

Plantas Vasculares sem Sementes



Remoção do arsênico. A pteridófita, *Pteris vittata*, transporta o arsênico de solos contaminados de suas raízes para as suas frondes, onde o metaloide tóxico se acumula em níveis elevados. As frondes podem, então, ser cortadas, removendo-se o arsênico do ambiente. Já foi identificado um gene que codifica a proteína da membrana envolvida no bombeamento do arsênico para os vacúolos das células vegetais, protegendo a célula de lesão.

SUMÁRIO

Evolução das plantas vasculares

Organização do corpo das plantas vasculares

Sistemas reprodutivos

Filos das plantas vasculares sem sementes

Filo Rhyniophyta

Filo Zosterophyllophyta

Filo Trimerophytrophyta

Filo Lycopodiophyta

Filo Monilophyta

As plantas, como todos os seres vivos, têm ancestrais aquáticos. A história da evolução das plantas está, portanto, inseparavelmente relacionada com a ocupação progressiva do ambiente terrestre e o aumento da sua independência da água para a reprodução. Neste capítulo, discutiremos primeiramente as características gerais da evolução das plantas vasculares – características ligadas à vida no ambiente terrestre – e a organização do corpo destas plantas. Descreveremos então as plantas vasculares sem sementes e contaremos a história dos licopódios, samambaias e cavalinhas.

Evolução das plantas vasculares

No capítulo anterior, mencionamos que as briófitas e as plantas vasculares compartilham várias características importantes e que juntos estes dois grupos de plantas – ambas com embriões multicelulares – formam uma linhagem monofilética, as embriófitas. Como já discutido, foi levantada a hipótese de que esta linhagem tenha ancestrais em comum com organismos semelhantes às algas do táxon Charophyceae (ver Capítulo 15). Tanto as briófitas quanto as plantas vasculares apresentam um ciclo de vida basicamente similar – a alternância de gerações heteromórficas – no qual o gametófito difere do esporófito. Nas briófitas, no entanto, duas características são importantes: a presença de um gametófito de vida livre, que geralmente é a geração mais proeminente, e um esporófito que está permanentemente ligado ao seu gametófito parental, do qual é nutricionalmente dependente. Por outro lado, as plantas vasculares têm esporófitos de vida livre, que são mais proeminentes que os gametófitos (Figura 17.1). Assim, a ocupação da terra pelas briófitas ocorreu com ênfase na geração produtora de gametas e o requerimento por água para possibilitar ao seu anterozoide móvel nadar até a oosfera. Essa necessidade de água indubitavelmente explica o pequeno tamanho e a forma rastejante da maioria dos gametófitos de briófitas.

PONTOS PARA REVISÃO

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

1.	Quais foram os passos mais importantes, no início da história da evolução das plantas, que contribuíram para o sucesso das plantas vasculares na ocupação do ambiente terrestre?
2.	Que explicações existem para a origem evolutiva dos microfilos e megafilos? Quais grupos de plantas vasculares sem sementes têm microfilos? Quais têm megafilos?
3.	O que significa homosporia e heterosporia? Quais são os tamanhos relativos dos gametófitos produzidos por plantas homosporadas e heterosporadas?
4.	Quais são as características de cada um dos seguintes filos de plantas vasculares sem sementes: Rhyniophyta, Zosterophyllophyta, Trimerophytophyta, Lycopodiophyta e Pteridophyta? Quais destes grupos são exclusivamente filos fósseis?
5.	Como os eusporângios diferem dos leptosporângios quanto à sua estrutura e desenvolvimento?



17.1 Cooksonia. A mais antiga planta vascular conhecida, *Cooksonia*, consistia em eixos dicotomicamente ramificados. Este fóssil, que foi encontrado em Shropshire, na Inglaterra, é do Siluriano Superior (414 a 408 milhões de anos). Seus ramos aéreos sem folhas têm 2,5 cm de comprimento, e os esporângios ou estruturas produtoras de esporos localizam-se no ápice deles. Essas pequenas plantas, que não cresciam mais do que 6,5 cm, provavelmente viveram em ambientes úmidos, tais como planícies lodosas.

Relativamente cedo na história das plantas, o aparecimento de um sistema condutor de fluidos eficiente, consistindo em xilema e floema, solucionou o problema do transporte de água e de substâncias nutritivas na planta – uma séria preocupação para qualquer organismo grande, crescendo em ambiente terrestre. A capacidade de sintetizar lignina, que é incorporada às paredes das células de sustentação e das células condutoras de água, também foi um passo fundamental para a evolução das plantas. Tem sido proposto que as primeiras plantas poderiam permanecer eretas apenas por pressão de turgor, o que limitaria não apenas os ambientes nos quais elas poderiam viver, mas também a sua estatura. A lignina dá rigidez às paredes, tornando possível aos esporófitos vascularizados alcançarem maior altura. As plantas vasculares também são caracterizadas pela capacidade de ramificar-se intensamente por meio da atividade de meristemas apicais localizados no ápice do caule e ramos. Nas briófitas, por outro lado, o aumento do comprimento do esporófito é

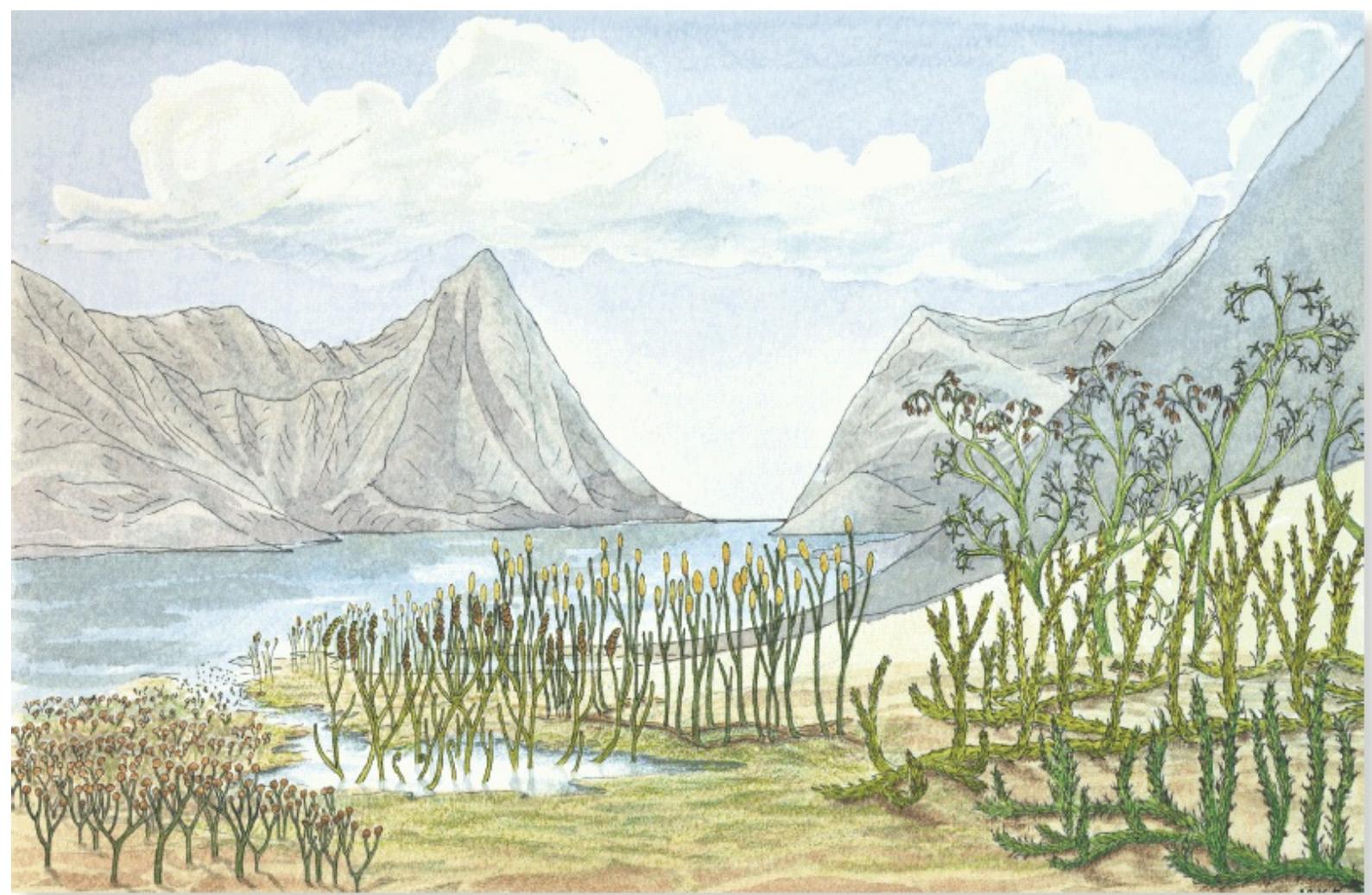
subapical, ou seja, ele ocorre abaixo do ápice do caule. Além do mais, cada esporófito de briófito não é ramificado e produz um único esporângio. Diferentemente, os esporófitos ramificados das plantas vasculares produzem esporângios múltiplos; elas são poliesporangiadas. Imagine um pinheiro – um único indivíduo – com seus numerosos ramos e muitos estróbilos, cada um dos quais contendo múltiplos esporângios, e, abaixo dele, um tapete de gametófitos de musgos – muitos indivíduos – cada um portando um único esporófito não ramificado e terminado por um único esporângio.

As partes subterrâneas e aéreas dos esporófitos das primeiras plantas vasculares diferiam pouco, estruturalmente, umas das outras, mas, definitivamente, as plantas primitivas deram origem a plantas mais especializadas com um corpo mais diferenciado. Estas plantas apresentavam raízes, que funcionavam na fixação e absorção de água e sais minerais e caules e folhas, que forneciam um sistema bem adaptado às necessidades da vida na terra, ou seja, a aquisição de energia da luz solar, de dióxido de carbono da atmosfera e de água. Enquanto isso, a geração gametofítica sofreu uma redução progressiva no seu tamanho e tornou-se gradualmente mais protegida e nutricionalmente dependente do esporófito. Finalmente, surgiram as sementes em uma única linhagem evolutiva. As *sementes* são estruturas que proporcionam nutrientes ao embrião do esporófito e também ajudam a protegê-lo dos rigores da vida na terra – proporcionando, assim, os meios de resistência a condições ambientais desfavoráveis. Os gametófitos da maioria das plantas vasculares sem sementes, como aqueles das briófitas, são de vida livre, sendo necessária a presença de água no ambiente para que seus anterozoides móveis nadem até as oosferas.

Graças às suas adaptações para existência no ambiente terrestre, as plantas vasculares têm sido bem-sucedidas ecologicamente e são as plantas dominantes nos *habitats* terrestres. Elas já eram numerosas e diversificadas durante o período Devoniano (há 408 a 362 milhões de anos; ver p. xi) (Figura 17.2). Existem sete filos com representantes atuais. Além disso, existem vários filos que consistem inteiramente em plantas vasculares extintas. Neste capítulo descrevemos algumas das características diagnósticas das plantas vasculares e discutiremos cinco filos de plantas vasculares sem sementes, três dos quais estão extintos. Nos Capítulos 18 a 20 estudaremos as plantas com sementes, que incluem cinco filos com representantes atuais.

Organização do corpo das plantas vasculares

Os esporófitos das primeiras plantas vasculares eram eixos dicotomicamente ramificados (uniformemente furcados) que não apresentavam raízes e folhas. Com a especialização evolutiva, surgiram diferenças morfológicas e fisiológicas entre as várias partes do corpo da planta, produzindo a diferenciação de raízes, caules e folhas – os órgãos da planta (Figura 17.3). O conjunto de raízes forma o *sistema radicular*, que fixa a planta e absorve água e sais minerais do solo. O caule e as folhas juntos formam o *sistema caulinar*, com o caule originando órgãos fotossintetizantes especializados – as folhas – dispostas para a captura da luz solar. O sistema vascular conduz água e minerais para as folhas e os produtos da fotossíntese das folhas para outras partes da planta.



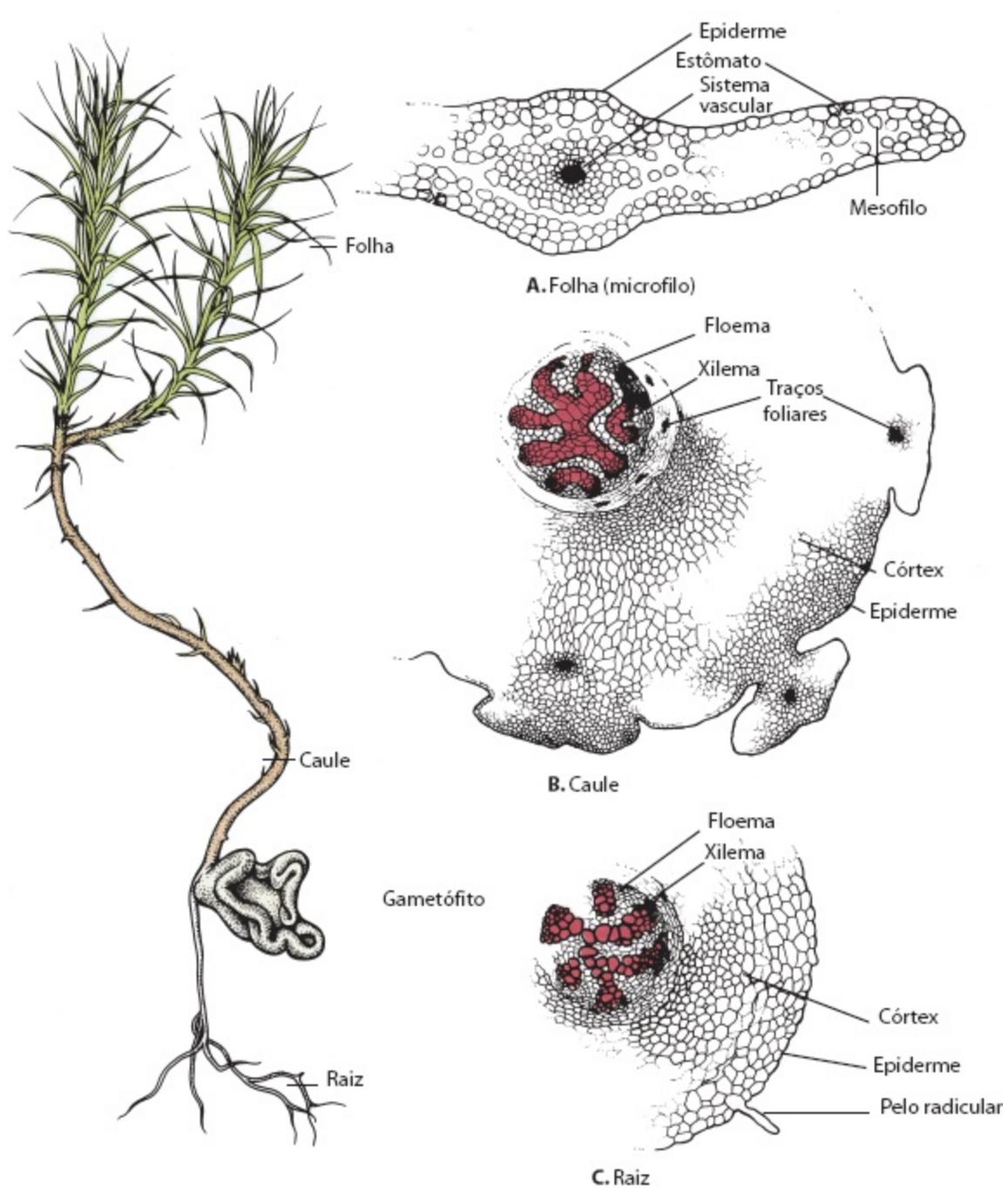
17.2 Paisagem do Devoniano Inferior. Durante o Devoniano Inferior, há cerca de 408 a 387 milhões de anos, pequenas plantas sem folhas, com um sistema vascular simples, cresciam eretas sobre a terra. Acredita-se que seus ancestrais precursores eram plantas semelhantes às briófitas, mostradas aqui próximas à água, no centro, que invadiram a terra em algum momento no Ordoviciano (510 a 439 milhões de anos). Os colonizadores vasculares mostrados, da esquerda para o centro, são: *Cooksonia* muito pequena com esporângios arredondados, *Zosterophyllum* com esporângios agregados e *Aglaophyton* com esporângios solitários e alongados. Durante o Devoniano Médio (387 a 374 milhões de anos), plantas maiores com características mais complexas se estabeleceram. Mostradas aqui à direita, de trás para a frente, estão: *Psilophyton*, uma trimerófito robusta com muitos râmulos estéreis e férteis e duas licófitas com microfilos simples, *Drepanophycus* e *Protol epidodendron*.

Os diferentes tipos de células do corpo da planta estão organizados em tecidos, e os tecidos estão organizados em unidades ainda maiores chamadas sistemas de tecidos. Há três sistemas de tecidos – dérmico, vascular e fundamental – em todos os órgãos da planta; são contínuos de órgão para órgão e demonstram a unidade básica do corpo da planta. O *sistema dérmico* forma o revestimento externo de proteção da planta. O *sistema vascular* compreende os tecidos condutores – *xilema* e *floema* – e está imerso no *sistema fundamental* (Figura 17.3). As principais diferenças nas estruturas da raiz, caule e folha estão na distribuição relativa dos tecidos dos sistemas vascular e fundamental, como será discutido na Seção 5.

O crescimento primário é responsável pelo aumento em comprimento das raízes e dos caules, e o crescimento secundário, pelo aumento em espessura

O *crescimento primário* pode ser definido como o que ocorre relativamente próximo às extremidades da raiz e do caule. Ele se inicia nos meristemas apicais e está envolvido principalmente com o aumento em comprimento do corpo da planta – frequentemente o crescimento vertical da planta. Os tecidos formados durante o crescimento primário são conhecidos como *tecidos primários*, e a parte do corpo da planta composta por estes tecidos é chamada *corpo primário da planta*. As plantas vasculares primitivas, assim como muitas plantas atuais, são formadas inteiramente de tecidos primários.

Além do crescimento primário, muitas plantas apresentam um crescimento adicional que aumenta em espessura o caule e a raiz; tal crescimento é denominado *crescimento secundário*. Ele é resultado da atividade de meristemas laterais, um dos quais, o *câmbio vascular*, produz os *tecidos vasculares secundários* conhecidos como xilema secundário e floema secundário (ver Figura 26.6). A produção do tecido vascular secundário é comumente complementada pela atividade de um segundo meristema lateral, o *câmbio da casca (felogênio)*, que forma a *periderme*, a qual é constituída principalmente por súber. A periderme substitui a epiderme como sistema dérmico da planta. Os tecidos vasculares secundários e a periderme compõem o *corpo secundário da planta*. O crescimento secundário surgiu no período Devoniano médio, há cerca de 380 milhões de anos, em vários grupos de plantas vasculares não relacionados.



