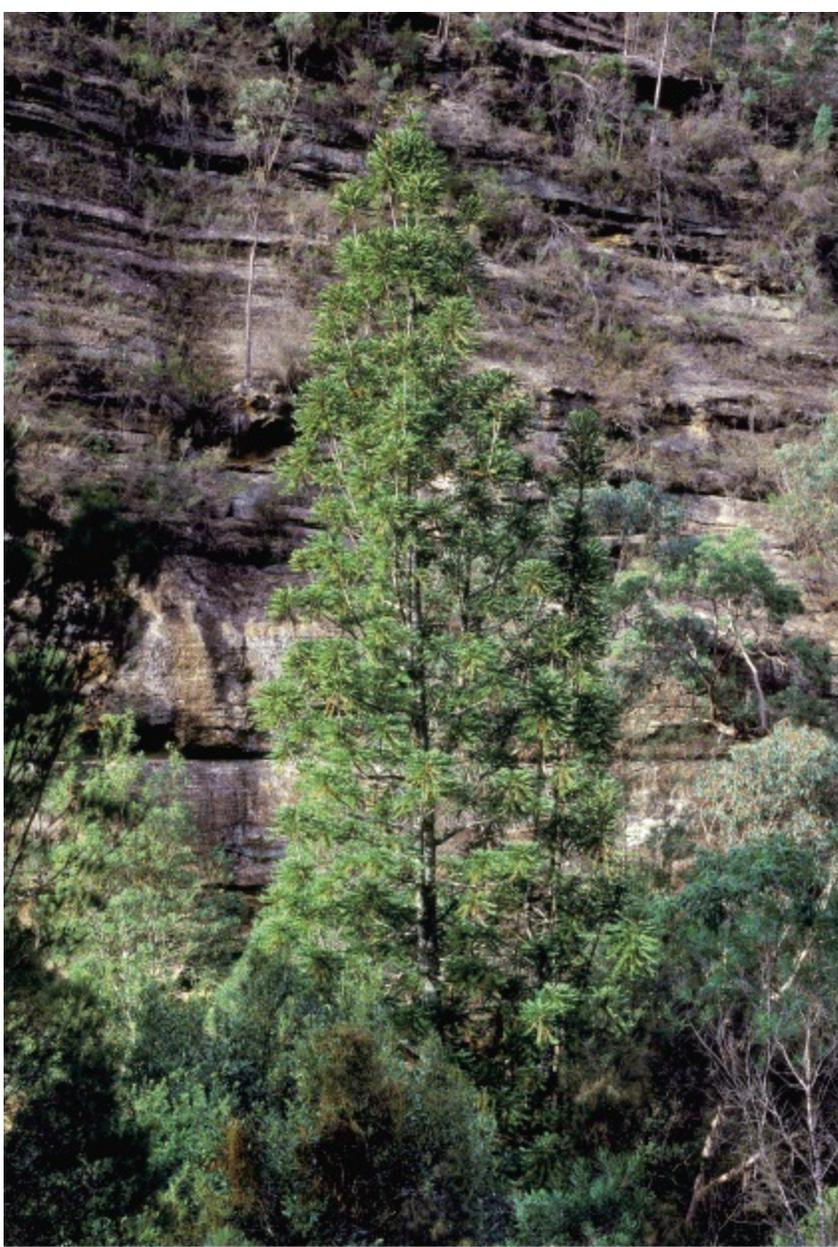


A



B

**18.28 Teixo.** As coníferas da família do teixo (Taxaceae) têm sementes envoltas por uma estrutura em forma de taça carnosa – o arilo. Os arilos atraem pássaros e outros animais, que os comem, dispersando, assim, as sementes. **A.** Membros do gênero *Taxus*, os teixos, que ocorrem no hemisfério norte, produzem estruturas ovuladas carnosas e vermelhas. **B.** Os esporofilos e os microsporângios dos estróbilos que portam pólen em um teixo. Os estróbilos ovulados e os que portam pólen são encontrados em indivíduos diferentes. As folhas e as sementes dos teixos contêm substâncias tóxicas e representam uma importante causa de envenenamento de crianças nos EUA, embora casos fatais sejam extremamente raros.



A



B



C

**18.29 Pinheiro-de-wollemia.** Membro da família Araucariaceae, a mais rara das plantas – *Wollemia nobilis* – cresce em uma floresta tropical com muitas árvores sempre-verdes, emergindo dela como uma árvore alta (mais de 40 m de altura). **A.** A árvore mais alta dessa espécie, conhecida por King Billy, cresce em um profundo cânion de rocha sedimentar em Blue Mountains, no nordeste de Sydney, Austrália. **B.** Estróbilos ovulados, esféricos, aparecem acima dos estróbilos masculinos (portando pólen), os quais se mostram pendurados e voltados para baixo. **C.** Dois ramos com folhas dispostas em quatro fileiras.

## Outros filios de gimnospermas atuais | Cycadophyta, Ginkgophyta e Gnetophyta

### As cicadófitas pertencem ao filo Cycadophyta

Os outros grupos de gimnospermas atuais são notavelmente distintos e têm pouquíssimas semelhanças entre si. Entre eles está o filo Cycadophyta, as cicadófitas, que são plantas semelhantes às palmeiras, encontradas em regiões tropicais e subtropicais. Essas plantas únicas, que apareceram há pelo menos 250 milhões de anos durante o período Permiano, eram tão numerosas na era Mesozoica que, juntamente com as Bennettitales, superficialmente similares a elas, deram a esse período o nome de “Era das cicadófitas e dos dinossauros”. As cicadófitas atuais compreendem 11 gêneros, com cerca

de 300 espécies. *Zamia integrifolia*, encontrada comumente nos bosques arenosos da Flórida, é a única cicadófito nativa dos EUA (Figura 18.35).

