

POLINIZAÇÃO E DISPERSÃO.

BIOLOGIA DA REPRODUÇÃO

CONSIDERAÇÕES GERAIS

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

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

REPRODUÇÃO ASSEXUADA.

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

PROPAGAÇÃO VEGETATIVA.

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

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

AGAMOSPERMIA

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

REPRODUÇÃO SEXUADA.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

POLINIZAÇÃO.

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

POLINIZAÇÃO ABIÓTICA.

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

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

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

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

POLINIZAÇÃO BIÓTICA.

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

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

ATRAÇÃO VISUAL

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ODOR.

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

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

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

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

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

PÓLEN.

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

NÉCTAR.

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

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

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

ÓLEO.

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

ANIMAIS POLINIZADORES.

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

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

SÍNDROME DE CANTAROFILIA (POLINIZAÇÃO POR BESOUROS).

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

SÍNDROME DE MELITOFILIA (POLINIZAÇÃO POR ABELHAS).

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

SÍNDROME DE PSICOFILIA (POLINIZAÇÃO POR BORBOLETA).

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

SÍNDROME DE FALENOFILIA (POLINIZAÇÃO POR MARIPOSAS).

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

SÍNDROME DE MIOFILIA (POLINIZAÇÃO POR MOSCAS).

<p>Flor.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Antese diurna. 2. Odor fraco ou ausente. 3. Amarelas, brancas ou azuis. 4. Flores geralmente actinomorfas, abertas até tubulosas, geralmente com pouco néctar. 5. Flores pequenas, geralmente reunidas em inflorescências, órgãos sexuais escondidos. 6. Néctar e pólen geralmente acessíveis. 	<p>Mosca.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Vida diurna. 2. Olfato não bem desenvolvido. 3. Pode distinguir as cores, porém parece haver preferência por tons de amarelo. 4. Alimenta-se de néctar e pólen em pequena quantidade. 5. Paira sobre as flores por um certo tempo. 6. Probóscide geralmente curta, mas em alguns grupos pode atingir até 50 mm.
---	---

ADAPTAÇÕES FLORAIS DA SAPROMIOFILIA (POLINIZAÇÃO POR MOSCAS).

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

SÍNDROME DE QUIROPTEROFILIA (POLINIZAÇÃO POR MORCEGOS).

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

SÍNDROME DE ORNITOFILIA (POLINIZAÇÃO POR AVES).

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

DISPERSÃO.**CONSIDERAÇÕES GERAIS.**

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

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

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

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

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

ZOOCORIA.

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

A) INVERTEBRADOS.

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

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

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

B) VERTEBRADOS.

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

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

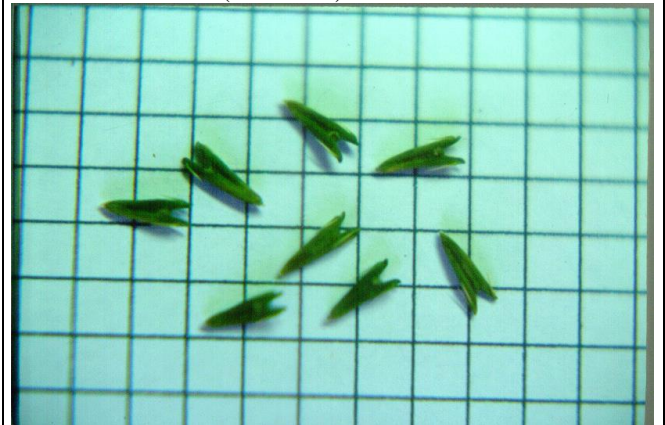
Ictiocoria: é a dispersão efetuada por peixes. Estes podem comer qualquer material botânico, inclusive frutos e sementes. Muitas palmeiras, espécies de *Inga* (Leguminosae) e diversas outras árvores à beira de rios produzem frutos ou sementes que podem ser comidos por peixes como o pacu, o tambaqui,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

Saurocoria: é a dispersão causada por répteis. Dentre os répteis modernos, somente alguns são vegetarianos: algumas tartarugas e uns poucos lagartos. Os répteis possuem maior sensibilidade para cores como a laranja e vermelho e têm o olfato desenvolvido. A síndrome de frutos de répteis é: têm cheiro, podem ser coloridos (laranja/vermelho) e nascem próximos ao solo ou caem quando maduros.