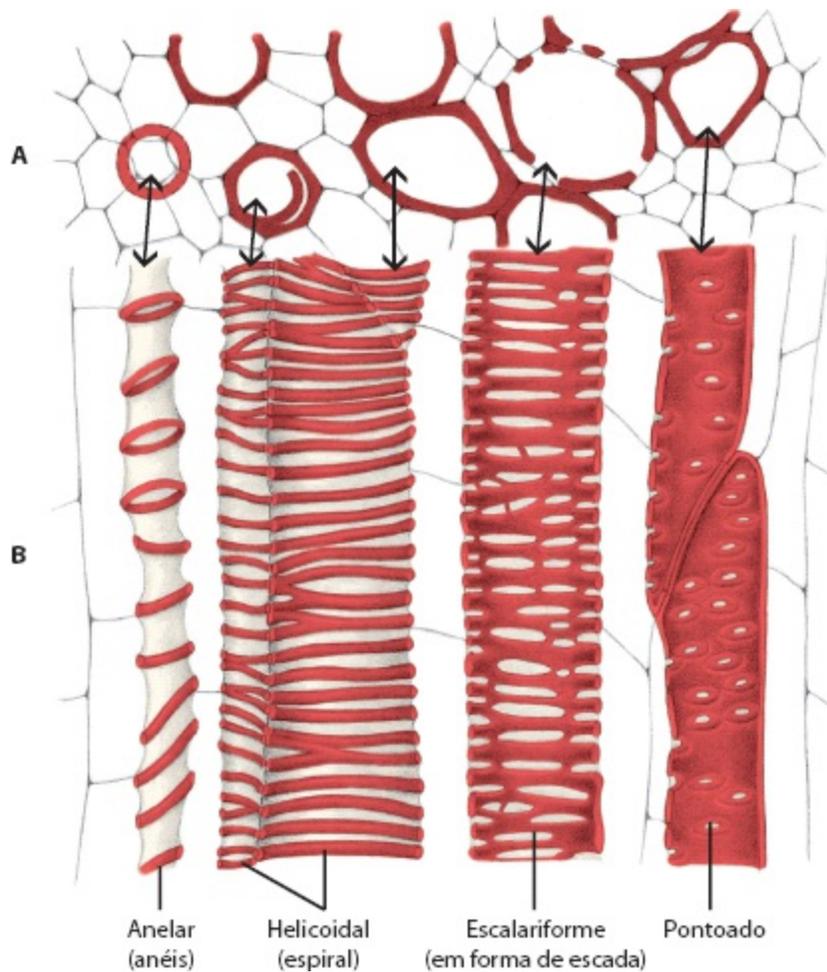
17.3 Esporófito de *Lycopodium*. Diagrama de um esporófito jovem de *Lycopodium lagopus*, que ainda está preso ao seu gametófito subterrâneo. Os sistemas dérmico, vascular e fundamental são mostrados em seções transversais da (A) folha, (B) caule e (C) raiz. Em todos os três órgãos, o sistema dérmico é representado pela epiderme e o sistema vascular, constituído por xilema e floema, está inserido no sistema fundamental. O sistema fundamental na folha (um microfiló) é representado pelo mesofilo, e no caule e na raiz, pelo córtex, o qual circunda uma coluna sólida de tecidos vasculares, ou protostelo. A folha é especializada para a fotossíntese; o caule, para a sustentação das folhas e a condução; e a raiz, para a absorção e a fixação.

Os elementos traqueais – traqueídes e elementos de vasos – são células condutoras do xilema

Os *elementos traqueais*, as células condutoras do xilema, possuem nas paredes espessamentos lignificados característicos (Figura 17.4), que são frequentemente bem preservados no registro fóssil. Diferentemente, os elementos crivados, ou seja, as células condutoras do floema, têm paredes macias e, em geral, colapsam depois que morrem, de maneira que raramente são bem preservados nos

fósseis. Graças aos seus vários padrões de paredes, os elementos traqueais proporcionam indícios valiosos da inter-relação dos diferentes grupos de plantas vasculares.

Nas plantas vasculares fósseis dos períodos Siluriano e Devoniano, os elementos traqueais são células longas, com as extremidades afiladas. Tais elementos traqueais, chamados *traqueídes*, são o único tipo de célula condutora de água na maioria das plantas vasculares, à exceção das angiospermas e de um grupo peculiar de gimnospermas, conhecido como gnetófitas (filo Gnetophyta; ver Capítulo 18). As traqueídes não apenas fornecem canais para a passagem de água e sais minerais, mas em muitas plantas atuais também proporcionam sustentação para os caules. As células condutoras de água são rígidas principalmente devido à lignina de suas paredes. Esta rigidez possibilitou que as plantas desenvolvessem um hábito ereto e, finalmente, que algumas delas se tornassem árvores.



17.4 Elementos traqueais. As células condutoras do xilema são os elementos traqueais. Porção do caule de papo-de-peru, *Aristolochia* (ver Figura 20.6) em (A) vista transversal e (B) vista longitudinal, mostrando alguns dos diferentes tipos de espessamento de parede apresentados pelos elementos traqueais. Aqui, os espessamentos da parede variam, da esquerda para direita, desde os elementos formados no início do desenvolvimento da planta até aqueles formados posteriormente.

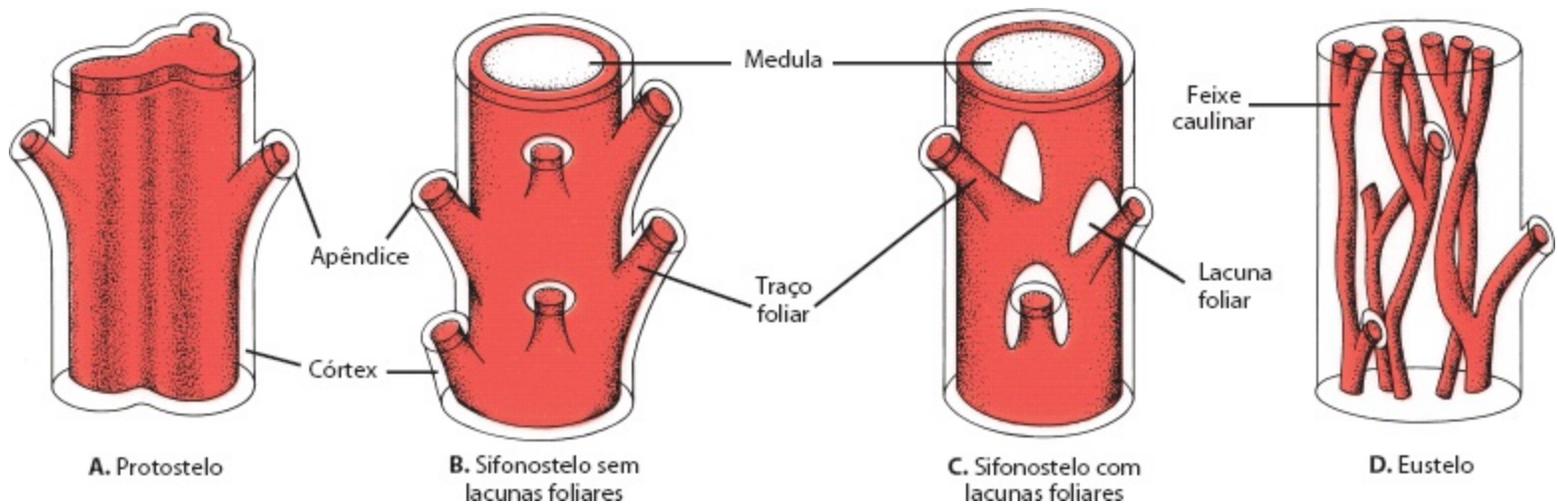
As traqueídes são mais primitivas (ou seja, menos especializadas) que os *elementos de vaso*, que são as principais células condutoras de água nas angiospermas. Os elementos de vaso aparentemente surgiram independentemente em vários grupos de plantas vasculares. Este é um excelente exemplo de evolução convergente – o desenvolvimento independente de estruturas similares por organismos não relacionados ou apenas distantemente relacionados (ver o Quadro “Evolução Convergente” no Capítulo 12).

Os tecidos vasculares estão localizados no cilindro vascular ou estelo de raízes e caules

Os tecidos vasculares primários – xilema primário e floema primário – e, em algumas plantas vasculares, uma coluna central de tecido fundamental conhecida como *medula* constituem o cilindro central, ou *estelo*, da raiz ou do caule no corpo primário da planta. São reconhecidos vários tipos de estelos, entre eles o protostelo, o sifonostelo e o eustelo (Figura 17.5).

O *protostelo* – o mais simples e mais primitivo tipo de estelo – consiste em um cilindro sólido de tecidos vasculares no qual o floema ou circunda o xilema ou está disperso dentro dele (Figuras 17.3 e 17.5A). Ele é encontrado nos grupos extintos de plantas vasculares sem sementes discutidos a seguir, bem como em licófitas (compostas principalmente de licópódios) e nos caules jovens de alguns outros grupos atuais. Além disso, este é o tipo de estelo encontrado na maioria das raízes.

O *sifonostelo* – o tipo de estelo encontrado nos caules da maioria das espécies de plantas vasculares sem sementes – é caracterizado por uma medula central circundada por um tecido vascular (Figura 17.5B). O floema pode ser formado somente na parte externa do cilindro de xilema ou em ambos os lados. Nos sifonostelos de samambaias, a saída de cordões de tecido vascular a partir do caule em direção às folhas – os *traços foliares* – geralmente é marcada por lacunas conhecidas como *lacunas foliares* (como na Figura 17.5C). Estas lacunas foliares são preenchidas por células de parênquima exatamente como aquelas que ocorrem dentro e fora do tecido vascular do sifonostelo. Embora os traços foliares nas plantas com sementes estejam associados a áreas parenquimáticas remanescentes das lacunas foliares, essas áreas geralmente não são consideradas homólogas às lacunas foliares. Por isso, iremos nos referir a estas áreas nas plantas com sementes como *lacuna de traço foliar*.



17.5 Estelos. **A.** Protostelo, do qual divergem traços de apêndices (folhas ou precursores de folhas), os precursores evolutivos de folhas. **B.** Sifonostelo sem lacunas foliares; os traços vasculares saindo para as folhas simplesmente divergem do cilindro sólido. Este tipo de sifonostelo é encontrado em *Selaginella*, entre outras plantas. **C.** Sifonostelo com lacunas foliares comumente encontrado nas samambaias. **D.** Eustelo, encontrado em quase todas as plantas com sementes. Sifonostelos e eustelos parecem ter evoluído independentemente a partir do protostelo.

Se o cilindro vascular primário é constituído por um sistema de feixes isolados em torno de uma medula, como ocorre em quase todas as plantas com sementes, o estelo é chamado de *eustelo* (Figura 17.5D). Estudos comparativos de plantas vasculares atuais e fósseis sugerem que o eustelo das plantas com sementes evoluiu diretamente de um protostelo. Os eustelos apareceram primeiramente

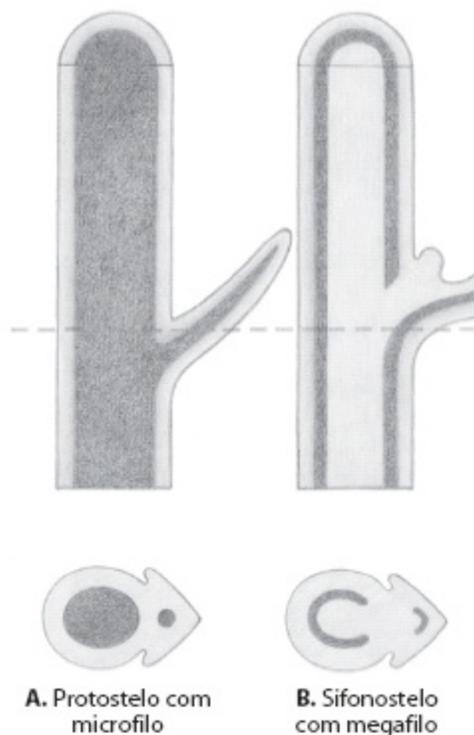
entre as progimnospermas, um grupo de plantas que produzia esporos e que será discutido no Capítulo 18. Os sifonostelos evidentemente evoluíram de maneira independente a partir dos protostelos. Esta evidência indica que nenhum dos grupos de plantas vasculares sem sementes com representantes atuais deu origem a um grupo de plantas com semente.

Raízes e folhas evoluíram em diferentes direções

Embora o registro fóssil revele pouca informação sobre a origem das raízes, como as conhecemos hoje, elas devem ter se originado a partir das porções inferiores, frequentemente subterrâneas do eixo das plantas vasculares primitivas. A maioria das raízes apresenta estruturas relativamente simples, parecendo ter retido muitas das características estruturais primitivas que não estão mais presentes nos caules das plantas atuais.

As folhas são os principais apêndices laterais do caule. Independentemente de seu tamanho e estrutura final, elas se originam como protuberâncias (primórdios foliares) do meristema apical do sistema caulinar. Sob a perspectiva evolutiva, existem dois tipos fundamentalmente distintos de folhas – microfilos e megafilos.

Os *microfilos* são geralmente folhas relativamente pequenas, que contêm apenas um único feixe de tecido vascular (Figura 17.6A). Os microfilos estão tipicamente associados a caules que possuem protostelos e são características das licófitas (ver Figura 17.3). Os traços foliares dos microfilos não estão associados a lacunas, e existe em geral apenas uma única nervura em cada folha. Embora o nome *microfilo* signifique “folha pequena”, algumas espécies de *Isoetes* têm folhas consideravelmente grandes (ver Figura 17.21). De fato, certas licófitas do Carbonífero e Permiano apresentam microfilos com 1 m ou mais de comprimento.



17.6 Microfilos e megafilos. Seções longitudinais e transversais de (A) um caule com um protostelo e um microfillo e (B) um caule com um sifonostelo e um megafillo, enfatizando os nós ou regiões onde as folhas estão ligadas. Observe a presença da medula e uma lacuna foliar no caule com sifonostelo e sua ausência no caule com protostelo. Os microfilos são característicos de Lycophyta, enquanto os megafilos são encontrados em todas as outras plantas vasculares.

De acordo com diferentes teorias, microfílos podem ter evoluído como protuberâncias laterais superficiais do caule (Figura 17.7A) ou da esterilização de esporângios de ancestrais de Lycophyta. De acordo com uma das teorias, os microfílos iniciam-se como pequenos apêndices semelhantes a escamas ou espinhos, chamados enações, desprovidos de tecido vascular. Gradualmente, desenvolveram-se traços foliares rudimentares, que inicialmente chegavam apenas até a base da enação. Finalmente, os traços foliares se estenderam por toda a enação, resultando na formação do microfílo primitivo.

A maioria dos *megafílos*, como o nome indica, é maior que os microfílos. Com poucas exceções, eles estão associados a caules que possuem ou sifonostelo ou eustelo. Os traços foliares que partem de sifonostelos e eustelos para os megafílos estão associados a lacunas foliares e lacunas de traços foliares, respectivamente (Figura 17.6B). Diferentemente dos microfílos, o limbo, ou lâmina, da maioria dos megafílos tem um sistema complexo de nervuras.

Parece provável que os megafílos tenham evoluído a partir de um sistema inteiro de ramos por meio de uma série de passos similares ao que é mostrado na Figura 17.7B. As primeiras plantas tinham um eixo dicotomicamente ramificado sem folhas e sem distinção entre eixos e megafílos. Ramificações desiguais resultaram em ramos com crescimento mais intenso, que “sobrepujavam” os ramos com crescimento menor. Os ramos laterais com crescimento menor, subordinados, representaram o início das folhas, e as porções com crescimento mais intenso se tornaram eixos semelhantes a caule. Isso foi seguido por um achatamento, ou “aplanamento”, dos ramos laterais. O passo final foi a fusão, ou “entrelaçamento”, dos ramos laterais separados para formar a lâmina primitiva, ou limbo. Os megafílos originaram-se independentemente pelo menos três vezes (em samambaias, em cavalinhas e em plantas com sementes).

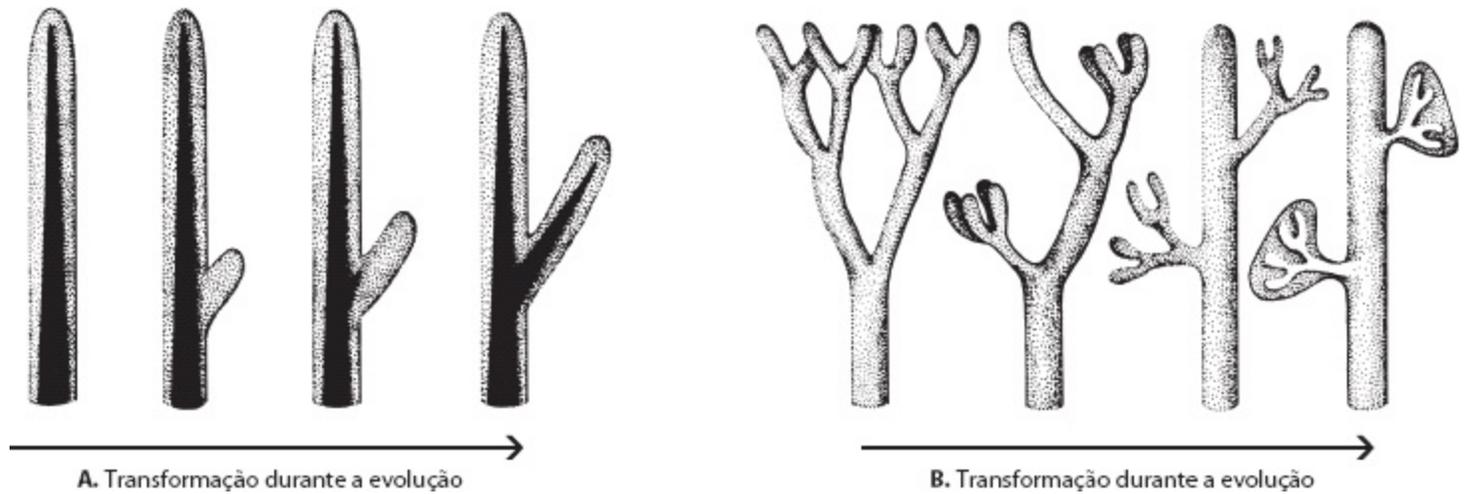
Sistemas reprodutivos

Como mencionado anteriormente, todas as plantas vasculares são oogâmicas – ou seja, elas apresentam grandes oosferas imóveis e pequenos anterozoides que nadam ou são conduzidos até a oosfera. Além disso, todas as plantas vasculares apresentam uma alternância de gerações heteromórficas, na qual o esporófito é maior e estruturalmente muito mais complexo do que o gametófito (Figura 17.8). A oogamia é claramente favorecida nas plantas, já que apenas um dos tipos de gametas deve “nadar” no ambiente hostil e externo à planta.

As plantas homosporadas produzem apenas um tipo de esporo, enquanto as plantas heterosporadas produzem dois tipos

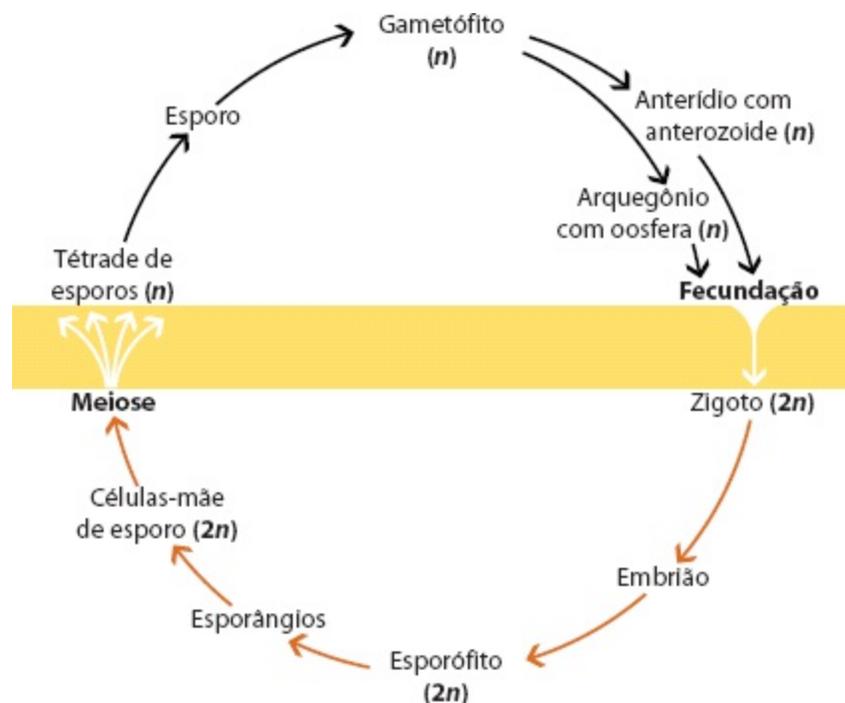
As primeiras plantas vasculares produziam apenas um tipo de esporo como resultado da meiose; tais plantas vasculares são denominadas *homosporadas*. Entre as plantas vasculares atuais, a homosporia é encontrada em quase todas as samambaias, as cavalinhas (equisetófitas) e algumas das licófitas. Esta é claramente a condição basal da qual a heterosporia evoluiu. Por ocasião da germinação, os esporos das plantas homosporadas têm o potencial de produzir gametófitos bissexuados – ou seja, gametófitos que apresentam anterídios produtores de anterozoides e arquegônios produtores de oosferas. Ainda, os esporófitos da maioria das samambaias são heterozigotos. Se o anterozoide de

um gametófito bissexuado fecundasse uma oosfera deste mesmo gametófito, o esporófito resultante seria homocigoto para todos os *loci* gênicos.