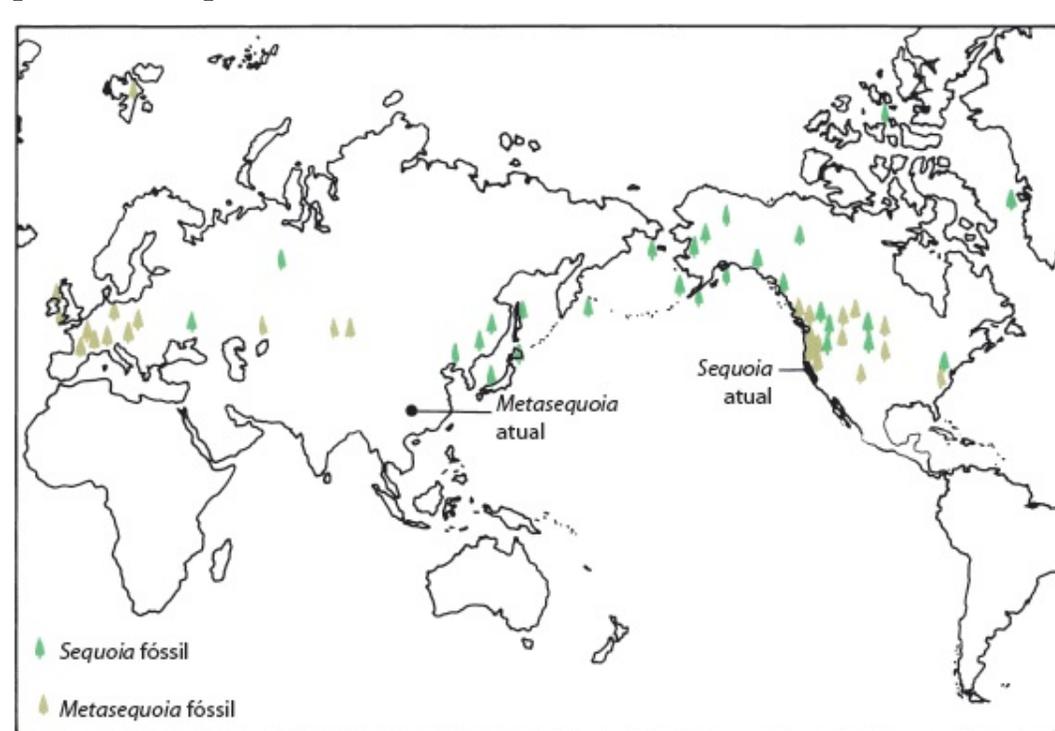
A maioria das cicadófitas são plantas bem grandes; algumas alcançam 18 m ou mais de altura. Muitas têm tronco distinto, o qual é densamente coberto pelas bainhas das folhas que caíram. As folhas funcionais apresentam-se agrupadas no ápice do caule; lembram, assim, palmeiras. (De fato, o nome popular para algumas cicadófitas é “palmeira-de-sagu”.) Diferentemente das palmeiras, entretanto, as cicadófitas apresentam um crescimento secundário verdadeiro, ainda que muito vagaroso, a partir de um câmbio vascular; a porção central de seus troncos consiste em uma grande medula. As cicadófitas são frequentemente muito tóxicas, contendo grandes quantidades de compostos neurotóxicos e carcinogênicos. Todas as cicadófitas formam raízes que crescem para cima e que se ramificam dicotomicamente próximo à superfície do solo. Por causa da sua semelhança com os corais marinhos, essas raízes são chamadas raízes coraloides. As células corticais das *raízes coraloides* abrigam a cianobactéria *Anabaena cycadeae*, que fixa nitrogênio da atmosfera e, possivelmente, contribui com substâncias nitrogenadas para a planta hospedeira.