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



Ectozoocoria – Picão (Asteraceae) – Foto USP



Ectozoocoria – Guiné () – Foto USP

Ornitocoria: é a dispersão realizada por pássaros. Epizoocoria aqui é pouco desenvolvida estando praticamente limitada a diásporos de plantas aquáticas, pequenos e sem adaptações específicas, que são levados agarrados às patas ou plumagens de pássaros aquáticos. *Pisonia* (Nyctaginaceae) são árvores com frutos muito pegajosos, que podem se aderir a grandes pássaros e serem transportados por eles. Carrapichos de *Acaena* (Rosaceae) foram encontrados em pássaros migratórios em ilhas oceânicas.

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



Ornitocoria – Melão de são-caetano – (*Momordica* sp – Cucurbitaceae). Foto USP



Ornitocoria – Maracuja (*Passiflora* sp. – Passifloraceae) – Arilo e sementes – Foto USP

Na endozoocoria, podemos perceber uma síndrome de diásporos de pássaros. Estes têm olfato fraco ou nenhum olfato e são animais visuais. Podem trepar e voar, mas não têm dentes. A resposta das plantas a essas características é ter diásporos com: parte comestível atrativa; proteção externa contra deglutição prematura (estar verde ou ácido); uma porção interna contra a digestão da semente: testa dura ou endocarpo pétreo ou sementes com substâncias amargas ou tóxicas; cores chamativas quando maduro; ausência de cheiro (embora não seja impedimento quando presente); não caem da planta-mãe; ausência de lugar especial na planta-mãe; ausência de casca fechada e dura; frutos duros e as sementes expostas ou pendentes.

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

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

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

A sinzoocoria aqui é semelhante à que ocorre com pássaros. Ao contrário destes, porém, os mamíferos podem carregar grandes diásporos. Um caso interessante refere-se à da castanha-do-pará (*Bertholettia excelsa*, Lecythidaceae), estudada por Huber em 1910, onde se verificou que o fruto é aberto por grandes roedores (*Dasyprocta*), que comem o arilo e enterram as sementes. Outras Lecythidaceae e algumas palmeiras sofrem o mesmo processo.

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

Na endozoocoria adaptativa, as plantas apresentam diásporos adaptados aos mamíferos que têm olfato desenvolvido, dentes, mastigam bem, são grandes, raramente arbóreos e são geralmente noctívagos, não enxergando cores. As características dos diásporos comidos por mamíferos são: casca resistente, uma proteção mais evidente da semente contra destruição mecânica,

frequentemente associada à presença de substâncias tóxicas ou amargas, cheiro favorável à atração, não essencialidade da cor e grande tamanho em muitos casos. Como no caso dos répteis, a queda do fruto pode ser comum. A dispersão por mamíferos pode apresentar a desvantagem das sementes ficarem aglomeradas entre as fezes.

Diversos tipos de mamíferos podem atuar como agentes dispersores:

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



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

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

Muitos frutos tropicais dispersados por morcegos são também consumidos pelo homem, sendo grandes e

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

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



Anemocoria – *Gamphocarpus brasiliensis* (). Foto USP

ANEMOCORIA.

A anemocoria, dispersão pelo vento, não é primitiva nas Angiospermas, tendo sido adquirida ao longo da evolução. Pode ser importante pelas distâncias alcançadas mas é menos eficiente que a dispersão por animais. As distâncias percorridas pelos diásporos variam muito. Muller (1955) apresenta alguns dados (em Km) para diásporos de

plantas do hemisfério Norte: *Abies*, 7; *Pinus sylvestris* 2; *Betula* 1,6; *Acer*, 4; *Fraxinus excelsior*, 1/2; *Populus* 30; *Senecio congestus*, 200.