17.7 Evolução de microfilos e megafilos. **A.** De acordo com uma teoria amplamente aceita, os microfilos evoluíram a partir de projeções do eixo principal da planta, chamadas enações. **B.** Os megafilos evoluíram a partir da fusão de sistemas de ramos.

As samambaias têm vários mecanismos por meio dos quais promovem fertilização cruzada, ou cruzamento. Um desses mecanismos envolve a maturação que ocorre em diferentes ocasiões de anterídios e arquegônios. Em vez de fertilizar as próprias oosferas, os anterozoides produzidos por um gametófito fertilizam as oosferas de gametófitos vizinhos e geneticamente diferentes. Em muitas samambaias homosporadas, a expressão sexual é determinada pela idade da planta e/ou por substâncias hidrossolúveis denominadas *anteridiógenos*. Os anteridiógenos secretados pelos gametófitos em desenvolvimento induzem a formação prematura de anterídios nos gametófitos menores e menos maduros. Alguns dos gametófitos maiores se tornam femininos, enquanto os pequenos gametófitos permanecem totalmente com anterídios. A autofertilização realmente ocorre em algumas poucas espécies homosporadas de samambaia, e isso pode ser vantajoso para espécies pioneiras nos estágios iniciais da colonização ou no caso de apenas um esporo alcançar um local novo (Figura 17.9).



17.8 Ciclo de vida geral de uma planta vascular. O esporófito é maior e estruturalmente mais complexo que o gametófito e, ao final, independente. Esse ciclo de vida mostra uma alternância de gerações heteromórficas.

A *heterosporia* – a produção de dois tipos de esporos em dois tipos diferentes de esporângios – é encontrada em algumas das Lycophyta, assim como em umas poucas samambaias e todas as plantas com sementes. A heterosporia originou-se várias vezes em grupos não relacionados durante a evolução das plantas vasculares. Ela é comum desde o período Devoniano, com o primeiro registro há cerca de 370 milhões de anos. Os dois tipos de esporos são chamados *micrósporos* e *megásporos*, e são produzidos em *microsporângios* e *megasporângios*, respectivamente. Os dois tipos de esporos são definidos com base na função e não necessariamente no tamanho relativo. Micrósporos dão origem a gametófitos masculinos (microgametófitos), e megásporos dão origem a gametófitos femininos (megagametófitos). Estes dois tipos de gametófitos unissexuados são muito reduzidos em tamanho quando comparados com os gametófitos de plantas vasculares homosporadas. Outra diferença é que, em plantas heterosporadas, o gametófito se desenvolve no interior do envoltório formado pela parede do esporo (desenvolvimento endospórico), enquanto, em plantas homosporadas, os gametófitos se desenvolvem fora do envoltório do esporo (desenvolvimento exospórico).

Os gametófitos das plantas vasculares tornaram-se menores e mais simples durante a evolução

Os gametófitos relativamente grandes das plantas homosporadas são independentes do esporófito com relação à nutrição, embora os gametófitos subterrâneos de algumas espécies – tais como os de *Botrychium*, *Psilotum* (ver Figura 17.29) e de vários gêneros de Lycopodiaceae – sejam heterotróficos, dependentes de fungos endomicorrízicos para sua nutrição. Outros gêneros de Lycopodiaceae, assim como as cavalinhas e a maioria das samambaias, possuem gametófitos fotossintetizantes e de vida livre. Diferentemente, os gametófitos de muitas plantas vasculares heterosporadas, e especialmente aqueles das plantas com sementes, são dependentes nutricionalmente do esporófito.



17.9 *Dryopteris expansa*. Esta é uma das poucas samambaias homosporadas que apresenta autofecundação.

Os estágios iniciais da evolução das plantas a partir de ancestrais semelhantes a algas do táxon Charophyceae envolveram elaboração e modificação do gametófito e do esporófito. Nas plantas vasculares, entretanto, a evolução do gametófito se caracterizou por uma tendência geral no sentido de redução no seu tamanho e na sua complexidade, sendo os gametófitos de plantas com flores, as angiospermas, os mais reduzidos de todos (ver Capítulo 19). O megagametófito maduro das angiospermas comumente consiste em apenas sete células, uma das quais a oosfera. Quando maduro, o microgametófito das angiospermas contém apenas três células, duas das quais são as células espermáticas ou gametas masculinos. Os arquegônios e anterídios, que são encontrados em todas as plantas vasculares sem sementes, aparentemente se perderam na linhagem que leva às angiospermas. Quase todas as gimnospermas, as coníferas são um exemplo familiar, produzem arquegônio, mas não apresentam anterídio (ver Capítulo 18). Nas plantas vasculares sem sementes, o anterozoide móvel nada na água para chegar ao arquegônio. Estas plantas devem, portanto, crescer em *habitats* onde a água seja, pelo menos ocasionalmente, abundante. Nas angiospermas e na maioria das gimnospermas, os microgametófitos inteiros (*grãos de pólen*) são levados para a vizinhança dos megagametófitos. Esta transferência de grãos de pólen é chamada *polinização*. A germinação dos grãos de pólen produz estruturas especiais chamadas *tubos polínicos*, por meio dos quais os anterozoides móveis (em Cycadaceae e *Ginkgo*) nadam até a oosfera, ou as células espermáticas imóveis (em coníferas, Gnetophyta e angiospermas) são transferidas para a oosfera, realizando a fecundação.

Filos das plantas vasculares sem sementes

Vários grupos de plantas vasculares sem sementes prosperaram durante o período Devoniano; os três mais importantes deles são reconhecidos como as Rhyniophyta, Zosterophyllophyta e Trimerophytophyta. Todos os três grupos tornaram-se extintos em torno do final do Devoniano, há 360 milhões de anos. Todos os três filios consistiam em plantas sem sementes, cujas estruturas eram

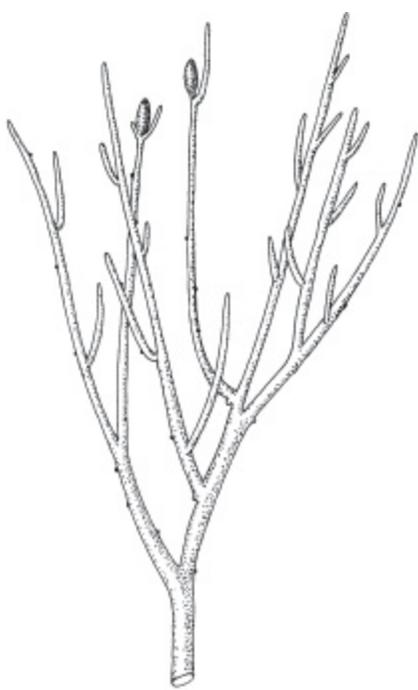
relativamente simples. Um quarto filo de plantas vasculares sem sementes, Progymnospermophyta ou progimnospermas, será discutido no Capítulo 18, porque os membros daquele grupo podem ter sido os ancestrais das plantas com sementes, gimnospermas e angiospermas. Além destes filios extintos, discutiremos neste capítulo Lycopodiophyta e Monilophyta, os dois filios de plantas vasculares sem sementes que possuem representantes atuais.

O padrão geral de diversificação das plantas pode ser interpretado em termos do aumento sucessivo da dominância dos quatro maiores grupos de plantas, que substituíram quase completamente aqueles que eram anteriormente dominantes. Em cada caso, numerosas espécies evoluíram nos grupos que se foram tornando dominantes. Os maiores grupos são os seguintes:

1. As primeiras plantas vasculares, caracterizadas por uma estatura relativamente pequena e uma morfologia simples e presumivelmente primitiva. Estas plantas incluem as riniófitas, zosterofilófitas e trimerófitas (Figura 17.10), que foram dominantes do período Siluriano Médio até o Devoniano Médio, há cerca de 425 até 370 milhões de anos.
2. Monilophytes, licófitas e progimnospermas. Estes grupos mais complexos foram dominantes a partir do período Devoniano Superior até o Carbonífero (ver Figura 17.11), por volta de 375 a 290 milhões de anos (ver o Quadro “Plantas do Carbonífero”, adiante).
3. As plantas com sementes que surgiram no período Devoniano Superior, há pelo menos 380 milhões de anos, e desenvolveram muitas linhas evolutivas novas durante o período Permiano. As gimnospermas dominaram as floras terrestres durante a maior parte da era Mesozoica até cerca de 100 milhões de anos.
4. As plantas com flores, que apareceram no registro fóssil há cerca de 135 milhões de anos. Este filo tornou-se abundante na maior parte do mundo em 30 a 40 milhões de anos e tem permanecido dominante desde então.

Filo Rhyniophyta

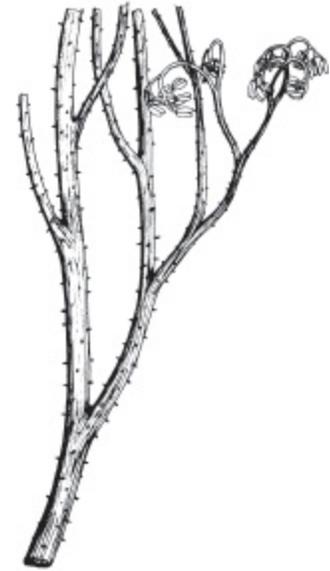
As primeiras plantas vasculares conhecidas que compreendemos em detalhes pertencem ao filo Rhyniophyta, um grupo que data do Siluriano Médio, há pelo menos 425 milhões de anos. O grupo tornou-se extinto no Devoniano Médio (cerca de 380 milhões de anos). As primeiras plantas vasculares eram provavelmente similares; seus vestígios datam de pelo menos outros 15 milhões de anos. As riniófitas eram plantas sem sementes, consistindo em eixos, ou caules, simples, dicotomicamente ramificados (uniformemente furcados) e com esporângios terminais. O corpo dessas plantas não era diferenciado em raiz, caule e folha, e elas eram homosporadas. O nome do filo



A. Rhyniophyta

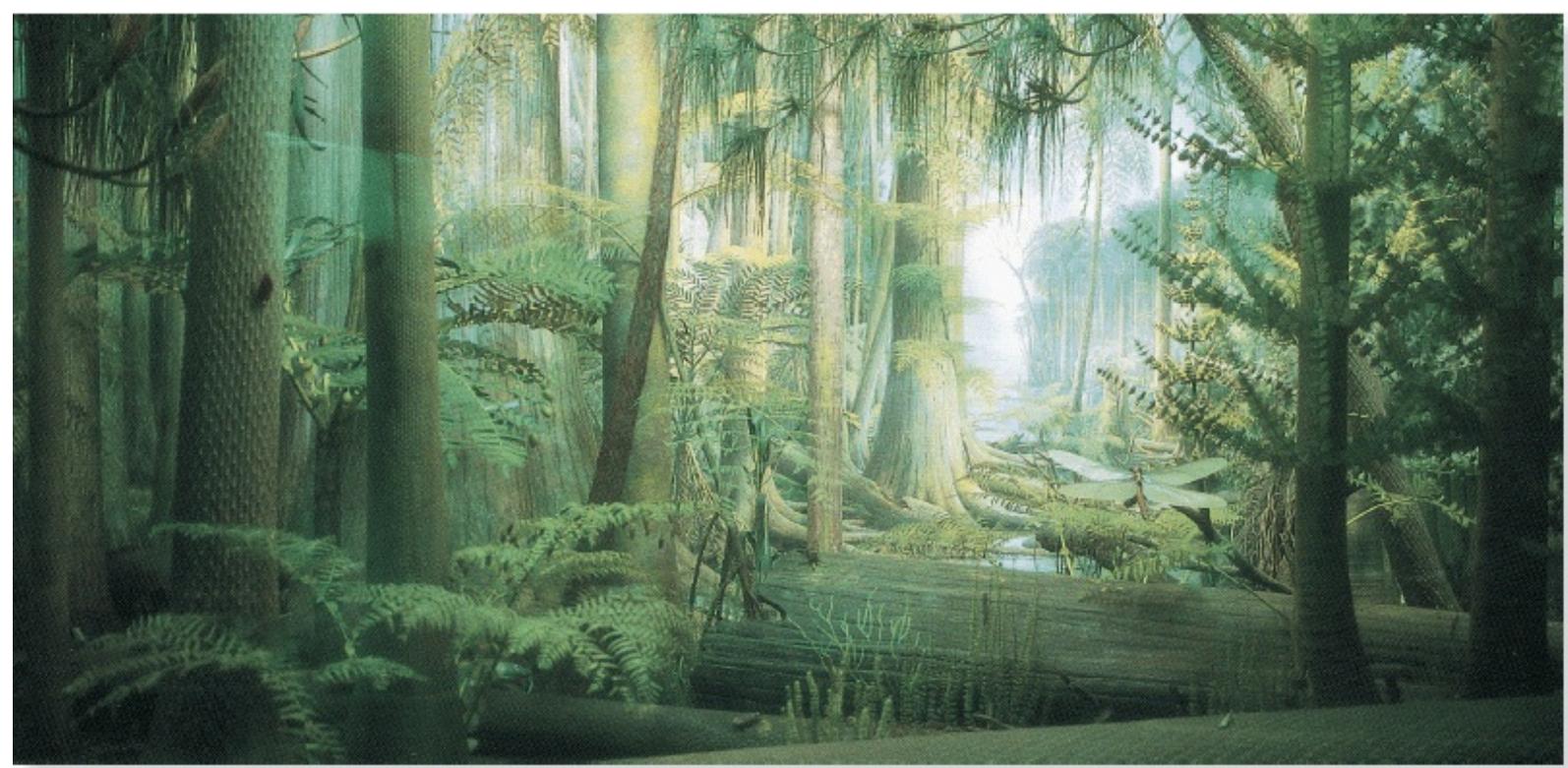


B. Zosterophyllophyta



C. Trimerophytophyta

17.10 Plantas vasculares primitivas. **A.** *Rhynia gwynne-vaughanii* é uma riniófito (Rhyniophyta), uma das mais simples plantas vasculares conhecidas. O eixo não apresentava folhas e era dicotomicamente ramificado, com numerosos ramos laterais. Os esporângios eram terminais em alguns dos ramos principais eretos e geralmente ultrapassados pelo desenvolvimento de ramos laterais. **B.** Em *Zosterophyllum* e outras zosterofilófitas (Zosterophyllophyta), os esporângios geralmente reniformes surgiam lateralmente, dispostos helicoidalmente ou em duas fileiras no caule. Os esporângios rompiam-se ao longo de fendas definidas que se formavam ao redor da margem externa. As Zosterophyllophyta eram maiores que as Rhyniophyta, mas, como as últimas, elas eram, na sua maioria, plantas dicotomicamente ramificadas nuas, espinhosas ou denteadas. **C.** As trimerófitas (Trimerophytophyta) eram plantas maiores com ramificações mais complexas, que se mostravam geralmente diferenciadas em um eixo central forte e ramos laterais menores. Os ramos laterais eram dicotomicamente ramificados e frequentemente terminavam em um grupo de esporângios pareados, os quais tinham ambas as extremidades afiladas. Os gêneros mais bem conhecidos e incluídos neste grupo são *Psilophyton* e *Trimerophyton*. Uma reconstrução de *Psilophyton princeps* é mostrada aqui. Indivíduos de *R. gwynne-vaughanii* atingiam cerca de 18 cm de altura, enquanto algumas das Trimerophytophyta tinham 1 m ou mais de altura.



17.11 Pântano do Carbonífero. É mostrada aqui a reconstrução de uma floresta pantanosa do período Carbonífero. A maioria das árvores é Lycophyta, mas duas cavalinhas gigantes (Equisetophyta) estão representadas pelas duas árvores escuras, em primeiro plano, à direita. Samambaias também podem ser vistas à esquerda. vem da boa representação dessas plantas primitivas como fósseis preservados em silício córneo próximo à aldeia de Rhyynie, na Escócia (Grã Bretanha).



PLANTAS DO CARBONÍFERO

A quantidade de dióxido de carbono usado na fotossíntese é de cerca de 100 bilhões de toneladas anualmente, aproximadamente um décimo do total do CO_2 presente na atmosfera. A quantidade de CO_2 que retorna como resultado da oxidação desta matéria viva é aproximadamente a mesma, diferindo somente por 1 parte em 10.000. Este desequilíbrio muito leve é causado pelo soterramento de organismos em sedimentos ou lama sob condições nas quais o oxigênio é excluído e a decomposição é apenas parcial. Este acúmulo de material vegetal parcialmente decomposto é conhecido por turfa (Capítulo 16). A turfa pode ser finalmente coberta por rochas sedimentares e, assim, ser colocada sob pressão. Dependendo do tempo, da temperatura e de outros fatores, a turfa pode ser comprimida, transformando-se em carvão macio ou duro, um dos chamados combustíveis fósseis.

Durante certos períodos da história da Terra, a taxa de formação de combustível fóssil foi maior que em outros períodos. Uma destas épocas foi o período Carbonífero, que se estendeu de 362 a 290 milhões de anos (ver Figuras 17.11 e 18.8). As terras eram baixas, cobertas por mares rasos ou pântanos, e, onde estão agora as regiões temperadas da Europa e América do Norte, as condições eram favoráveis para que as plantas crescessem durante o ano inteiro. Estas regiões eram tropicais a subtropicais, com a linha do equador passando através dos Montes Apalaches, sobre o norte da Europa e através da Ucrânia. Cinco grupos de plantas dominavam as terras pantanosas, e três delas eram plantas vasculares sem sementes – licófitas, equisetófitas (calamites) e samambaias. Os outros dois grupos eram plantas com sementes do tipo gimnospermas – Pteridospermas e Cordaitales.

Licófitas arbóreas

Na maior parte da “Idade do Carvão” no período Carbonífero Superior (Pennsylvaniano), as licófitas arbóreas, tais como *Lepidodendron*, dominaram os pântanos formadores de carvão. A maioria destas plantas crescia até alturas de 10 a 35 m e eram esparsamente ramificadas (**A**). Quando a planta atingia a maior parte da sua altura total, o tronco ramificava-se dicotomicamente. A ramificação sucessiva produzia progressivamente ramos menores até, finalmente, os tecidos dos ápices dos ramos perderem a capacidade de crescer. Os ramos produziam longos microfios. As licófitas arbóreas eram sustentadas pela periderme bastante desenvolvida que circundava uma quantidade de xilema relativamente pequena.

Como *Selaginella* e *Isoetes*, as licófitas arbóreas eram heterosporadas, e seus esporofilos eram agregados em cones. Algumas dessas árvores produziam estruturas análogas às sementes.

Quando as terras pantanosas começaram a secar e o clima na Euroamérica começou a mudar no final do período Carbonífero, as licófitas arbóreas desapareceram quase da noite para o dia, geologicamente falando. O único parente atual remanescente é o gênero *Isoetes*. As licófitas herbáceas basicamente similares aos *Lycopodium* e *Selaginella* existiram no período Carbonífero, e representantes de alguns deles sobreviveram até o presente; existem atualmente de 10 a 15 gêneros.

Calamites

Os calamites, ou cavalinhas gigantes, eram plantas de proporções arbóreas, atingindo alturas de 18 m ou mais. Como o corpo vegetal de *Equisetum*, os de calamites consistiam em uma porção aérea ramificada e em um sistema de rizoma subterrâneo. Além disso, as folhas e os ramos eram verticilados nos nós. Mesmo os caules eram marcadamente semelhantes àqueles de *Equisetum*, exceto pela presença de xilema secundário em calamites, que contribuía para a maior parte do grande diâmetro dos caules (troncos com até 33,3 cm de diâmetro). As similaridades entre os calamites e *Equisetum* atuais são tão fortes que agora se considera que eles pertencem à mesma ordem.