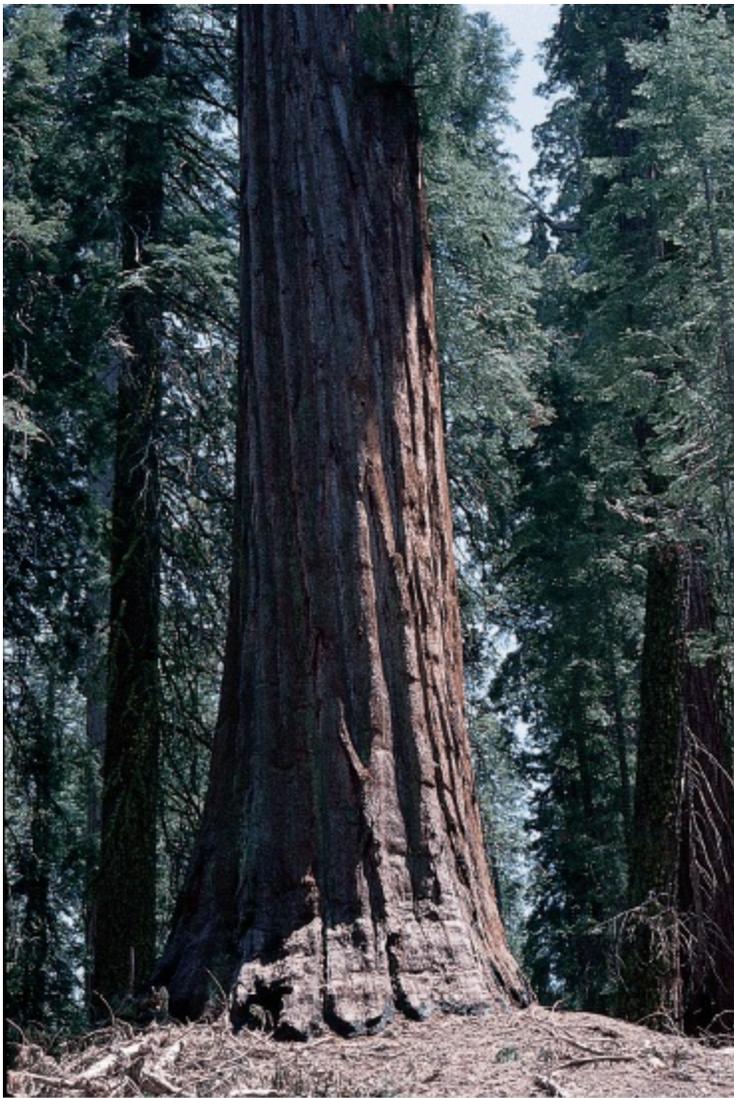
**18.30 Pinheiro nativo da ilha de Norfolk.** *Araucaria heterophylla*, membro da família Araucariaceae, é nativa da Ilha de Norfolk no sul do Oceano Pacífico, onde cresce atingindo 60 m de altura, ou mais.

As unidades reprodutivas das cicadófitas são folhas relativamente de menor tamanho com esporângios inseridos, as quais são livres ou densamente agrupadas em estruturas semelhantes a estróbilos próximos ao ápice da planta. Os estróbilos microsporangiaados e ovulados crescem em plantas diferentes (Figura 18.36). Os tubos polínicos formados pelos microgametófitos de cicadófitas são tipicamente não ramificados ou apenas pouco ramificados. Na maioria das cicadófitas, o crescimento do tubo polínico resulta em uma destruição significativa do tecido nucelar. Antes da fecundação, a extremidade basal do microgametófito dilata-se e alonga-se, levando o gameta masculino próximo às oosferas. A extremidade basal então se rompe e os gametas masculinos multiflagelados liberados nadam até as oosferas (Figura 18.37). Cada microgametófito produz dois gametas masculinos.

O papel dos insetos na polinização das cicadófitas é especialmente importante. Besouros de vários grupos taxonômicos são frequentemente encontrados associados aos estróbilos masculinos, e, com menor frequência, aos estróbilos femininos, dos membros de vários gêneros de cicadófitas. Por exemplo, os gorgulhos (família Curculionidae) do gênero *Rhopalotria* passam todo seu ciclo de vida sobre e no interior dos estróbilos masculinos de *Zamia* e também visitam os estróbilos femininos. Os besouros comedores de pólen, embora não os gorgulhos, certamente estiveram presentes durante toda a história das cicadófitas. Parece razoável admitir que tenha havido uma longa relação entre os membros dos dois grupos. Atualmente, considera-se que as cicadófitas sejam quase que totalmente polinizadas por insetos.



**18.31 Ramos fósseis de *Metasequoia*.** O fóssil mostrado aqui tem cerca de 50 milhões de anos. O mapa ao lado mostra a distribuição geográfica de alguns membros atuais e fósseis da família das sequoias (Cupressaceae).



**18.32 Sequoiadendron.** As sequoias (*Sequoiadendron giganteum*) da encosta oeste de Sierra Nevada na Califórnia (EUA) são as maiores gimnospermas. O maior espécime, conhecido por *General Sherman sequoia* (sequoia-do-general-sherman), tem mais de 80 m de altura e estima-se que pese pelo menos 2.500 toneladas. O maior dos animais atuais, a baleia-azul, não se compara a isso. As baleias azuis raramente excedem 35 m de comprimento e 180 toneladas de peso.



**18.33 Cipreste-calvo.** O cipreste *Taxodium distichum* é um membro decíduo da família Cupressaceae, que cresce nos pântanos do sudeste dos EUA. Como o lariço, essa é uma das poucas coníferas que perde suas folhas (na realidade, ramos com folhas) ao final de cada estação de crescimento. Nesta fotografia obtida no outono, as folhas começaram a mudar de cor. A *Tillandsia usneoides* (musgo-espanhol), que é uma angiosperma parente do abacaxi, pode ser vista como massas pendentes dos ramos desses ciprestes.