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

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

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

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

Diásporos-alados: as alas provêm os meios para o vôo planado ou, quando só de um lado, para propulsão dinâmica. Trepadeiras tropicais desenvolvem grandes sementes aladas, pois acima da copa há sempre turbulência que transporta as sementes. A ala em sementes pode ser a transformação da testa arilóide. Em outras é a expansão

lateral do funículo. Frutos com uma só ala são chamados de sâmara, comum em Leguminosae. Muitos frutos têm muitas alas que também resultam em diásporos rotativos. Frequentemente as alas são formadas por partes acessórias: perianto (*Triplaris surinamensis*, Polygonaceae), brácteas (*Tilia*) ou cálice (*Petrea volubilis*, Verbenaceae).

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

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

HIDROCORIA.

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

Enxurradas (ombro-hidrocoria): neste grupo encontramos plantas não especializadas, que têm seus diásporos levados por enxurradas a certa distância. A exposição à chuva é freqüentemente promovida por

higrocoria, isto é, a abertura dos frutos numa atmosfera úmida.

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

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

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

Em água marinha, o aparato flutuador tem que ser mais sofisticado desde que o substrato é muito mais agressivo e uma permanência mais longa nele é esperada. Uma camada impermeável protege o embrião. No coco-da-baía (*Cocos nucifera*, Palmae), o endocarpo realiza esta tarefa, enquanto que o mesocarpo fibroso serve para a flutuação e o endosperma líquido, uma provisão para o estabelecimento num litoral sem muita água fresca. Sementes de *Caesalpinia bonduc* (Leguminosae), parecidas com seixos, são extremamente duras e podem flutuar por anos, promovendo uma distribuição quase pantropical dessas espécies.

FENOLOGIA.

CONSIDERAÇÕES GERAIS.

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

cada fase), assim como sua sincronicidade ao nível populacional.

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

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

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

FATORES QUE INTERVÊM NOS PROCESSOS FENOLÓGICOS.

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

FATORES ENDÓGENOS.

São aqueles intrínsecos ao patrimônio genético da espécie.

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

Outras espécies podem viver no máximo dois anos, sendo denominadas espécies bianuais; incluídas aqui a cenoura (*Daucus carota*, Umbelliferae) e muitas plantas das tundras, que desenvolvem seu corpo vegetativo nos poucos meses de temperatura mais amena do 1º ano de vida,

suportam um período rigoroso de frio, para florescer, frutificar e lançar sementes no período ameno do 2º e último ano de vida.

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

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

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

FATORES EXÓGENOS.

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

Os mais importantes são: estresse hídrico, fotoperíodo (comprimento relativo do dia e noite), temperatura, fogo, sazonalidade e pressão seletiva nos

polinizadores. O estudo de como esses fatores atuam isoladamente ou associados nos padrões fenológicos de cada espécie será feito nos cursos de Fisiologia Vegetal e Ecologia Vegetal.

PRINCIPAIS PADRÕES DE FLORAÇÃO.

FLORAÇÃO SAZONAL.

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

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

Exemplos notáveis de espécies decíduas com floração sazonal são os ipês (*Tabebuia* spp., Bignoniaceae), os mulungus e suinãs (*Erythrina* spp., Leguminosae), as paineiras (*Chorisia speciosa*, Bombacaceae), as imbiruçus (*Pseudobombax* spp., Bombacaceae), todos exemplos tropicais. Nos climas temperados podemos citar numerosas rosáceas com a macieira (*Pyrus*), a cerejeira e o pessegueiro - (*Prunus* spp.).

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

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

FLORAÇÃO CONTÍNUA.

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

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

FLORAÇÃO DESCONTÍNUA SEM PADRÃO ANUAL.

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

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