Os apêndices férteis ou esporangióforos dos calamites eram agregados em cones. Embora a maioria fosse homosporada, umas poucas cavalinhas gigantes eram heterosporadas. Como a maioria das licófitas arbóreas, as cavalinhas gigantes declinaram de importância até o final do Paleozoico, mas persistiram de forma muito reduzida durante o Mesozoico e o Terciário. Evidências moleculares recentes levaram os botânicos a considerar as cavalinhas uma linha ancestral das monilófitas, mas não samambaias (Figura 17.14).

Samambaias

Muitas das samambaias representadas no registro fóssil são reconhecidas como membros de famílias primitivas de samambaias atuais. A “Idade das Samambaias” no período Carbonífero Superior foi dominada por samambaias arbóreas como *Psaronius*, uma Marattiopsida – um grupo eusporangiado. Com até 8 m de altura, *Psaronius* possuía um estelo que se expandia em direção ao ápice; o estelo era coberto na parte de baixo por raízes adventícias, que tinham um papel-chave na sustentação da planta. O caule de *Psaronius* terminava em um agregado de grandes frondes pinadas.

Plantas com semente

Os dois grupos de plantas remanescentes que dominaram as terras baixas tropicais da Euroamérica foram as Pteridospermales e Cordaites. As plantas fósseis que são em geral agrupadas como Pteridospermales são provavelmente de diversas linhagens evolutivas. Vestígios de Pteridospermales são comuns nas rochas do período Carbonífero (**B**). Suas grandes frondes pinadas eram tão semelhantes às de samambaias que essas plantas foram consideradas por um longo tempo como samambaias. Então, em 1905, F. W. Oliver e D. H. Scott demonstraram que essas plantas produziam sementes e, portanto, eram gimnospermas.

Muitas espécies eram pequenas, arbustivas ou trepadeiras. Outras prováveis Pteridospermales eram árvores altas e lenhosas. As frondes das Pteridospermales cresciam no topo do caule ou tronco, com microsporângios e sementes nascendo nelas. As Pteridospermales sobreviveram até a era Mesozoica.

As Cordaites eram amplamente distribuídas durante o período Carbonífero tanto em pântanos como em ambientes mais secos. Embora alguns membros da ordem fossem arbustos, muitos eram árvores altas (15 a 30 m) bastante ramificadas, que talvez

formassem extensas florestas. Suas folhas longas (até 1 m), em forma de fita, eram dispostas espiraladamente no ápice dos ramos mais jovens (C). O centro do caule era ocupado por uma grande medula, e um câmbio vascular dava origem a um cilindro completo de xilema secundário. O sistema radicular, localizado na base da planta, também continha xilema secundário. Estas plantas produziam estróbilos com pólen e estruturas semelhantes a estróbilos que continham as sementes em ramos separados. As Cordaites persistiram no período Permiano (há 286 a 248 milhões de anos), o período mais seco e mais frio que seguiu o período Carbonífero, mas foram aparentemente extintas no início do Mesozoico.

Conclusão

As plantas dominantes dos pântanos de carvão tropicais do período Carbonífero na Euroamérica – as licófitas arbóreas – tornaram-se extintas durante o Paleozoico Superior, época em que ocorreu aumento de seca tropical. Apenas os parentes herbáceos das licófitas arbóreas e cavalinhas do período Carbonífero continuaram a prosperar e existem atualmente, como ocorreu em várias famílias de samambaias que apareceram no período Carbonífero. Tanto as Pteridospermales como as Cordaites acabaram desaparecendo. Apenas um grupo de gimnospermas do Carbonífero, as coníferas (um grupo não dominante na época), sobreviveu e continuou a produzir novos tipos de plantas durante o período Permiano. As coníferas atuais serão discutidas em detalhe no Capítulo 18.



(A) Os cientistas acreditam que uma licófitas arbórea, por estar estabilizada por seus eixos semelhantes a raízes, rasos e furcados, crescia rapidamente para cima. Esses eixos subterrâneos produziam pequenas raízes espiraladamente dispostas, vistas aqui como projeções delgadas emergindo do chão da floresta. Da esquerda para a direita,

a planta jovem é folhosa, já mais desenvolvida assemelha-se a um poste, e a forma adulta gigante tem 35 m. (B) Um dos mais interessantes grupos de gimnospermas são as Pteridospermales, um grande grupo artificial de plantas primitivas com sementes, que apareceram no período Devoniano Superior e prosperaram por cerca de 125 milhões de anos. Fósseis destas plantas bizarras são comuns nas rochas do período Carbonífero e são bem conhecidas dos paleobotânicos há um século ou mais. Suas partes vegetativas são tão parecidas às de samambaias que por muitos anos elas foram agrupadas com estas. Este desenho é uma reconstrução da *Medullosa noei*, uma Pteridospermales do Carbonífero. A planta tinha cerca de 5 m de altura. (C) Ápice de um ramo jovem da primitiva *Cordaites*, que se assemelha a uma conífera, portando folhas longas, estreitas e finas (similares a fitas).

Entre as primeiras riniófitas a serem descritas está *Rhynia gwynne-vaughanii*. Provavelmente uma planta de brejo que consistia em um sistema caulinar aéreo, ereto, dicotomicamente ramificado, preso a um sistema caulinar subterrâneo (rizoma), dicotomicamente ramificado com rizoides. Entre as características diagnósticas de *R. gwynne-vaughanii* estão os numerosos ramos laterais, que se originaram de eixos dicotômicos (Figuras 17.10A a 17.12) e os ramos curtos nos quais frequentemente os esporângios eram formados. O sistema de ramos aéreos, atingindo cerca de 18 cm de altura, era coberto por uma cutícula e apresentava estômatos. Os eixos aéreos destituídos de folhas serviam como órgãos fotossintetizantes.

A estrutura interna de *R. gwynne-vaughanii* era semelhante à de muitas plantas vasculares atuais. Uma única camada de células superficiais – a epiderme – recobria o tecido fotossintetizante do córtex, e o centro do eixo consistia em um cordão sólido de xilema circundado por uma ou duas camadas de células semelhantes a floema. As traqueídes eram diferentes daquelas da maioria das plantas vasculares, e, embora tivessem espessamentos internos, elas compartilhavam algumas características com as células condutoras de água dos musgos.

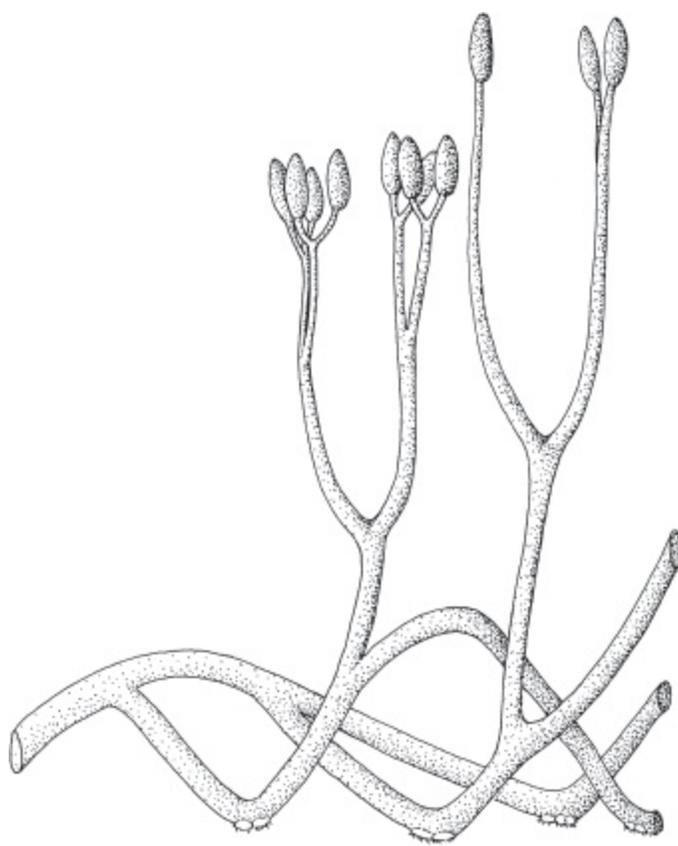
Provavelmente a planta mais conhecida encontrada no silício córneo de Rhynie seja *Aglaophyton major*, que era inicialmente chamada de *Rhynia major* (Figura 17.13). Uma planta mais robusta que *R. gwynne-vaughanii*, atingindo cerca de 50 cm de altura, ela era formada por um vasto sistema de rizoma, dicotomicamente ramificado, com um número limitado de caules eretos que também se ramificavam dicotomicamente. Todos os eixos terminavam em esporângios. Por mais de 60 anos, *R. major* foi considerada uma planta vascular. Então foi demonstrado que as células que formavam o cordão central de tecido condutor não tinham os espessamentos de parede típicos de traqueídes. Em vez de serem traqueídes, estas células são mais parecidas aos hidroides dos musgos atuais. Por esta razão, essa planta fóssil foi transferida do gênero *Rhynia* para *Aglaophyton*, um novo gênero. *Aglaophyton major*, com seus eixos ramificados e múltiplos esporângios, pode representar um estágio intermediário – conhecido como *protraqueófito* – na evolução das plantas vasculares e provavelmente não deverá permanecer no filo Rhyniophyta.



17.12 *Rhynia gwynne-vaughanii*. Remanescentes fósseis de *Rhynia gwynne-vaughanii* do silício córneo de Rhynie, na Escócia (Grã-Bretanha), mostrando eixos bem preservados crescendo em posição ereta.

Cooksonia, uma riniófito que supostamente habitou superfícies lodosas, distingue-se por ser a mais antiga planta vascular conhecida (ver Figura 17.1). Espécimes de *Cooksonia* foram encontrados no País de Gales, Escócia, Inglaterra, República Tcheca, Canadá e EUA. *Cooksonia* é a menor e mais simples planta vascular conhecida do registro fóssil. Seus delgados caules aéreos, sem folhas, cresciam para cima até cerca de 6,5 cm de comprimento e terminavam em esporângios globosos. Traqueídes foram identificadas na região central dos eixos de *Cooksonia pertoni* do Devoniano Inferior. Plantas de formato similar a *C. pertoni* eram encontradas no Siluriano, mas questiona se se elas apresentaram tecidos vasculares. O gênero *Cooksonia* pode conter fósseis de plantas primitivas simples não relacionadas. Algumas destas plantas podem estar associadas à protraqueófito *Aglaophyton*, mas outras são quase certamente plantas vasculares verdadeiras. *Cooksonia* tornou-se extinta no período Devoniano Inferior, há cerca de 390 milhões de anos.

Evidências do silício córneo de Rhynie e Devoniano Inferior da Alemanha indicam que os gametófitos de plantas tais como *Aglaophyton* – e, por conseguinte, *Rhynia* e *Cooksonia* (entre outros) – eram estruturas ramificadas relativamente grandes. Alguns destes gametófitos aparentemente tinham células condutoras de água, cutícula e estômatos. Por este motivo, algumas dessas plantas apresentavam uma alternância de gerações isomórficas, nas quais o esporófito e o gametófito eram basicamente similares, exceto por seus esporângios e gametângios, respectivamente.



17.13 *Aglaophyton major*. O cordão central de tecido condutor de *Aglaophyton major* não tem traqueídes, mas contém células similares aos hidroides dos musgos. *Aglaophyton major* pode ser um estágio intermediário, considerada como protraqueófito, na evolução das plantas vasculares; era anteriormente conhecida como *Rhynia major*, quando era considerada uma planta vascular.

Filo Zosterophyllophyta

Os fósseis de um segundo filo extinto de plantas vasculares sem sementes – Zosterophyllophyta – foram encontrados em estratos do período Devoniano Inferior ao Superior, há aproximadamente 408 até 370 milhões de anos. Como as riniófitas, não apresentavam folhas e eram dicotomicamente ramificadas. Os caules aéreos eram revestidos por uma cutícula, porém somente os superiores possuíam estômatos, indicando que os ramos inferiores poderiam estar imersos na lama. Em *Zosterophyllum*, tem sido sugerido que os ramos inferiores frequentemente produziam ramos laterais que se dividiam em dois eixos, um que crescia para cima e o outro, para baixo (Figura 17.10B). Os ramos que cresciam para baixo podem ter funcionado como raízes, proporcionando sustentação, permitindo à planta expandir-se. As zosterofilófitas são assim denominadas em virtude da sua semelhança geral ao gênero *Zostera*, angiosperma marinha atual que se assemelha de modo superficial a gramíneas.

Diferentemente daqueles de riniófitas, os esporângios globosos ou em forma de rim de zosterofilófitas eram formados lateralmente em pedicelos curtos. Essas plantas eram homosporadas. A estrutura interna das zosterofilófitas era essencialmente semelhante àquelas das riniófitas, exceto que nas zosterofilófitas as primeiras células de xilema a amadurecer estavam localizadas na periferia do cordão de xilema e as últimas a amadurecer, no centro. Este processo, conhecido como diferenciação centrípeta, é o oposto da diferenciação centrífuga encontrada nas riniófitas.

As primeiras zosterofilófitas foram, quase certamente, os ancestrais das licófitas. Os esporângios

das zosterofilófitas e das primeiras licófitas são muito similares e nestes dois grupos são formados lateralmente. O xilema de ambos os filis também se diferenciava centripetamente.

Filo Trimerophytophyta

O filo Trimerophytophyta, que provavelmente evoluiu diretamente das riniófitas, em sua maioria contém plantas de diversas linhagens evolutivas que parecem representar o grupo ancestral, tanto das samambaias como das progimnospermas; elas formam um grupo diversificado. Plantas maiores e mais complexas que as riniófitas ou zosterofilófitas (Figura 17.10C), as trimerófitas apareceram primeiramente no período Devoniano Inferior, há cerca de 395 milhões de anos, e se tornaram extintas pelo final do Devoniano Médio, cerca de 20 milhões de anos depois – um período relativamente curto de existência.

Embora fossem geralmente maiores e mais especializadas evolutivamente que as riniófitas, as trimerófitas ainda careciam de folhas. A ramificação, entretanto, era mais complexa, com o eixo principal formando sistemas de ramos laterais que se dicotomizavam várias vezes. As trimerófitas, como as riniófitas e zosterofilófitas, eram homosporadas. Alguns de seus ramos menores terminavam em esporângios alongados, enquanto outros eram inteiramente vegetativos. Além de seu padrão de ramificação mais complexo, as trimerófitas tinham um cordão vascular mais desenvolvido que os das riniófitas. Junto com uma larga faixa de células de paredes espessadas, no córtex, o grande cordão vascular provavelmente era capaz de suportar uma planta consideravelmente grande, com mais de 1 m de altura. Como nas riniófitas, o xilema das trimerófitas diferenciava-se centrifugamente. O nome do filo vem das palavras gregas *tri*, *meros* e *phyton*, significando “planta tripartida”, em razão da organização dos ramos secundários em três fileiras no gênero *Trimerophyton*.

Filo Lycopodiophyta

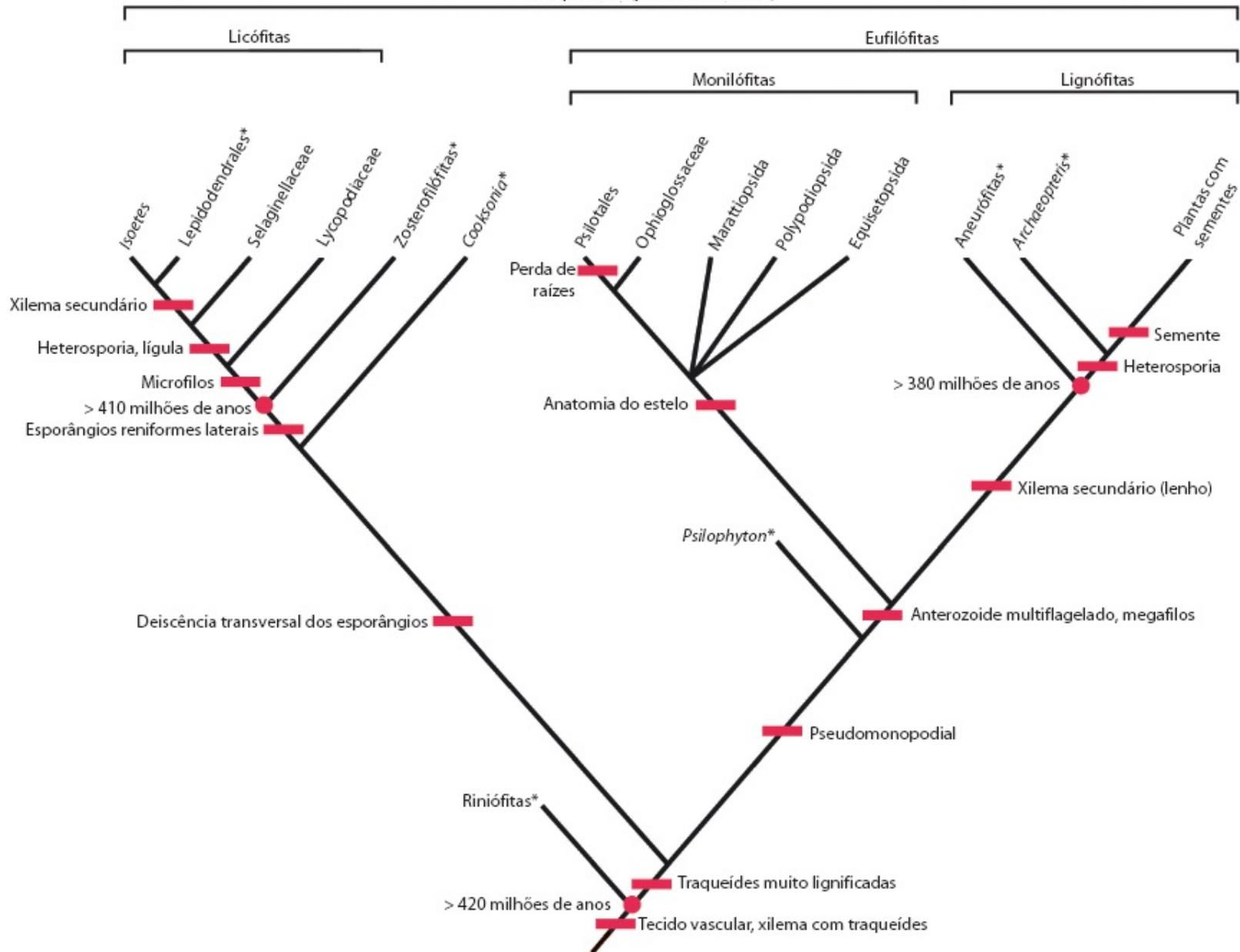
Os 10 a 15 gêneros e aproximadamente 1.200 espécies atuais de Lycopodiophyta são os representantes de uma linha evolutiva que vem desde o período Devoniano. Evidências morfológicas e moleculares indicam que, do Devoniano Inferior ao Médio (há mais de 400 milhões de anos), ocorreu uma divisão basal, separando um *clado licófitas* que inclui a linhagem das licófitas atuais de um clado conhecido como eufilófitas (Figura 17.14). O *clado eufilófitas* inclui todas as outras linhagens de plantas vasculares atuais – as monilófitas (samambaias e cavalinhas) e as plantas com sementes.

Há uma série de ordens de licófitas, e pelo menos três das ordens extintas incluíam árvores pequenas a grandes. As três ordens atuais de licófitas, entretanto, constituem-se inteiramente em plantas herbáceas não lenhosas; cada ordem inclui uma única família. Todas as licófitas atuais e fósseis possuem microfílos, e este tipo de folha, que apresenta relativamente pouca diversidade de forma, é muito característico do filo; todas as licófitas são eusporangiadas. As licófitas arbóreas, tais como *Lepidodendron*, estavam entre as plantas dominantes das florestas que formaram as jazidas de carvão no período Carbonífero (ver Quadro “Plantas do Carbonífero”). A maioria das linhagens de licófitas lenhosas – aquelas que exibiam crescimento secundário – tornou-se extinta antes do final da era Paleozoica, há 248 milhões de anos.