## **Ginkgo biloba é o único membro atual do filo Ginkgophyta**

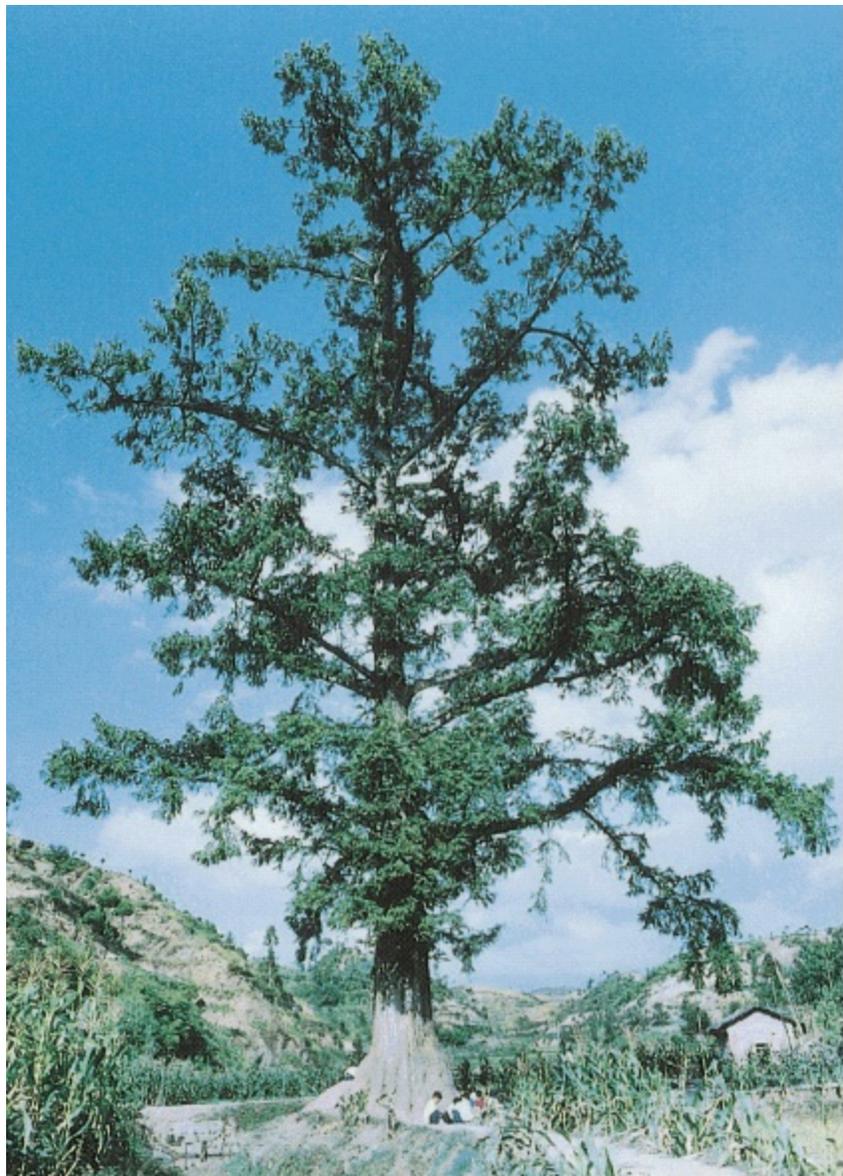
*Ginkgo biloba* é facilmente reconhecida pelas suas folhas em forma de leque ou ventarola, com seus padrões de venação abertos, dicotomicamente ramificados (fucados) (Figura 18.38). É uma árvore atrativa, imponente e de crescimento lento, podendo alcançar 30 m ou mais de altura. As folhas dos numerosos ramos curtos, de crescimento lento, são quase inteiras, enquanto aquelas dos ramos longos e das plântulas são, em geral, profundamente lobadas. Diferentemente da maioria das outras gimnospermas, *Ginkgo* é decídua e suas folhas ficam com uma bonita cor dourada antes de caírem no outono.

*Ginkgo biloba* é o único sobrevivente atual de um gênero que pouco mudou por mais de 150 milhões de anos e o único membro vivo do filo Ginkgophyta. As espécies atuais compartilham características com outros gêneros de gimnospermas, que remontam ao período Permiano Inferior, há cerca de 270 milhões de anos. Provavelmente não há nenhuma população natural de *Ginkgo* em nenhuma parte do mundo, mas a árvore foi preservada nos pátios de templos na China e Japão. Introduzida em outras partes do mundo, ela tem sido um importante componente de parques e jardins

de regiões temperadas do mundo por aproximadamente 200 anos. *Ginkgo* é especialmente resistente à poluição aérea e por isso é comumente cultivada em parques urbanos e ao longo de ruas.

Como as cicadófitas, os óvulos e os microsporângios de *Ginkgo* crescem em indivíduos diferentes. Os óvulos de *Ginkgo* ocorrem aos pares na extremidade de ramos curtos e amadurecem no outono, produzindo sementes com um envoltório carnoso (Figura 18.38B). A porção carnosa em putrefação do envoltório da semente de ginkgo causa repulsa pelo seu odor fétido, que se deve, principalmente, à presença dos ácidos butanoico e hexanoico. Esses são os mesmos ácidos graxos encontrados na manteiga rançosa e no queijo gorgonzola. Por essa razão, a planta masculina é preferida para o plantio em parques e ruas. No entanto, a amêndoa da semente (*i. e.*, o tecido do megagametófito e o embrião) tem um sabor de peixe e é uma iguaria apreciada na China e no Japão.

Em *Ginkgo*, a fecundação no interior dos óvulos pode não ocorrer até que eles sejam liberados de sua árvore parental. Como em cicadófitas, o microgametófito forma um sistema haustorial muito ramificado, que se desenvolve de um tubo polínico inicialmente não ramificado (Figura 18.11). O crescimento do tubo polínico no interior do nucelo é estritamente intercelular, sem nenhum dano aparente nas células adjacentes ao nucelo. Ao final, a extremidade basal deste sistema se desenvolve em uma estrutura saculiforme que, na maturidade, contém dois grandes gametas masculinos multiflagelados. A ruptura da porção saculiforme do tubo polínico libera esses gametas que nadam até as oosferas dos arquegônios\*, no interior do megagametófito no óvulo.



**18.34 Metasequoia.** Esse indivíduo de *Metasequoia glyptostroboides* mostrado aqui cresce na província de Hubei, na China central e tem mais de 400 anos de idade.



**18.35 Zamia integrifolia.** Plantas masculinas e femininas de *Zamia integrifolia*, a única espécie de cicadófito nativa dos EUA. Os caules são totalmente ou em grande parte subterrâneos e, juntamente com as raízes de reserva, eram utilizados pelos americanos nativos como alimento e fonte de amido. Os dois grandes estróbilos cinza, em primeiro plano, são ovulados; os estróbilos menores e marrons são microsporangia.

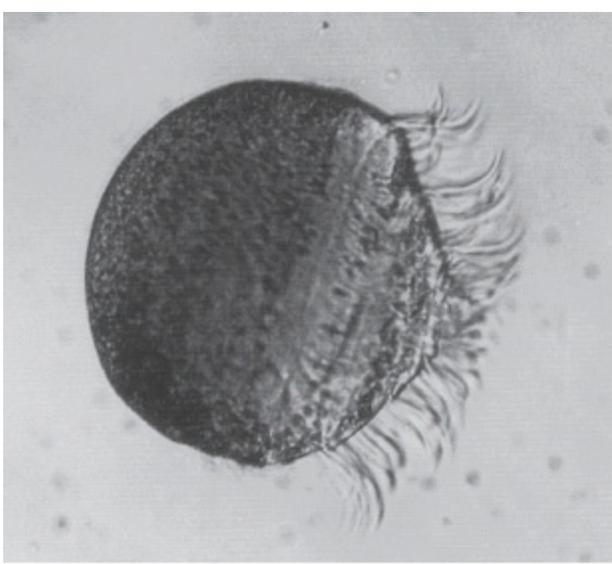


A



B

**18.36 Cicadófitas.** A. *Encephalartos ferox*, uma cicadófito nativa da África. É mostrada aqui, uma planta feminina com estróbilos ovulados. B. Uma planta feminina de *Cycas siamensis*. Nesse gênero, as sementes nascem ao longo das margens dos megasporofilos coriáceos.



**A**

100 μm



**B**

100 μm

**18.37 Gameta masculino de cicadófitas.** A reprodução sexuada em cicadófitas e *Ginkgo* é incomum por combinar anterozoides com tubos polínicos. **A.** O anterozoide da cicadófitas *Zamia pumila*, mostrado aqui, nada graças aos flagelos, cujo número é estimado em 40.000. **B.** Os anterozoides são transportados para as vizinhanças das oosferas por meio de um tubo polínico (ver Figura 18.11).



A



B

**18.38 *Ginkgo biloba*.** **A.** O nome popular da árvore de ginkgo em inglês é *maidenhair tree*, que significa “árvore-avenca”, e foi dado devido à semelhança entre suas folhas com os folíolos de pteridófito avenca (*Adiantum*). **B.** Folhas e sementes carnosas de *Ginkgo* inseridas em ramos curtos.



A



B



C

**18.39 Gnetum.** As folhas grandes e coriáceas da gnetófito tropical *Gnetum* lembram as de certas eudicotiledôneas. As espécies de *Gnetum* são arbustos ou trepadeiras lenhosas, que crescem em florestas tropicais ou subtropicais. **A.** Inflorescência megasporangiada e folhas de *Gnetum gnemon*. **B.** Inflorescência microsporangiada, folhas e (**C**) sementes carnosas com folhas de *Gnetum urens*, fotografadas na Guiana Francesa.

Foi recentemente descoberto que *Ginkgo* abriga uma alga verde, *Coccomyxa*. Dentro das células hospedeiras viáveis de *Ginkgo*, a alga existe em um estado imaturo considerado precursor: nem o núcleo nem as mitocôndrias são discerníveis e o cloroplasto parece ser não funcional; no cloroplasto regiões elétron-densas difusas marcam estruturas semelhantes às membranas dos tilacoides. Algas maduras, com características eucarióticas e um cloroplasto funcional, são sempre e exclusivamente encontradas em células do hospedeiro que estão morrendo. Esta associação entre as algas e *Ginkgo* foi encontrada em tecidos de plantas da Ásia, Europa e América do Norte.

## O filo Gnetophyta tem membros com características semelhantes às angiospermas

As gnetófitas compreendem três gêneros atuais – *Gnetum*, *Ephedra* e *Welwitschia* – com cerca de 75 espécies de gimnospermas pouco comuns. *Gnetum*, um gênero com cerca de 35 espécies, consiste em árvores e trepadeiras com folhas grandes e coriáceas, que lembram muito aquelas das

eudicotiledôneas (Figura 18.39). *Gnetum* é encontrado nos trópicos úmidos.

A maioria das quase 40 espécies de *Ephedra* é constituída por arbustos profusamente ramificados com folhas inconspícuas, pequenas e escamiformes (Figura 18.40). Com suas folhas pequenas e caules aparentemente articulados, *Ephedra* lembra *Equisetum*. A maioria das espécies de *Ephedra* habita regiões áridas e desérticas do mundo.