Os licopódios pertencem à família Lycopodiaceae

Dentre as Lycophyta atuais, talvez o grupo mais familiar seja o dos licopódios, família Lycopodiaceae (ver Figura 12.16C). Todos, exceto dois gêneros de licófitas atuais, pertencem a essa família, que anteriormente agrupava a maioria dos seus membros no gênero *Lycopodium*. Sete desses gêneros são encontrados nos EUA e Canadá, porém a maioria das 350 a 400 espécies estimadas na família é tropical. As delimitações taxonômicas dos gêneros dessa família são insatisfatoriamente conhecidas, e basicamente 15 gêneros podem ser atualmente reconhecidos. As Lycopodiaceae estendem-se das regiões árticas até os trópicos, porém raramente formam elementos conspícuos em qualquer comunidade de plantas. A maioria das espécies tropicais, muitas das quais pertencentes ao gênero *Phlegmariurus*, é epífita e por isso raramente são vistas, porém muitas das espécies de regiões temperadas formam tapetes que podem ser evidentes nos solos das florestas.

Os esporófitos da maioria dos gêneros das Lycopodiaceae é constituído por um rizoma ramificado do qual surgem ramos aéreos e raízes. Tanto o caule como a raiz são protostélicos (Figura 17.15). Os microfilos de Lycopodiaceae são, geralmente, dispostos espiraladamente, porém parecem ser opostos ou verticilados em alguns membros do grupo. As Lycopodiaceae são homosporadas; os esporângios ocorrem individualmente sobre a superfície superior dos microfilos férteis denominados *esporofilos*, que são folhas modificadas ou órgãos semelhantes a folha que contêm esporângios, os quais produzem esporos (Figura 17.16). Em *Huperzia* (Figura 17.17A) e *Phlegmariurus*, os esporofilos são semelhantes aos microfilos estéreis e estão difusos entre estes. Nos outros gêneros de Lycopodiaceae, encontrados nos EUA e Canadá, incluindo *Diphasiastrum* (ver Figura 12.16C) e *Lycopodium*, os esporofilos não fotossintetizantes estão agrupados em *estróbilos*, ou cones, na extremidade dos ramos aéreos (Figura 17.17B).

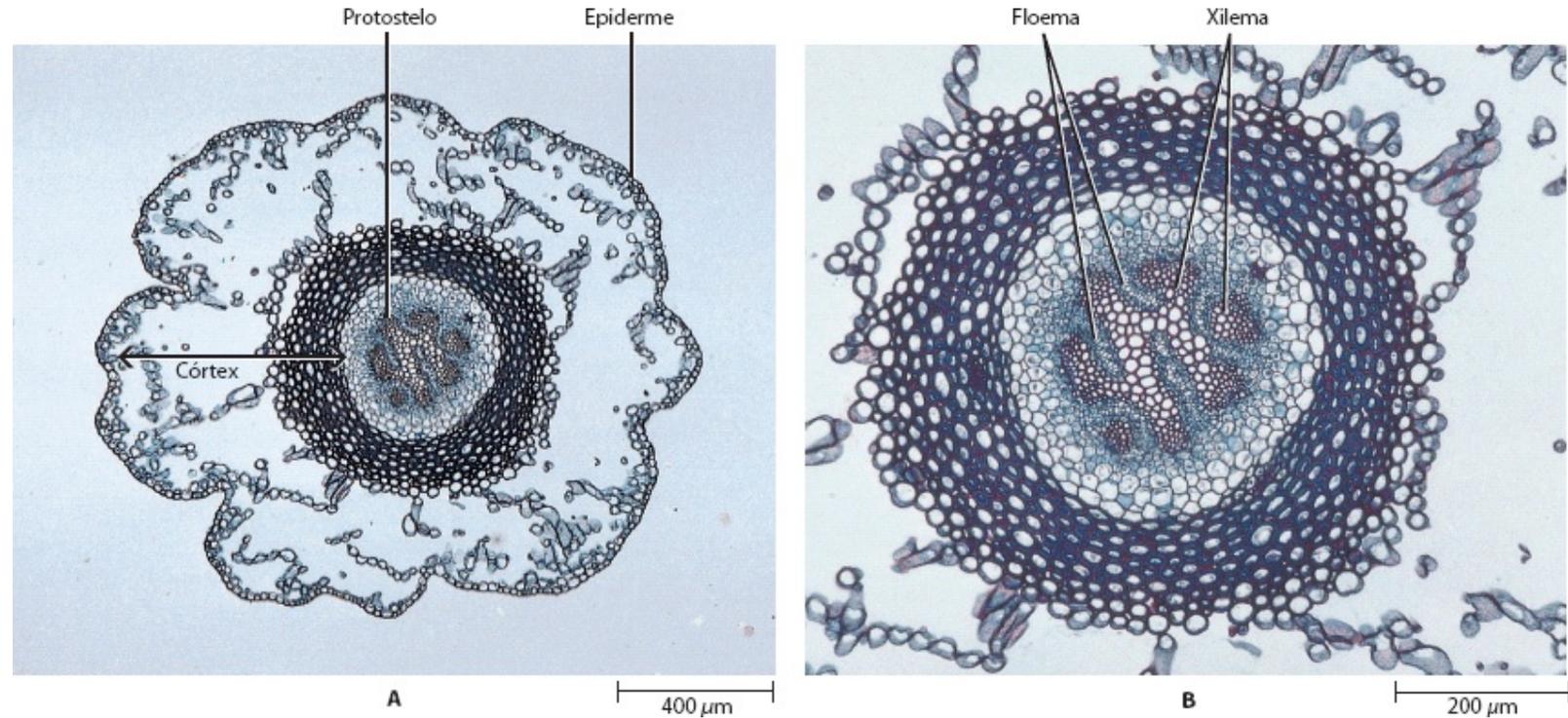


17.14 Relações filogenéticas de plantas vasculares (traqueófitas). Esta árvore filogenética mostra a divisão basal entre o clado licófito e o clado eufilófito. Também são mostradas as relações entre algumas plantas vasculares sem sementes, especificamente monilófitas (as Psilotopsida, compreendendo Psilotales e Ophioglossales, e Marattiopsida, Polypodiopsida e Equisetopsida) e progimnospermas (aneurófitas e *Archaeopteris*), e plantas com sementes. O clado que contém as progimnospermas e as plantas com sementes foi chamado de lignófitas ou produtoras de madeira. Os caracteres distintivos dos principais clados estão assinalados. Os asteriscos indicam táxons extintos.

Após a germinação, os esporos de Lycopodiaceae dão origem a gametófitos bissexuados que, dependendo do gênero, são estruturas irregularmente lobadas e verdes (*Lycopodiella*, *Palhinhaea* e *Pseudolycopodiella*, entre os gêneros encontrados nos EUA e Canadá) ou estruturas micorrízicas, subterrâneas, não fotossintetizantes (*Diphasiastrum*, *Huperzia*, *Lycopodium* e *Phlegmariurus*, entre os gêneros encontrados nos EUA e Canadá). O desenvolvimento e a maturação dos arquegônios e anterídios em um gametófito de Lycopodiaceae podem levar de 6 até 15 anos, e seus gametófitos podem ainda produzir uma série de esporófitos em sucessivos arquegônios enquanto continuarem a crescer. Embora os gametófitos sejam bissexuados, as taxas de autofecundação são muito baixas, e os gametófitos destas espécies predominantemente realizam fecundação cruzada.

A água é necessária para a fecundação em Lycopodiaceae. O anterozoide biflagelado nada na água

até o arquegônio. Após a fecundação, o zigoto desenvolve-se em um embrião, que cresce no ventre do arquegônio. O esporófito jovem pode permanecer preso ao gametófito por um longo período, porém ao final torna-se independente. O ciclo de vida de *Lycopodium lagopus*, representativo daquelas Lycopodiaceae que apresentam gametófito subterrâneo e micorrízico e formam estróbilo, está ilustrado na Figura 17.16.



17.15 Protostelo. O caule e a raiz de membros da família Lycopodiaceae são protostélicos. **A.** Seção transversal do caule de *Diphasiastrum complanatum*, mostrando os tecidos maduros. Observe os grandes espaços de ar no córtex, que circunda o protostelo central. **B.** Detalhe do protostelo de *D. complanatum*, mostrando xilema e floema. Ver também a Figura 17.3.

Entre os gêneros de Lycopodiaceae encontrados nos EUA e Canadá, *Huperzia* (Figura 17.17A) consiste em sete espécies; *Lycopodium* (Figura 17.17B), 5 espécies; *Diphasiastrum* (ver Figura 12.16C), 11 espécies; e *Lycopodiella*, 6 espécies. Esses gêneros e outros atualmente reconhecidos em Lycopodiaceae diferem em várias características, incluindo a disposição dos esporofilos, a presença de rizomas, a organização do corpo vegetativo, a natureza do gametófito e o número cromossômico básico.

A planta modelo *Selaginella mollendorffii* pertence à família Selaginellaceae

Entre os gêneros de Lycopphyta atuais, *Selaginella*, o único gênero da família Selaginellaceae, possui a maioria das espécies, cerca de 750. Entre essas espécies, tem importância *Selaginella mollendorffii*, planta modelo, que tem seu genoma sequenciado. Grande parte da família de *S. mollendorffii* tem distribuição tropical. Muitas crescem em locais úmidos, embora umas poucas habitem os desertos, tornando-se dormentes durante as épocas mais secas do ano. Entre essas últimas está a chamada planta da ressurreição, *Selaginella lepidophylla*, encontrada no Texas, Novo México e México (Figura 17.18A).

O esporófito herbáceo de *Selaginella* é basicamente semelhante àqueles de algumas Lycopodiaceae, pois apresentam microfílos e seus esporofílos estão organizados em estróbilos

(Figura 17.18B). Diferentemente de Lycopodiaceae, todavia, *Selaginella* tem um apêndice pequeno em forma de escama, denominado *lígula*, próxima da base da face superior de cada microfilo e esporofilo (Figura 17.19). O caule e a raiz são protostélicos (Figura 17.20).

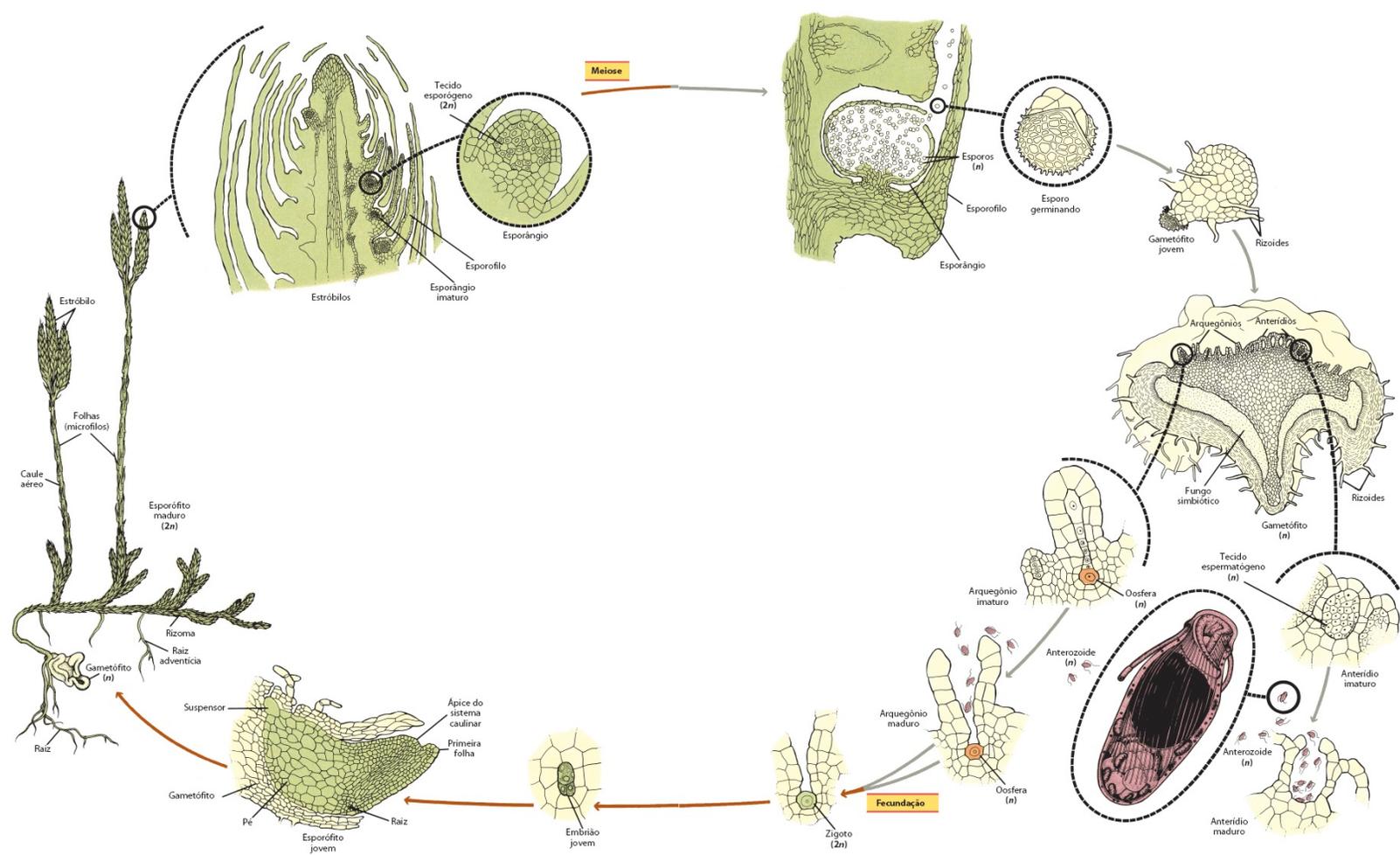
Enquanto as Lycopodiaceae são homosporadas, *Selaginella* é heterosporada, com gametófitos unissexuados – masculino e feminino. Cada esporofilo forma um único esporângio na sua face superior. Os megasporângios são formados nos *megasporofilos*, e os microsporângios são formados nos *microsporofilos*. Os dois tipos de esporângios ocorrem no mesmo estróbilo.

Os gametófitos masculinos (microgametófitos) em *Selaginella* desenvolvem-se dentro dos micrósporos e carecem de clorofila. Na maturidade, o gametófito masculino consiste em uma única célula protalar ou célula vegetativa e um anterídio, que dá origem a muitos anterozoides biflagelados. A parede do micrósporo deve romper-se para que o anterozoide seja liberado.

Durante o desenvolvimento do gametófito feminino (megagametófito), o envoltório ou parede do megásporo rompe-se e o gametófito projeta-se através da ruptura para o lado externo. Essa é a porção do gametófito feminino na qual o arquegônio desenvolve-se. Tem sido relatado que o gametófito feminino às vezes desenvolve cloroplastos, embora a maioria dos gametófitos de *Selaginella* obtenha sua nutrição a partir das substâncias nutritivas armazenadas no interior dos megásporos.

A água é necessária para que o anterozoide nade até os arquegônios e fecundem as oosferas. Geralmente a fecundação ocorre após os gametófitos terem sido dispersos do estróbilo. Durante o desenvolvimento dos embriões, tanto em Lycopodiaceae como em *Selaginella*, uma estrutura denominada *suspensor* é formada. Embora inativo em Lycopodiaceae e em algumas espécies de *Selaginella*, em outras espécies de *Selaginella* o suspensor serve para empurrar o embrião em desenvolvimento para o interior do tecido rico em nutrientes do gametófito feminino. Gradualmente, o esporófito em desenvolvimento emerge do gametófito e torna-se independente.

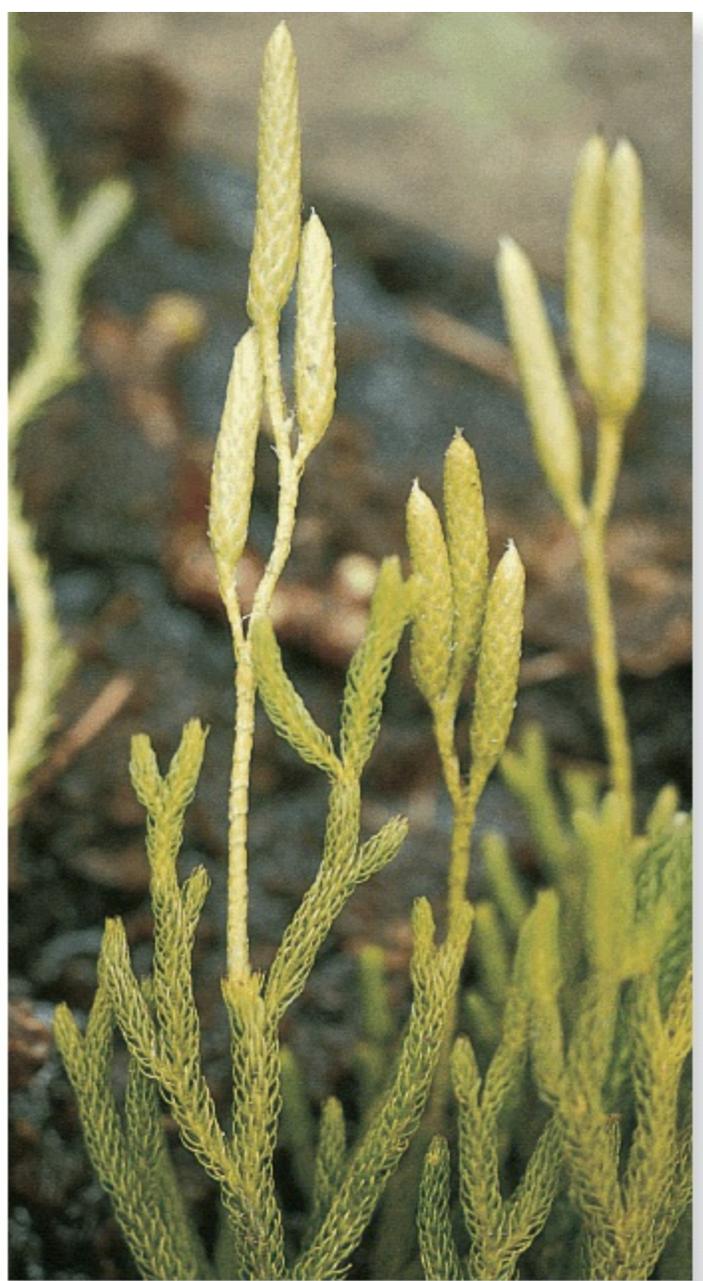
O ciclo de vida de *Selaginella* está ilustrado na Figura 17.19.



17.16 Ciclo de vida de *Lycopodium lagopus*. Como as Lycopodiaceae são homosporadas, a meiose resulta na formação de esporos que dão origem a gametófitos bissexuados, que abrigam tanto arquegônios como anterídios (à direita). Os gametófitos de alguns gêneros de Lycopodiaceae são subterrâneos e requerem a presença de um fungo micorrízico para seu desenvolvimento normal, como mostrado aqui. A água é necessária para que o anterozoide biflagelado possa nadar até a oosfera. Com a fecundação, o zigoto é formado. O desenvolvimento do embrião ocorre no interior do arquegônio. O esporófito jovem que pode permanecer preso ao gametófito por um longo período torna-se, ao final, um organismo independente. Em alguns gêneros de Lycopodiaceae, as folhas que sustentam os esporângios ou esporofilos estão agrupadas em estróbilos ou cones, como ilustrado aqui para o gênero *Lycopodium*.