*Welwitschia*, com somente uma espécie – *Welwitschia mirabilis* – é provavelmente a planta vascular mais bizarra (Figura 18.41). A maior parte da planta fica enterrada em solo arenoso. A parte exposta consiste em um disco côncavo, maciço e lenhoso, o qual tipicamente produz apenas duas folhas em forma de fita que se fendem longitudinalmente com a idade. Algumas plantas produzem uma ou duas folhas adicionais. Os ramos com estróbilos crescem de um tecido meristemático na margem do disco. *Welwitschia* cresce na costa desértica do sudoeste da África, em Angola, Namíbia e África do Sul.

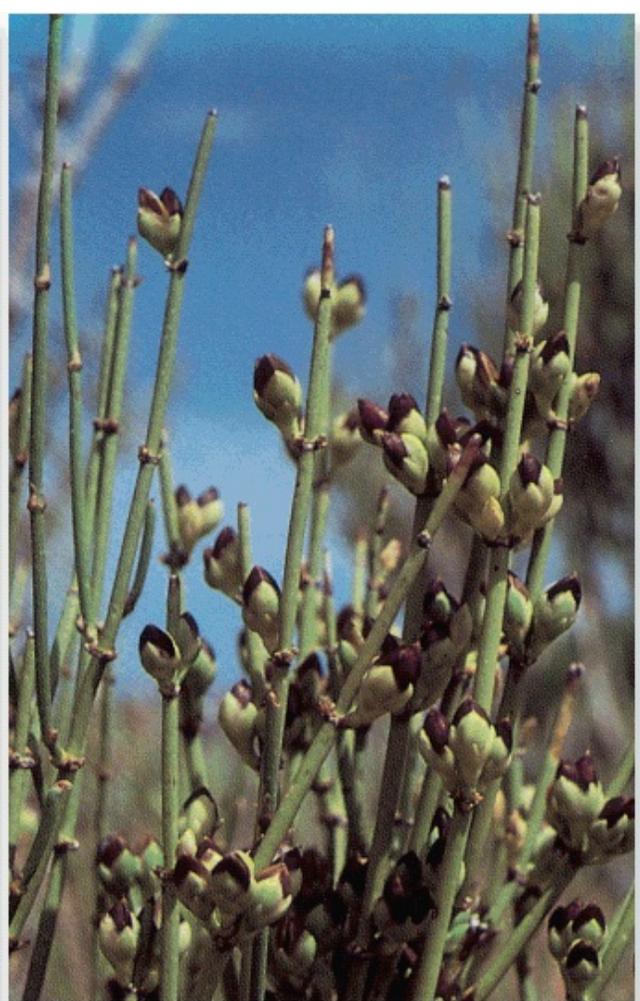
Embora os gêneros de Gnetophyta sejam claramente relacionados uns com os outros e apropriadamente agrupados (estudos moleculares sustentam fortemente que as gnetófitas sejam monofiléticas, com *Ephedra* sendo basal e *Gnetum* e *Welwitschia*, derivadas), eles diferem enormemente em suas características. Esses gêneros, entretanto, têm muitas características semelhantes às das angiospermas, tais como as similaridades de seus estróbilos com algumas inflorescências (agrupamento de flores) de angiospermas, a presença de elementos de vasos muito similares em seus xilemas e a ausência de arquegônios em *Gnetum* e *Welwitschia*. (As análises atuais favorecem a ideia de que as duas últimas características, embora semelhantes àquelas de angiospermas, derivaram independentemente em gnetófitas e angiospermas.) O megagametófito maduro de *Ephedra*, semelhante ao dos pinheiros, tipicamente contém dois a três arquegônios.



A



B



C



D

**18.40 *Ephedra*.** Dos três gêneros atuais de Gnetophyta, *Ephedra* é o único encontrado nos EUA. **A.** Um arbusto masculino de *Ephedra viridis*, na Califórnia. É um arbusto densamente ramificado com folhas escamiformes, como outros membros do gênero. **B.** Estróbilo microsporangiado de *E. viridis*. Observe as folhas escamiformes do caule. **C.** Planta feminina de *E. viridis* com sementes. **D.** *Ephedra trifurca*, no Arizona, com estróbilos microsporangiadados.

Como foi visto nos pinheiros e na maioria das outras gimnospermas, somente um dos gametas masculinos, ou seja, apenas um dos núcleos dos gametas produzidos pelo grão de pólen em germinação é funcional; um núcleo de um dos gametas fecunda o núcleo da oosfera e o outro núcleo (do outro gameta) degenera. Em 1990, observou-se que a dupla fecundação – definida como dois eventos de fecundação em um único megagametófito por dois gametas de um único grão de pólen – ocorre em *Ephedra* e *Gnetum*. Em *Ephedra*, a oosfera de cada arquegônio contém dois núcleos femininos, o núcleo da oosfera e um núcleo-irmão, o núcleo da célula ventral do canal. Cada