A



B

17.17 Esporofilos e estróbilos. **A.** *Huperzia lucidula* é um representante daqueles gêneros de Lycopodiaceae que não apresentam cones ou estróbilo diferenciado. Os esporângios (pequenas estruturas amarelas ao longo do caule) crescem na axila dos microfilos férteis conhecidos como esporofilos. Áreas de esporofilos férteis se alternam com regiões de microfilos estéreis. **B.** Os ramos terminais em *Lycopodium lagopus* apresentam em suas extremidades esporofilos agrupados em estróbilos.

As espécies de Isoetes pertencem à família Isoetaceae

O único gênero da família Isoetaceae é *Isoetes*, com cerca de 150 espécies. *Isoetes* é o parente atual mais próximo das antigas licófitas arbóreas do Carbonífero (ver Quadro “Plantas do Carbonífero”). As plantas de *Isoetes* podem ser aquáticas ou podem crescer em lagos que secam em determinadas estações. O esporófito de *Isoetes* é formado por um caule subterrâneo curto e carnoso (cormo), originando microfilos com forma semelhante a cálamos – caule cilíndrico e oco de certas ciperáceas e juncáceas – na porção superior e raízes na sua porção inferior (Figura 17.21). Em *Isoetes*, cada folha é um esporófilo em potencial.

Como *Selaginella*, *Isoetes* é heterosporado. Os megasporângios são formados na base de

megasporofilos; e os microsporângios, na base de microsporofilos, os quais são semelhantes aos megasporofilos, porém localizados mais próximos do centro da planta (Figura 17.22). Uma lígula é encontrada exatamente acima do esporângio de cada esporofilo.

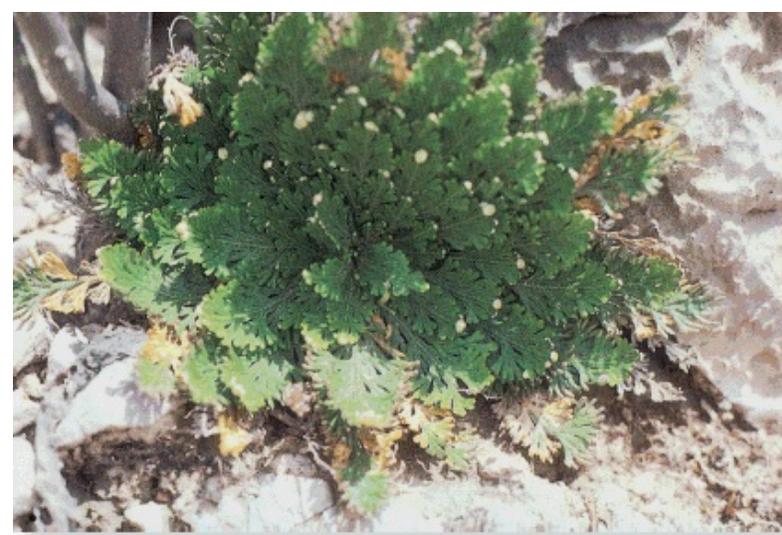
Uma das características que distingue *Isoetes* é a presença de um câmbio especializado que adiciona tecidos secundários ao cormo. O câmbio produz para fora somente tecido de parênquima, enquanto para dentro forma um tecido vascular peculiar, consistindo em elementos crivados, células de parênquima e traqueídes em proporções variáveis.

Algumas espécies de *Isoetes* (algumas vezes colocadas em outro gênero, *Stylites*), encontradas em grandes altitudes nos trópicos, têm a característica única de obter o carbono para a fotossíntese a partir do sedimento no qual elas crescem, e não da atmosfera. As folhas destas plantas carecem de estômatos, têm uma cutícula espessa e basicamente não efetuam trocas gasosas com a atmosfera. Essas espécies, bem como algumas outras espécies de *Isoetes*, que se desidratam em uma parte do ano, apresentam fotossíntese CAM (Capítulo 7).

Filo Monilophyta

A grande maioria das Monilophyta é representada por samambaias

As monilófitas compreendem as samambaias e as cavalinhas (*Equisetum* spp.). Esses grupos já foram considerados filios separados; contudo, análises recentes de características morfológicas e dos genes nucleares e dos cloroplastos indicam que samambaias e cavalinhas formam um clado (Monilophyta) com quatro linhagens (Figura 17.14): (1) Psilotopsida, (2) Marattiopsida, (3) Polypodiopsida e (4) Equisetopsida. As relações entre essas linhagens ainda estão sendo ativamente investigadas. O termo comum “samambaia” é aplicado aos membros das linhagens Psilotopsida, Marattiopsida e Polypodiopsida.



A



B



C



D

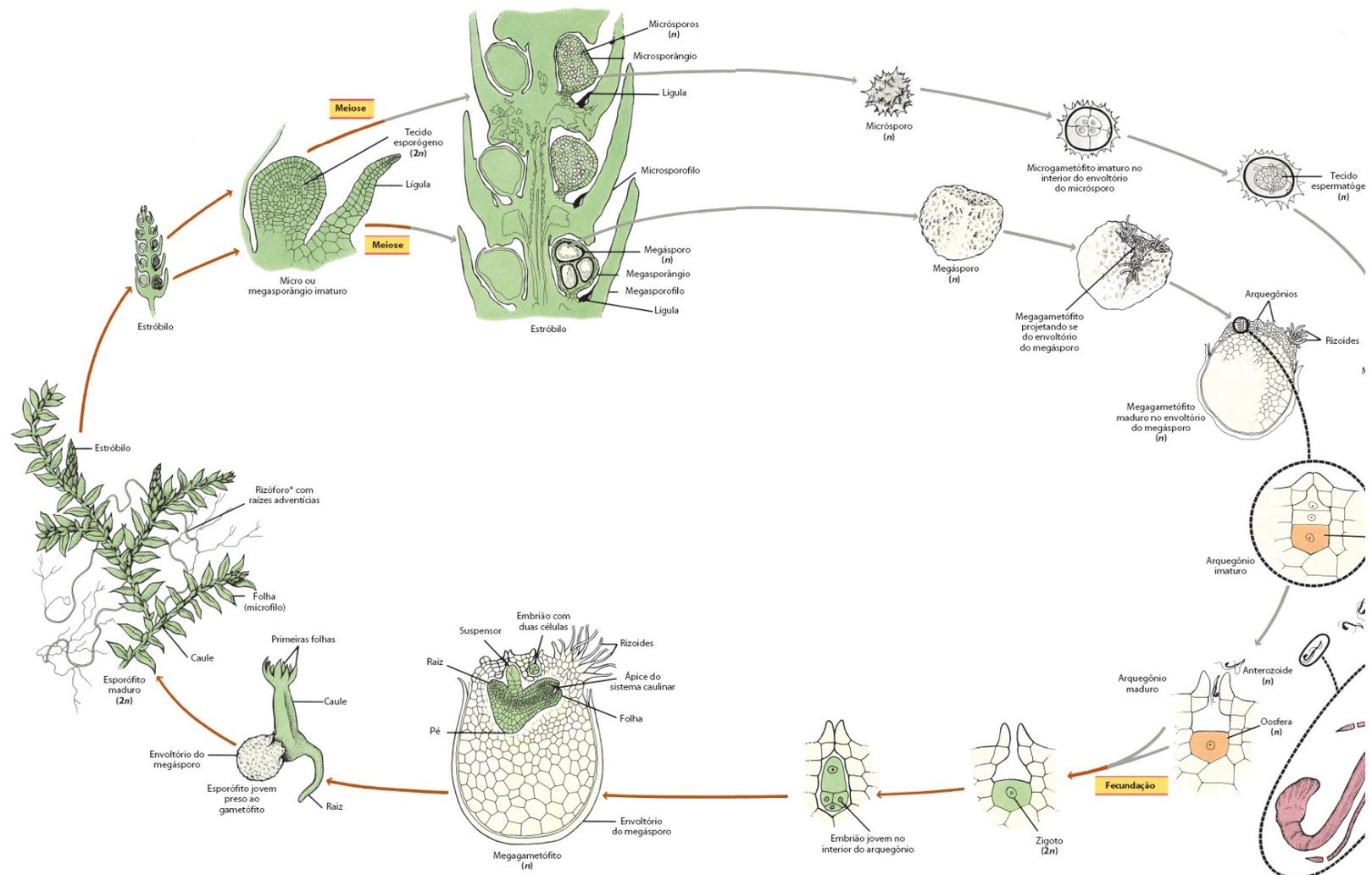
17.18 Representantes de *Selaginella*. **A.** *Selaginella lepidophylla*, a planta-da-ressurreição, torna-se completamente seca quando a água não está disponível, mas rapidamente revive após uma chuva. Esta planta estava crescendo no Big Bend National Park, no Texas (EUA). **B.** *Selaginella rupestris* com estróbilos. **C.** *Selaginella kraussiana*, uma planta prostrada rastejante. **D.** *Selaginella willdenowii*, dos trópicos do Velho Mundo. Amante da sombra, ela trepa até 7 m e tem folhas azul-pavão com um brilho metálico. Observe os rizomas claros, bem evidentes.

As samambaias são relativamente abundantes no registro fóssil desde o período Carbonífero até o presente (ver Quadro “Plantas do Carbonífero”). Há mais de 12.000 espécies de samambaias atuais, o maior e mais diverso grupo de plantas depois das angiospermas (Figuras 17.23 e 17.24). Parece provável que a diferenciação das samambaias atuais ocorreu no período Cretáceo Superior, depois que a formação das diversas florestas de angiospermas aumentou a extensão de *habitats* nos quais as samambaias puderam se irradiar.

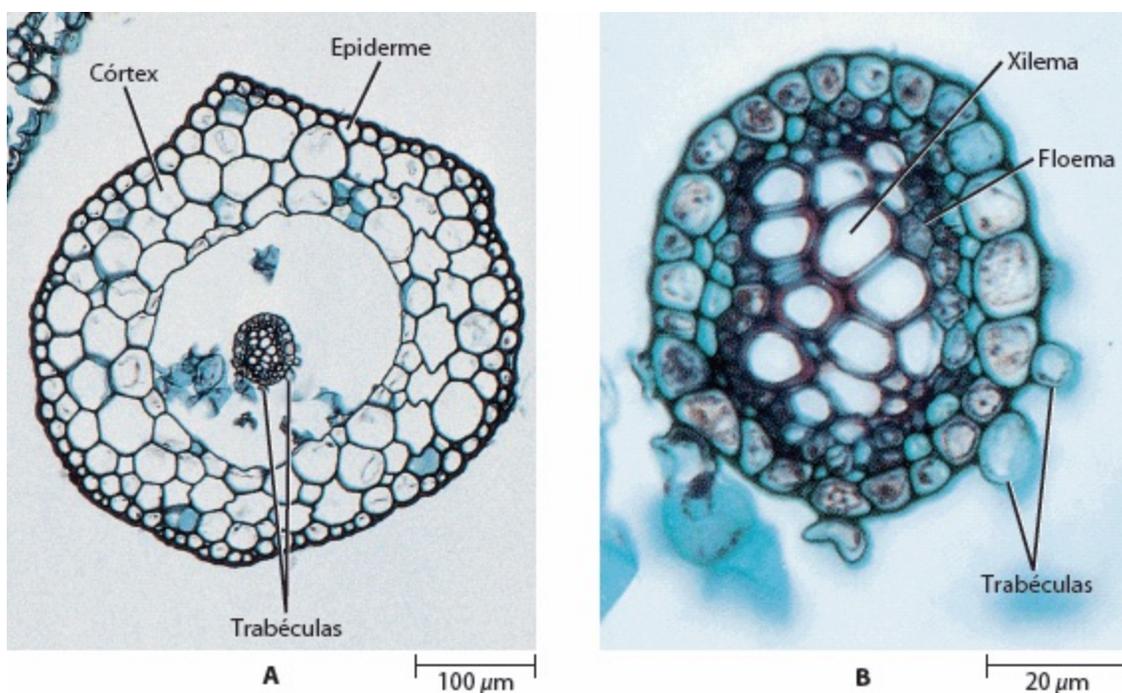
A diversidade das samambaias é maior nos trópicos, onde cerca de 3/4 das espécies são encontradas. Nesses locais não somente há muitas espécies de samambaias, como também elas são abundantes em muitas comunidades vegetais. Somente cerca de 380 espécies de samambaias existem nos EUA e no Canadá, enquanto cerca de 1.000 são encontradas na Costa Rica, um pequeno país tropical na América Central. Cerca de 1/3 de todas as espécies de samambaias tropicais crescem sobre troncos ou ramos de árvores como epífitas (Figura 17.23).

Algumas samambaias são muito pequenas e têm folhas inteiras. *Lygodium* (Figura 17.24), uma

samambaia trepadeira, tem folhas com uma raque (uma extensão do pedúnculo ou pecíolo da folha) torcida e longa, que pode ter até 30 m, ou mais, de comprimento. Em algumas samambaias arbóreas, como as do gênero *Cyathea* (Figura 17.23B), foram registradas altura de mais de 24 m e folhas com mais de 5 m de comprimento. Apesar de os troncos dessas samambaias arbóreas poderem ter 30 cm ou mais de espessura, seus tecidos são inteiramente de origem primária. A maior parte desse espessamento se deve ao manto de raízes fibrosas; o caule verdadeiro tem somente 4 a 6 cm de diâmetro. O gênero herbáceo *Botrychium* (ver Figura 17.26A) é citado há muito tempo como a única samambaia atual conhecida a formar um câmbio vascular; contudo, recentemente passou a ser questionada a existência de um câmbio vascular em *Botrychium*.



17.19 Ciclo de vida de *Selaginella*. *Selaginella* é heterosporada, o que significa que ela possui dois tipos de esporângios – microsporângios e megasporângios – que são formados juntos no mesmo estróbilo no esporófito (acima). Os micrósporos produzidos nos microsporângios desenvolvem-se em microgametófitos, e os megásporos produzidos nos megasporângios desenvolvem-se em megagametófitos. Os micrósporos e os megásporos são dispersos próximos uns dos outros, por isso o anterozoide precisa nadar apenas uma pequena distância para alcançar a oosfera. Cada esporângio apresenta na axila um apêndice em forma de escama, chamado lígula. Em plantas heterosporadas como em *Selaginella*, o desenvolvimento do gametófito inicia-se dentro do envoltório do espora. Como nas plantas com sementes, o esporófito jovem é envolvido pelos tecidos do megagametófito, e a maior fonte de alimento para o embrião em desenvolvimento são as substâncias nutritivas armazenadas no megásporo. Porém, diferindo das plantas com sementes, *Selaginella* não apresenta período de dormência no desenvolvimento do embrião, nem tegumentos que originem a casca da semente. Tipicamente, quatro megásporos são produzidos em cada esporângio, e daí dispersados. (*N.R.T.: O rizóforo é um órgão de natureza caulinar que nasce na bifurcação de ramos com folhas e dele saem raízes adventícias.)



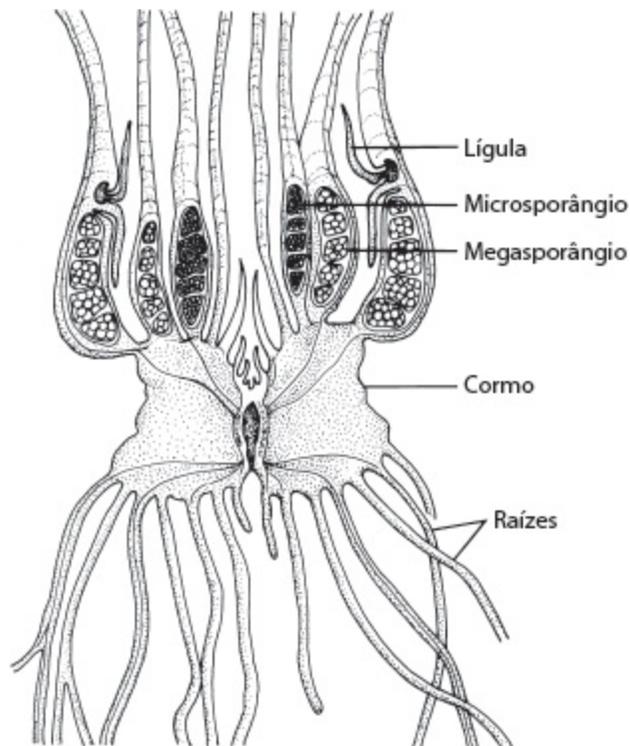
17.20 Protostelo de *Selaginella*. **A.** Seção transversal do caule, mostrando os tecidos maduros. O protostelo está suspenso no meio do caule oco por células corticais alongadas (células endodérmicas) chamadas trabéculas. Apenas uma porção de cada trabécula pode ser vista aqui. **B.** Detalhe do protostelo.

Há dois tipos de esporângios nas samambaias

De acordo com a estrutura e o modo de desenvolvimento de seus esporângios, as samambaias podem ser classificadas como eusporangiadas ou leptosporangiadas (Figura 17.25). A diferença entre esses dois tipos de esporângios é importante para o entendimento das relações entre as plantas vasculares. Em um *eusporângio*, as células parentais, ou iniciais, estão localizadas na superfície do tecido a partir do qual o esporângio é produzido (Figura 17.25A). Estas iniciais dividem-se periclinalmente (paralelamente à superfície), produzindo uma série de células internas e externas. A camada celular externa, através de divisões em ambos os planos, dá origem à parede do esporângio com várias camadas. A camada interna dá origem a um conjunto de células irregularmente orientadas, a partir do qual se originam as células-mãe de esporos. A camada mais interna da parede compreende o *tapete*, que provavelmente nutre os esporos em desenvolvimento. Em muitos eusporângios, as camadas internas da parede são distendidas e comprimidas durante o desenvolvimento, e, deste modo, as paredes destes esporângios podem, aparentemente, constituir-se de uma única camada de células na maturidade. Os eusporângios, que são maiores que os leptosporângios e contêm muito mais esporos, são característicos de todas as plantas vasculares – incluindo as licófitas – exceto as samambaias leptosporangiadas.



17.21 *Isoetes storkii*. Esporófito mostrando as folhas (microfilos) em forma de cálamo, o caule subterrâneo suculeto (cormo) e as raízes. *Isoetes* é o último representante vivo do grupo que incluiu as Lycophyta, arbóreas extintas dos pântanos do período Carbonífero.



17.22 Seção longitudinal de uma planta de *Isoetes*. As folhas são formadas na porção superior e as raízes na porção inferior de um caule subterrâneo curto e carnoso (cormo). Algumas folhas (megasporófilos) sustentam os megasporângios, e outras folhas (os microsporófilos) sustentam os microsporângios, e estão localizadas próximo ao centro da planta.



A



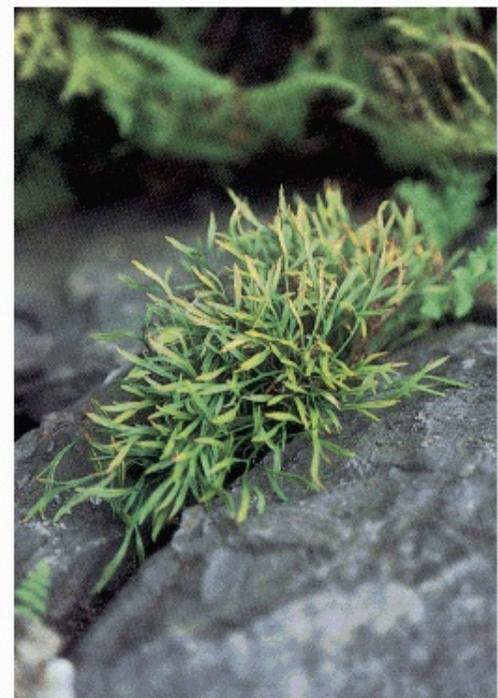
B



C



D



E



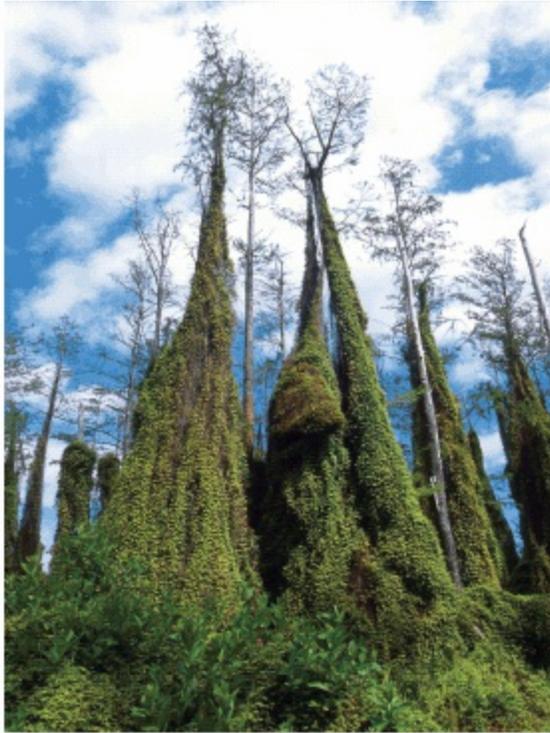
F



G

17.23 Representantes de samambaias. A diversidade de samambaias é ilustrada por alguns gêneros da

maior classe desse grupo de plantas, as Polypodiopsida. **A.** *Lindsaea*, em Volcán Barba, na Costa Rica. **B.** A floresta da samambaia arbórea, *Cyathea lepifera*, no Japão. **C.** *Blechnum spicant*, uma samambaia nativa do noroeste dos EUA, com folhas férteis e vegetativas diferentes. **D.** *Elaphoglossum*, com folhas espessas não divididas, em local próximo a Cuzco, no Peru. **E.** *Asplenium septentrionale*, uma pequena samambaia distribuída em todo o hemisfério norte, crescendo em um solo rico em metal, próximo a uma mina de prata e chumbo, no País de Gales (Grã-Bretanha). **F.** *Pleopeltis polypodioides*, crescendo como epífita sobre um tronco de junípero, em Arkansas (EUA). **G.** Uma espécie de *Hymenophyllum*, samambaia cujo nome é derivado da estrutura das suas folhas delicadas. Samambaias membranáceas, ocorrem como epífitas principalmente em florestas pluviais tropicais ou regiões temperadas úmidas.



A



B



C

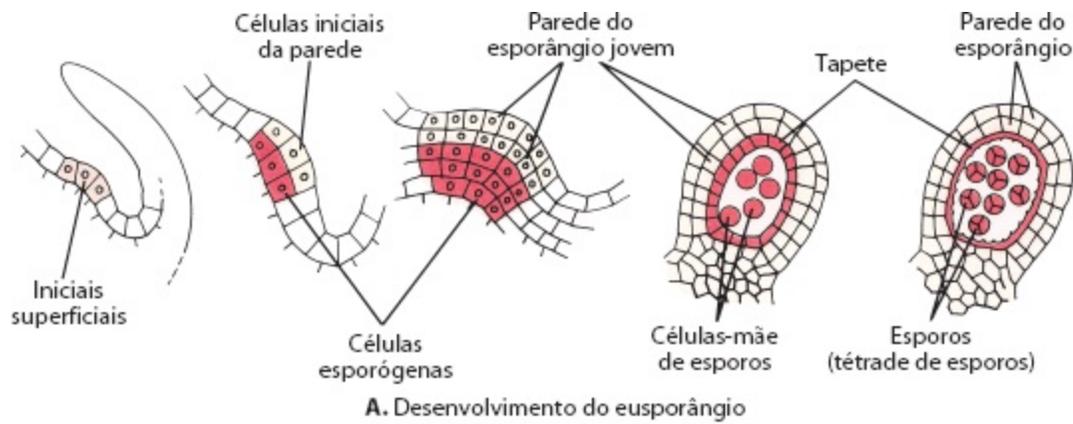
17.24 *Lygodium microphyllum*. **A.** Essa samambaia trepadeira, que cresce em ciprestes no sul da Flórida (EUA), como mostrado aqui, é considerada uma planta invasora na Austrália. O crescimento substancial da samambaia na base das árvores faz com que incêndios no solo, que são normalmente benéficos, evoluam para incêndios de grande monta que destroem as árvores. **B.** Cada folha fértil consegue produzir 20.000 esporos, os quais são dispersados pelo vento a partir do dossel da árvore. Essa é uma estratégia reprodutiva

eficiente que frustra os esforços para controlar a propagação dessas samambaias. **C.** Folhas não férteis.

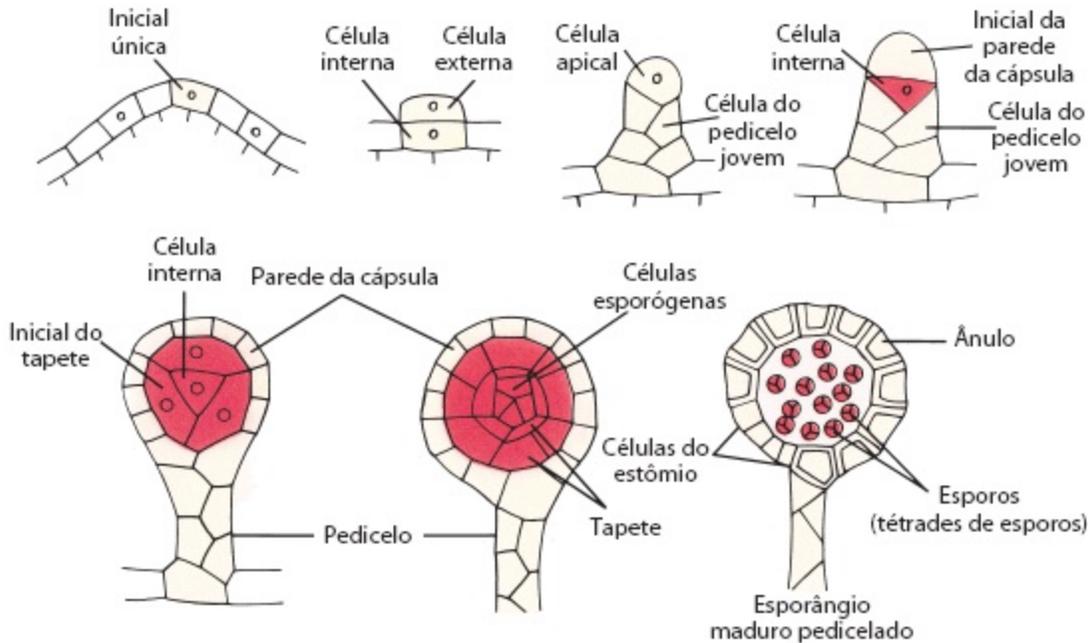
Diferentemente da origem multicelular dos eusporângios, os *leptosporângios* originam-se a partir de uma única célula inicial superficial, que se divide transversal ou obliquamente (Figura 17.25B). Por esta divisão são produzidas duas células. A interna pode contribuir com células que originam uma grande parte do pedicelo do esporângio ou, mais comumente, permanecer inativa e não participar no desenvolvimento posterior do esporângio. Por meio de um padrão preciso de divisões, a célula externa dá origem a um elaborado esporângio pedicelado com uma cápsula esférica, a qual possui uma parede com uma camada de células de espessura. Internamente a esta parede existe um tapete com duas camadas, típico dos leptosporângios. A massa interna do leptosporângio finalmente se diferencia em células-mãe de esporos, que sofrem meiose para produzir quatro esporos cada uma.

Após alimentar as células jovens em divisão no interior do esporângio, o material do tapete é depositado ao redor dos esporos, criando sulcos, espinhos e outros tipos de ornamentos superficiais, que são frequentemente peculiares para cada família ou gênero. Os esporos são expostos após a ruptura do *estômio*, um conjunto de células especializadas presentes no esporângio. Os esporângios são pedicelados e cada um contém uma camada especial de células com paredes desigualmente espessadas denominada *ânulo*. À medida que o esporângio seca, a contração do ânulo causa o rompimento no meio da cápsula. A súbita explosão e a volta do ânulo para sua posição original resulta, então, em uma descarga dos esporos como se fossem atirados por uma catapulta. Nos eusporângios, os pedicelos apresentam-se maiores, e embora possa haver linhas de deiscências pré-formadas, não há ânulo ou sistema tipo catapulta para o descarregamento dos esporos.

A maioria das samambaias atuais é homosporada, produzindo apenas um tipo de esporo. A heterosporia, na qual há produção de micrósporos e megásporos, está restrita a samambaias aquáticas (ver Figura 17.36), que discutiremos a seguir. Poucas samambaias extintas também eram heterosporadas. Consideramos aqui alguns exemplos de cada uma das quatro principais linhagens de monilófitas.



A. Desenvolvimento do eusporângio



B. Desenvolvimento do leptosporângio

17.25 Eusporângio e leptosporângio. Desenvolvimento e estrutura dos dois tipos principais de esporângios de samambaias. **A.** O eusporângio origina-se de uma série de células parentais ou iniciais superficiais. Cada esporângio desenvolve uma parede com duas ou mais camadas de espessura (embora na maturidade as camadas internas da parede possam ser comprimidas) e um grande número de esporos. **B.** O leptosporângio origina-se de uma única célula inicial, que primeiro produz o pedicelo e então a cápsula. Cada leptosporângio dá origem a um número relativamente pequeno de esporos.

As classes Psilotopsida e Marattiopsida são samambaias eusporangiadas

A classe Psilotopsida é constituída por duas ordens de samambaias homosporadas, a saber, Ophioglossales e Psilotales. Dos quatro gêneros da Ophioglossales, *Botrychium* (Figura 17.26A) e *Ophioglossum*, conhecida popularmente como língua-de-serpente (Figura 17.26B) são comuns nas regiões temperadas do Norte. Nestes dois gêneros, uma única folha é normalmente produzida a cada ano a partir do rizoma. Cada folha consiste em duas partes: (1) uma porção vegetativa, ou lâmina, que é profundamente dividida em *Botrychium* e inteira na maioria das espécies de *Ophioglossum*, e (2) um segmento fértil. Em *Botrychium*, o segmento fértil é dividido da mesma forma que a porção vegetativa e forma duas fileiras de eusporângios nos segmentos externos. Em *Ophioglossum*, a porção fértil é inteira e origina duas fileiras de eusporângios imersos.

As Psilotales incluem dois gêneros atuais – *Psilotum* e *Tmesipteris*. *Psilotum* apresenta distribuição tropical e subtropical. Nos EUA, ocorre no Alabama, Arizona, Flórida, Havaí,

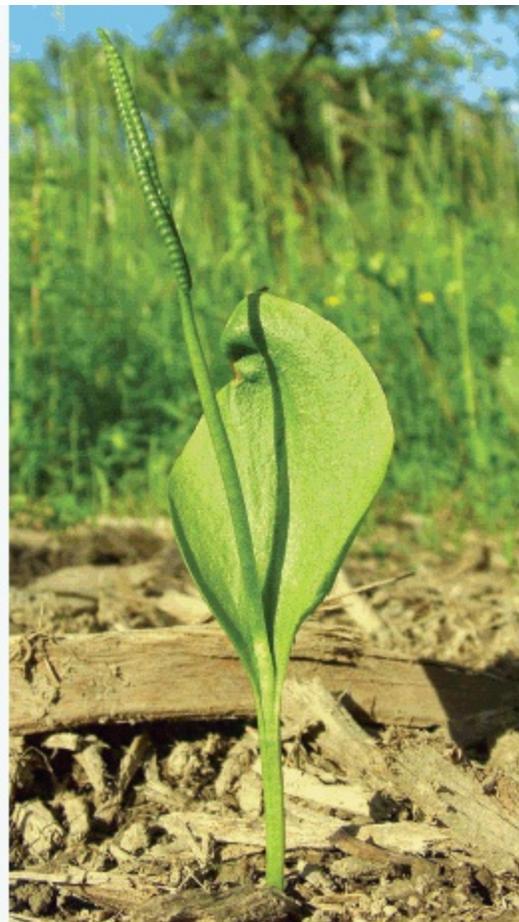
Louisiana, Carolina do Norte e Texas, bem como em Porto Rico. Trata-se de uma erva daninha comum em estufas. *Tmesipteris* tem distribuição restrita a Austrália, Nova Caledônia, Nova Zelândia e a outras regiões do Sul do Pacífico. Os dois gêneros são plantas muito simples. Sua estrutura simples – folhas pequeninas e ausência de raízes – parece ser uma condição derivada.

O esporófito de *Psilotum* consiste em uma porção aérea dicotomicamente ramificada com “estruturas foliares” pequenas semelhantes a escamas e uma porção subterrânea ramificada ou um sistema de rizomas com muitos rizoides. Um fungo simbiótico – um glomeromiceto endomicorrízico (Capítulo 14) – é encontrado nas células corticais externas dos rizomas. Os esporângios de *Psilotum* estão, geralmente, agregados em grupos de três nas extremidades de ramos laterais curtos (Figura 17.27).

Tmesipteris cresce como epífita sobre samambaias e outras plantas (Figura 17.28) e em reentrâncias de rochas. As folhas de *Tmesipteris*, que são maiores que as estruturas em forma de escama de *Psilotum*, têm um único feixe vascular não ramificado. Em outros aspectos, *Tmesipteris* é basicamente semelhante a *Psilotum*.

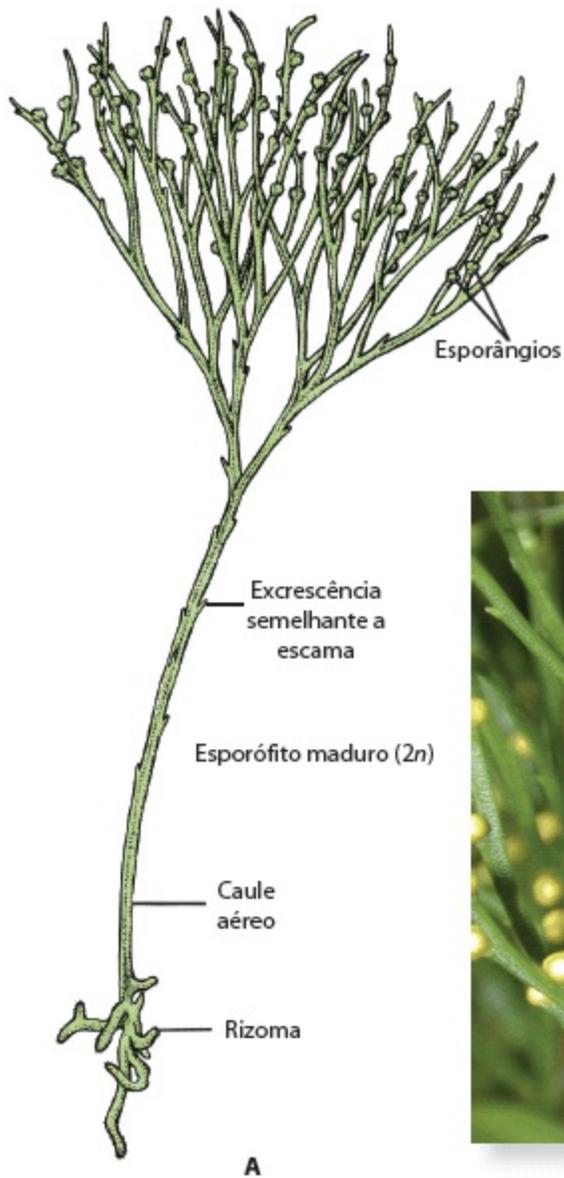


A



B

17.26 Ophioglossales. Representantes de dois gêneros de Ophioglossales encontrados na América do Norte. **A.** *Botrychium dissectum*. No gênero *Botrychium*, a porção vegetativa e inferior da folha é dividida. **B.** Em *Ophioglossum vulgatum*, a porção inferior da folha não é dividida. Em ambos os gêneros, a porção superior, ereta e fértil da folha é bastante diferente da porção vegetativa.



A

B

17.27 Esporófito de *Psilotum nudum*. **A.** No *Psilotum*, o esporófito consiste em uma parte aérea com ramificação dicotômica, com pequenas excrescências semelhantes a escamas, e um sistema de rizomas. Os esporângios são formados em grupos de três nas axilas de algumas excrescências escamiformes. **B.** A parte aérea com ramificação dicotômica do esporófito com numerosos esporângios amarelos.



A



B

17.28 Tmesipteris. **A.** *Tmesipteris parva* crescendo sobre o tronco de uma samambaia arborecente *Cyathea australis* em New South Wales, Austrália. **B.** *Tmesipteris lanceolata* na Nova Caledônia, uma ilha do sudoeste do Pacífico. As folhas contêm um único feixe vascular sem ramificação.

Os gametófitos de *Botrychium*, *Ophioglossum* e *Psilotum* (Figura 17.29) são estruturas subterrâneas, tuberosas, alongadas e com numerosos rizoides; eles têm fungos simbióticos. Alguns gametófitos de *Psilotum* têm tecido vascular. Os gametófitos são bissexuais, dando origem a anterídios e arquegônios. Os anterozoides são multiflagelados e precisam de água para atingir as oosferas.

Pela natureza de seus gametófitos, a estrutura de suas folhas e vários outros detalhes anatômicos, as Ophioglossales são nitidamente distintas dos outros grupos de samambaias atuais e, claramente, são um grupo distinto que divergiu cedo. Infelizmente, o grupo não possui nenhum registro fóssil completo anterior a cerca de 50 milhões de anos. Não há fósseis de *Psilotum* nem de *Tmesipteris*. Um membro das Ophioglossales, *Ophioglossum reticulatum*, tem o mais alto número de cromossomos conhecido em qualquer organismo vivo, com o complemento diploide de cerca de 1.260 cromossomos.

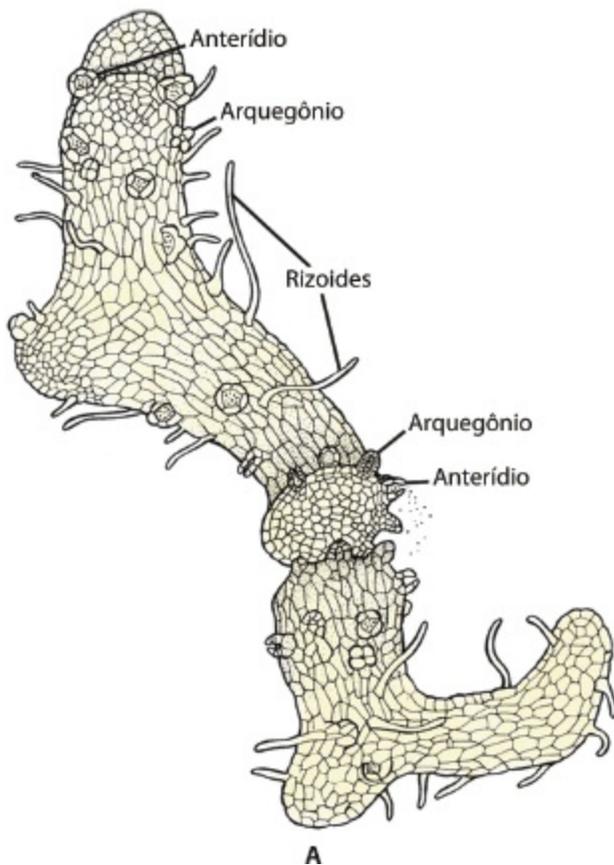
O único outro grupo de samambaias eusporângias, as Marattiopsida tropicais, é um grupo antigo com um registro fóssil que vem desde o período Carbonífero. Os membros dessa ordem assemelham-se mais aos grupos de samambaias mais conhecidas do que das Ophioglossales. *Psaronius*, uma samambaia arbórea extinta, era um membro dessa ordem (ver Quadro “Plantas do Carbonífero”). Os seis gêneros de Marattiales atuais incluem cerca de 200 espécies.