microgametófito de *Ephedra* produz um único gameta masculino binucleado. Quando o pólen chega ao arquegônio, um dos núcleos fecunda o núcleo da oosfera e o outro pode fundir-se com o núcleo da célula ventral do canal. (Um fenômeno similar foi relatado em *Pseudotsuga menziesii*.) Em *Gnetum*, cada tubo polínico também contém um único gameta masculino binucleado. Dupla fecundação ocorre quando cada um dos dois núcleos liberados pelo tubo polínico se une, em separado, com um núcleo feminino indiferenciado, dentro do megagametófito de núcleos livres. Desse modo, a dupla fecundação, anteriormente considerada exclusiva das angiospermas, pode realmente ter ocorrido em *Gnetum* e *Ephedra*, embora não seja a norma em *Ephedra*. Diferentemente das plantas com flores, nas quais a dupla fecundação produz um tecido especializado para a nutrição do embrião chamado endosperma (além do embrião), o evento da segunda fecundação em *Ephedra* (e também em *Gnetum*) produz um embrião extra, que por fim é abortado. Como em todas as gimnospermas, também em *Ephedra* e *Gnetum*, um megagametófito grande fornece a nutrição do embrião em desenvolvimento no interior da semente.

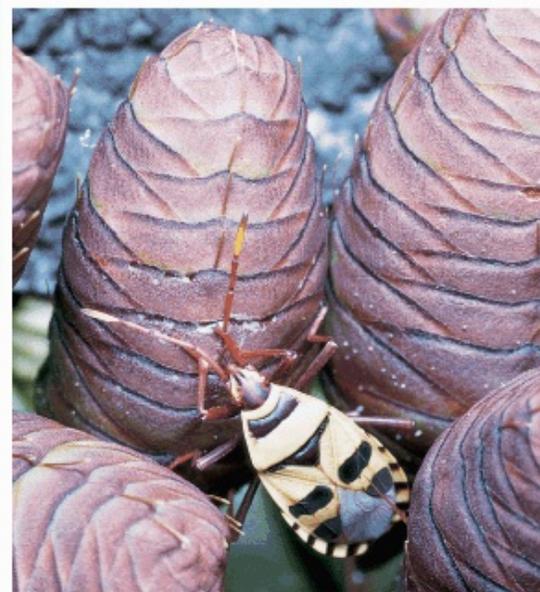
Nenhuma das gnetófitas atuais poderia ser um ancestral de qualquer angiosperma – cada um dos três gêneros atuais de gnetófitas apresenta suas próprias especializações peculiares. É interessante que as estruturas reprodutivas de pelo menos algumas espécies de todos os três gêneros de gnetófitas produzam néctar e sejam visitadas por insetos. A polinização pelo vento é claramente importante – pelo menos em *Ephedra* – mas os insetos também desempenham um papel importante na polinização dessas plantas.



A



B



C

**18.41 Welwitschia.** A gnetófita *Welwitschia mirabilis* é encontrada apenas no Deserto da Namíbia e regiões

adjacentes no sudoeste da África. *Welwitschia* tipicamente produz apenas duas folhas, que continuam a crescer pelo resto da vida da planta. Com a continuidade do crescimento, as folhas fendem-se no ápice e partem-se longitudinalmente; desse modo, as plantas mais velhas parecem ter numerosas folhas. **A.** Uma grande planta produzindo sementes. **B.** Estróbilos microsporangeados. **C.** Estróbilos ovulados; o inseto é um besouro sugando seiva do estróbilo. *Welwitschia* é dioica (ver Capítulo19).

---

## RESUMO

As plantas com sementes consistem em cinco filos com representantes atuais. Um desses é representado pelas extraordinariamente bem-sucedidas angiospermas (filo Anthophyta). Os quatro filos restantes são comumente agrupados como gimnospermas.

### A semente desenvolve-se a partir de um óvulo

As sementes com suas grandes características de sobrevivência deram às plantas que as produzem a mais importante vantagem seletiva. Os pré-requisitos do hábito seminífero incluem heterosporia; retenção de um único megásporo; desenvolvimento de um embrião ou esporófito jovem, no interior de um megagametófito; e tegumentos. Todas as sementes consistem em um embrião, alimento armazenado e envoltório derivado do(s) tegumento(s). Nas gimnospermas, o alimento armazenado da semente é disponibilizado pelo megagametófito haploide. Além da produção de sementes, todas as plantas com sementes apresentam megafilos.

### As plantas com sementes muito provavelmente se originaram das progimnospermas

As estruturas semelhantes a sementes mais antigas que se conhece ocorrem no estrato do período Devoniano Superior, com cerca de 365 milhões de anos. Um possível progenitor das gimnospermas e das angiospermas é representado pelas progimnospermas, um grupo extinto de plantas vasculares sem sementes do Paleozoico. Entre os principais grupos extintos de gimnospermas estão as Pteridospermales (pteridófitas com sementes), um grupo diverso e artificial, e as Bennettitales ou cicadoídeas, que apresentam folhas semelhantes às das cicadófitas, mas estruturas reprodutivas muito diferentes.

### Todas as gimnospermas têm o mesmo ciclo de vida básico

As gimnospermas atuais compreendem quatro filos: Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta e Gnetophyta. Seus ciclos de vida são essencialmente similares: uma alternância de gerações heteromorfas com esporófitos grandes e independentes, e gametófitos bastante reduzidos. Os óvulos (megasporângios mais tegumentos) ficam expostos nas superfícies dos megasporofilos ou estruturas análogas. Na maturidade, o megagametófito da maioria das gimnospermas é uma estrutura multicelular com vários arquegônios. Os microgametófitos desenvolvem-se no interior dos grãos de pólen. Os anterídios estão ausentes em todas as plantas com sementes. Nas gimnospermas, os gametas masculinos formam-se diretamente a partir da célula gametogênica ou espermatogênica. Exceto em cicadófitas e *Ginkgo*, que têm gametas flagelados, os gametas masculinos das plantas com sementes são imóveis.

### A polinização e a formação do tubo polínico eliminam a necessidade de água para o gameta masculino alcançar a oosfera

Nas plantas com sementes, a água não é necessária para que o gameta masculino alcance as oosferas, como o é para as plantas vasculares sem sementes. Em vez disso, os gametas masculinos são transportados até as oosferas por uma combinação de polinização e formação do tubo polínico. A polinização em gimnospermas é a transferência de pólen do microsporângio para o megasporângio (nucelo). A fecundação ocorre quando um dos gametas do microgametófito (grão de pólen germinado) se une à oosfera, que na maioria das gimnospermas está localizada no arquegônio. O segundo gameta masculino aparentemente não tem função (exceto em *Gnetum* e *Ephedra*) e desintegra-se. Após a fecundação nas plantas com sementes, cada óvulo desenvolve-se em uma semente. De modo geral, a semente é um óvulo maduro contendo um embrião.

**Tabela-resumo** Filos de gimnospermas com representantes atuais

Filo	Gênero(s) representativo(s)	Tipo de elemento(s) traqueal(is)	Produz gametas masculinos móveis?	O tubo polínico é o verdadeiro transportador de gametas masculinos?	Tipo de folhas produzidas	Outras características
Coniferophyta (coníferas)	<i>Abies</i> , <i>Picea</i> , <i>Pinus</i> e <i>Tsuga</i>	Traqueídes	Não	Sim	Em sua maioria, aciculares ou escamiformes	Estróbilos ovulados e microsporangiados na mesma planta; estróbilos ovulados compostos; acículas de <i>Pinus</i> em fascículos
Cicadophyta (cicadófitas)	<i>Cycas</i> e <i>Zamia</i>	Traqueídes	Sim	Não	Semelhantes às palmeiras	Estróbilos ovulados e microsporangiados simples e em plantas separadas
Ginkgophyta (ginkgófitas)	<i>Ginkgo</i>	Traqueídes	Sim	Não	Em forma de leque	Óvulos e microsporângios em plantas separadas; sementes com envoltório carnosos
Gnetophyta (gnetófitas)	<i>Ephedra</i> , <i>Gnetum</i> e <i>Welwitschia</i>	Traqueídes e elementos de vaso	Não	Sim	<i>Ephedra</i> : folhas escamiformes pequenas; <i>Gnetum</i> : folhas relativamente largas, coriáceas, dispostas aos pares; <i>Welwitschia</i> : duas enormes folhas em forma de fitas	Estróbilos ovulados e microsporangiados compostos, crescendo em plantas separadas, exceto em algumas espécies de <i>Ephedra</i> ; apresenta características semelhantes às de coníferas e de angiospermas; folhas em pares opostos

### Há quatro filios de gimnospermas com representantes atuais

As coníferas (filo Coniferophyta) são o maior e mais amplamente distribuído filo de gimnospermas atuais, com cerca de 70 gêneros e aproximadamente 630 espécies. Elas dominam muitas comunidades vegetais em todo o mundo, com pinheiros, abetos, píceas e outras árvores conhecidas, em amplas faixas do Hemisfério Norte. As cicadófitas atuais (filo Cycadophyta) consistem em 11 gêneros e aproximadamente 300 espécies, na sua maioria tropical, mas estão mais afastadas do equador, em regiões mais quentes. As cicadófitas são plantas semelhantes às palmeiras, com troncos e crescimento secundário lento. Existe somente uma espécie atual do filo Ginkgophyta, *Ginkgo biloba*, que é encontrada apenas sob cultivo. Os três gêneros do filo Gnetophyta apresentam características de coníferas e angiospermas (filo Anthophyta), tais como a similaridade de seus

estróbilos com algumas inflorescências de angiospermas, a presença de elementos de vasos similares em seus xilemas, a ausência de arquegônio em *Gnetum* e *Welwitschia* e a ocorrência de dupla fecundação em *Ephedra* e *Gnetum*.

---

## Autoavaliação

1. Um dos mais importantes avanços evolutivos nas progimnospermas foi o surgimento de um câmbio vascular bifacial. O que é um câmbio vascular bifacial e onde ele é encontrado afora o das progimnospermas?
2. De que forma as Bennettitales lembram as cicadófitas? Como elas diferem das cicadófitas?
3. O potencial para a poliembrionia ocorre duas vezes no ciclo de vida de um pinheiro (*Pinus*). Explique.
4. Tendo como modelo *Pinus*, faça um diagrama e dê nome aos componentes de cada um dos seguintes itens: um óvulo com um megagametófito maduro, um microgametófito maduro (grão de pólen germinado com gametas masculinos) e uma semente madura.
5. Existem evidências em cicadófitas e *Ginkgo* de que os primeiros tubos polínicos eram estruturas haustoriais e não verdadeiros transportadores de gametas masculinos. Explique.
6. Explique como os eventos da fecundação em *Ephedra* diferem daqueles em outras gimnospermas.

---

\* N.R.T.: As oosferas ficam dentro dos arquegônios e não diretamente dentro do megagametófito.