A maioria das Polypodiopsida são samambaias homosporadas e leptosporangiadas

Quase todas as samambaias mais conhecidas são membros da classe Polypodiopsida, com pelo

menos 10.500 espécies. Cerca de 35 famílias e 320 gêneros são reconhecidos na classe. As Polypodiopsida diferem de Psilotopsida e Marattiopsida por serem leptosporangiadas; diferem das samambaias aquáticas, que discutiremos a seguir, por serem homosporadas. Todas as samambaias, exceto Psilotopsida e Marattiopsida, são, defato, leptosporangiadas e muito poucas têm gametófitos subterrâneos com fungos simbióticos que são característicos de Psilotopsida e Marattiopsida. Os leptosporângios e outras características distintivas da maioria das samambaias são, evidentemente, especializações, visto que não ocorrem em outras plantas vasculares, incluindo Psilotopsida e Marattiopsida, as quais compartilham mais características com outros grupos de plantas primitivas.

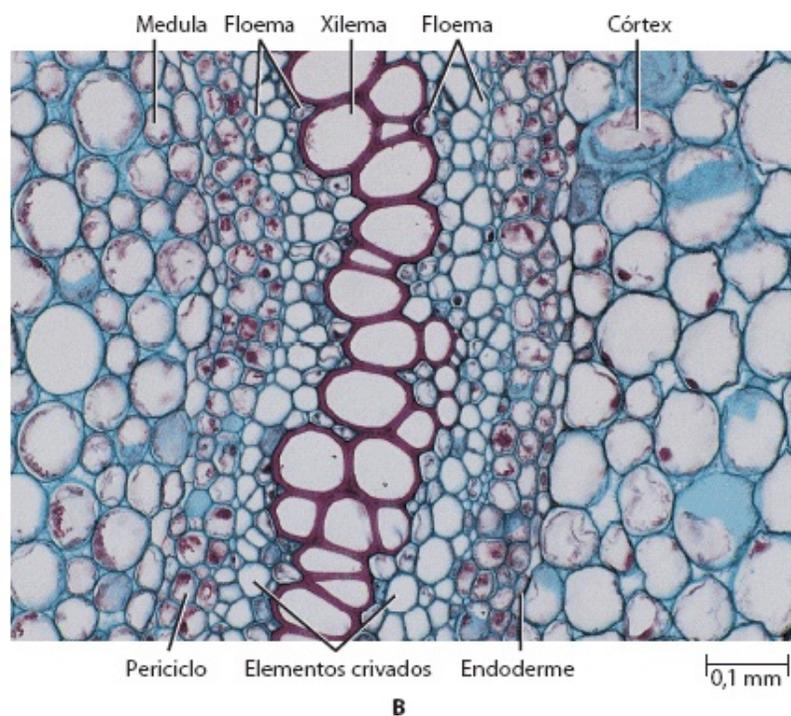
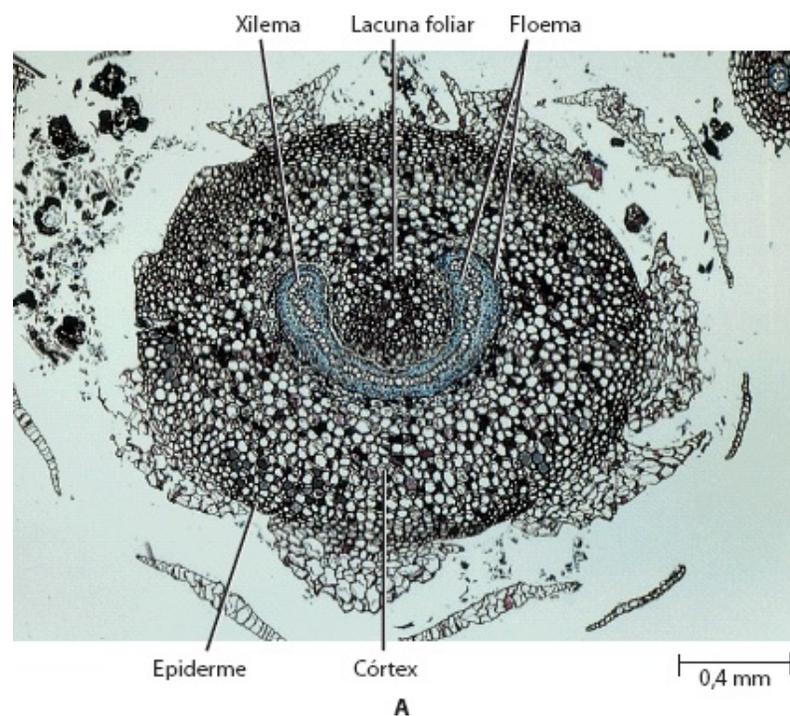
A maioria das samambaias cultivadas e das silvestres de regiões temperadas tem rizomas sifonostélicos (Figura 17.30), que produzem novos conjuntos de folhas a cada ano. O embrião de samambaia produz uma raiz verdadeira, porém ela rapidamente murcha, e as raízes restantes originam-se do rizoma próximo à base das folhas. As folhas ou *frondes* são megafilos e representam a parte mais conspícua do esporófito. Sua proporção superfície/volume alta permite-lhe captar luz do Sol muito mais efetivamente que os microfilos das licófitas. As samambaias são as únicas plantas vasculares sem sementes que possuem megafilos bem desenvolvidos. Comumente, as frondes são compostas, isto é, a lâmina é dividida em folíolos ou *pinas*, que estão presas na *raque*, uma extensão do pecíolo da folha. Em quase todas as samambaias, as folhas jovens são enroladas (circinadas); elas são, em geral, denominadas báculos (Figura 17.31). Este tipo de desenvolvimento da folha é conhecido como *vernação circinada*. O desenrolamento do báculo resulta do crescimento mais rápido na superfície inferior do que na superior da folha em início de desenvolvimento, e é mediado pelo hormônio auxina (ver Capítulo 27), produzido pelas pinas jovens no lado interno do báculo. Esse tipo de vernação protege as delicadas extremidades das folhas embrionárias durante o desenvolvimento. Tanto os báculos quanto os rizomas são geralmente revestidos com tricomas ou com escamas, que são apêndices epidérmicos; as características destas estruturas são importantes na classificação das samambaias.



17.29 Gametófito de *Psilotum nudum*. **A.** O gametófito de *Psilotum* é bissexuado, contendo anterídios e arquegônios. **B.** Os gametófitos, que são subterrâneos, assemelham-se a partes do rizoma.

Os esporângios das Polypodiopsida ocorrem nas margens ou na face inferior das folhas, em folhas especialmente modificadas ou, ainda, em pedicelos separados. Os esporângios comumente ocorrem em agrupamentos denominados *soros* (Figuras 17.32 e 17.33), que podem aparecer como linhas, pontos ou manchas amplas com coloração amarela, alaranjada, castanha ou preta sobre a face inferior de uma fronde. Em muitos gêneros, os soros jovens são cobertos por apêndices especializados da folha, os *indúsios* (Figuras 17.32C e 17.33), que podem murchar quando os esporângios estão maduros e prontos para dispersar seus esporos. A forma do soro, sua posição e a presença ou ausência de um indúcio são características importantes na taxonomia das Polypodiopsida.

Os esporos de samambaias na classe Polypodiopsida dão origem a gametófitos de vida livre, potencialmente bissexuados, que são frequentemente encontrados em locais úmidos, tais como nas superfícies de vasos em casas de vegetação. O gametófito caracteristicamente se desenvolve rapidamente em uma estrutura, em geral, membranosa, achatada e cordiforme, o *protalo*, que apresenta numerosos rizoides na região central da superfície inferior. Tanto os anterídios como os arquegônios desenvolvem-se na superfície ventral (inferior) do protalo. Os anterídios principalmente ocorrem entre os rizoides, enquanto os arquegônios são geralmente formados próximo à reentrância, um entalhe na extremidade anterior do gametófito. A ordem de aparecimento desses gametângios é controlada geneticamente e pode ser mediada por substâncias químicas especiais produzidas pelos gametófitos. O momento de maturação dos anterídios e arquegônios pode determinar se ocorre a autofecundação ou a fecundação cruzada. A água é necessária para os anterozoides multiflagelados nadarem até as oosferas.



17.30 Anatomia dos rizomas de samambaias. **A.** Seção transversal do rizoma de *Adiantum*, uma avenca, mostrando o sifonostelo. Observe a ampla lacuna foliar. **B.** Seção transversal de parte da região vascular do rizoma de *Dicksonia*, uma samambaia arborescente. O floema é composto principalmente de elementos crivados; o xilema é composto inteiramente de traqueídes.



17.31 Báculos. Os báculos de *Matteuccia struthiopteris* são colhidos comercialmente em New England (EUA) e New Brunswick (Canadá); eles são vendidos frescos, enlatados e congelados. Estes báculos têm um sabor semelhante a aspargos crocantes e devem ser colhidos quando apresentam menos de 15 cm de comprimento. Enquanto os báculos dessa espécie são seguros para serem comidos, muitas samambaias são consideradas tóxicas.

Desde o início de seu desenvolvimento, o embrião, ou esporófito jovem, recebe nutrientes do gametófito através de um pé. O desenvolvimento é rápido e o esporófito logo se torna uma planta independente, e, ao mesmo tempo, o gametófito comumente se desintegra.

Caracteristicamente, o esporófito é o estágio perene nas samambaias e o gametófito taloide e pequeno possui vida curta. Notavelmente, os gametófitos em forma de fita ou de filamentos de algumas espécies de samambaias, incluindo três gêneros com seis espécies tropicais encontrados ao sul dos Montes Apalaches (EUA), persistem indefinidamente sem sequer produzir esporófitos (Figura 17.34). Até agora, nem mesmo em laboratório se conseguiu que essas espécies produzissem esporófitos. Os gametófitos reproduzem-se vegetativamente por meio de protuberâncias denominadas gemas, que se desprendem e são levadas pelo vento para formar novas colônias. Essas samambaias parecem distinguir-se das outras espécies produtoras de esporófitos de seus respectivos gêneros, devido a diferenças em suas enzimas, e provavelmente deveriam ser tratadas como espécies distintas. Tais situações são comuns em musgos e estão sendo descobertas em samambaias muito mais amplamente do que antes esperado. Estima-se que populações de gametófitos perenes e de vida livre de *Trichomanes speciosum*, descobertos em Elbsandsteingebirge (uma cadeia de montanhas entre a Alemanha e a República Tcheca), tenham mais de 1.000 anos. Existe a possibilidade de que

sejam relíquias de populações que incluíam tanto esporófitos como gametófitos. A extinção dos esporófitos possivelmente ocorreu como resultado de alterações climáticas durante os intervalos glaciais dos últimos 2 milhões de anos.

O ciclo de vida de uma das Polypodiopsida é mostrado na Figura 17.35.

As samambaias aquáticas, da classe Polypodiopsida, são samambaias heterosporadas e leptosporangiadas

As samambaias aquáticas consistem em uma ordem, Salviniiales, e duas famílias, Marsileaceae e Salviniaceae. Embora elas sejam estruturalmente muito diferentes uma da outra, evidências recentes de análises moleculares indicam que as duas famílias são derivadas de um ancestral terrestre comum. Todas as samambaias aquáticas são heterosporadas, e são as únicas samambaias atuais heterosporadas. Existem cinco gêneros de samambaias aquáticas. Os rizomas delgados dos três gêneros de Marsileaceae, incluindo *Marsilea* (que tem cerca de 50 a 70 espécies), crescem na lama, sobre solo úmido ou, mais frequentemente, com as folhas flutuando na superfície da água (Figura 17.36A). As folhas de *Marsilea* assemelham-se àquelas de um trevo de quatro folhas. Possuem estruturas reprodutivas em forma de feijão, denominadas *esporocarpos*, resistentes à seca e que podem permanecer viáveis mesmo após 100 anos de armazenagem seca; germinam quando colocados em água, produzindo séries de soros. Cada soro porta uma série de megasporângios e microsporângios (Figura 17.36B).

Os dois gêneros de Salviniaceae, *Azolla* (ver Figura 29.12) e *Salvinia* (Figura 17.36C), são plantas pequenas que flutuam na superfície da água. Os dois gêneros produzem seus esporângios em esporocarpos, que são completamente diferentes em estrutura daqueles de Marsileaceae. Em *Azolla*, as pequeníssimas folhas bilobadas e aglomeradas são formadas em caules delgados. Uma bolsa que se forma no lobo superior, fotossintetizante, de cada folha é habitada por colônias da cianobactéria *Anabaena azollae*. O lobo menor, inferior, de cada folha é geralmente quase incolor. Graças à capacidade de *Anabaena* de fixar nitrogênio, *Azolla* é usada para manter a fertilidade de plantações de arroz e de determinados ecossistemas naturais. As folhas inteiras de *Salvinia*, que têm até 2 cm de comprimento, são formadas em verticilos de três sobre o rizoma flutuante. Uma das três folhas pende abaixo da superfície da água e é bastante dividida, assemelhando-se a um conjunto de raízes esbranquiçadas. Estas “raízes”, todavia, formam os esporângios, o que revela que elas são realmente folhas. As duas folhas superiores, que flutuam sobre a água, são cobertas por tricomas que impedem que sua superfície fique molhada, e por isso as folhas flutuam de volta à superfície se forem temporariamente submersas.



A



B



C



D

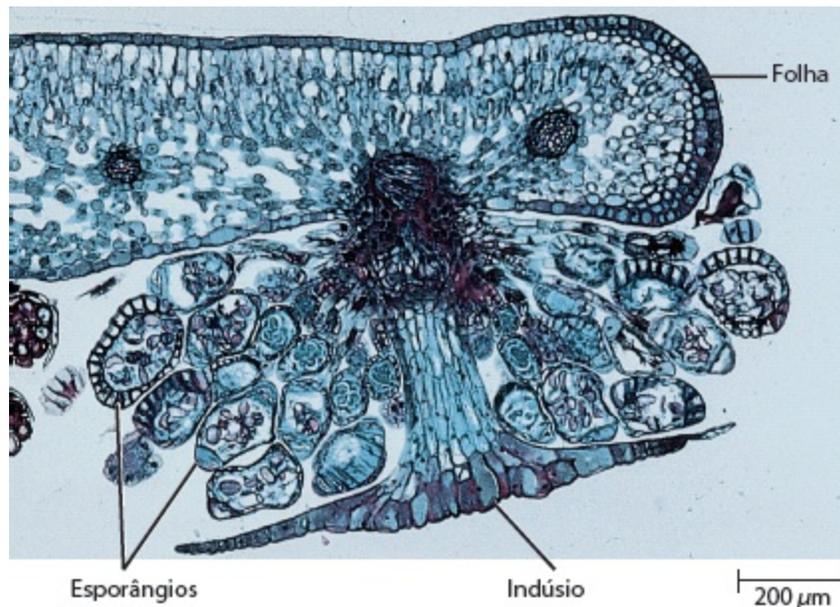
17.32 Soros. Os agrupamentos de esporângios, ou soros, são encontrados sobre o lado inferior ou margens das folhas das samambaias. **A.** Em *Polypodium virginianum* e outras samambaias deste gênero, os soros são nus. **B.** Em *Pteridium aquilinum*, mostrado aqui, assim como nas avencas (*Adiantum*), os soros estão localizados ao longo das margens das lâminas das folhas, que são revolutas. **C.** Nessa espécie de *Polystichum*, os indúsios, que recobrem totalmente os soros, acabam se contraindo e expõem os esporângios quando esses se aproximam da maturidade. **D.** Em *Botrychium dissectum*, os soros são envolvidos pelos lobos globulares da pina (fóliosolos) e por essa razão não são visíveis. Após o inverno, os lobos separam-se levemente e os esporos são liberados no início da primavera, frequentemente sobre a neve.

As Equisetopsida têm caules articulados e são eusporangiadas

Como as licófitas, as equisetófitas existem desde o período Devoniano. Elas alcançaram sua máxima abundância e diversidade mais tarde, na era Paleozoica, há cerca de 300 milhões de anos. Durante os períodos Devoniano Superior e Carbonífero, elas eram representadas pelas calamites (ver páginas anteriores), um grupo de arbóreas que atingia 18 m ou mais de altura, com um tronco que poderia ter mais que 45 cm de espessura. Atualmente as equisetófitas estão representadas por um único gênero

herbáceo, *Equisetum* (Figura 17.37), que consiste em 15 espécies. Uma vez que *Equisetum* é essencialmente idêntico a *Equisetites*, uma planta que apareceu há cerca de 300 milhões de anos atrás, no período Carbonífero, *Equisetum* pode ser o gênero de planta mais antigo sobrevivendo na Terra. A posição das equisetófitas dentro das Monilophyta permanece incerta; entretanto, elas parecem ter união com as Marattiopsida e Polypodiopsida (samambaias leptosporangiadas) como um clado (Figura 17.14).

As espécies de *Equisetum*, conhecidas como cavalinhas, são amplamente distribuídas em locais úmidos ou encharcados, próximos a córregos e ao longo das margens de florestas. As cavalinhas são facilmente reconhecidas pelos seus caules conspicuamente articulados e textura rugosa. As pequenas folhas semelhantes a escamas são verticiladas nos nós. Quando presentes, ramos surgem lateralmente nos nós e alternos com as folhas. Os entrenós (as porções do caule entre nós sucessivos) são estriados, e as estrias são rijas e reforçadas com depósitos de sílica nas células epidérmicas. As cavalinhas foram utilizadas para polir potes e panelas, particularmente nas épocas colonial e de expansão de fronteiras, e por isso receberam o nome de juncos de polimento (*scouring rushes*, em inglês) nos EUA. As raízes surgem nos nós dos rizomas, que são importantes na propagação vegetativa.

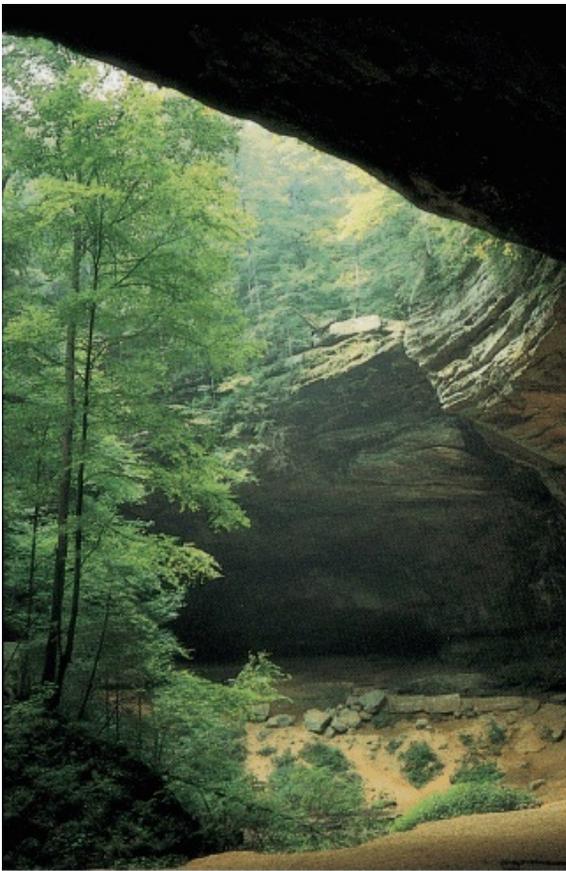


17.33 Soro com um indúcio. Seção transversal da folha de *Cyrtomium falcatum*, uma samambaia homosporada, mostrando um soro na superfície inferior. Os esporângios estão em diferentes estágios de desenvolvimento e são protegidos por um indúcio em forma de guarda-chuva.

Os caules aéreos de *Equisetum* saem de rizomas subterrâneos ramificados, e, apesar de as plantas poderem morrer durante as estações desfavoráveis, os rizomas são perenes. O caule aéreo é anatomicamente complexo (Figura 17.38). Na maturidade, seus entrenós contêm uma medula oca circundada por um anel de canais menores denominados *canais carenais*. Cada um destes canais menores está associado a um feixe de xilema e floema. *Equisetum* é homosporado.

Os esporângios são formados em grupos de 5 a 10 ao longo das margens de pequenas estruturas em forma de guarda-chuva conhecidas como *esporangióforos* (ramos que portam esporângios), que são reunidos em estróbilos (cone) no ápice do caule (Figuras 17.37A e 17.41). Os ramos férteis de algumas espécies não contêm muita clorofila. Nessas espécies, os ramos férteis são nitidamente distintos dos ramos vegetativos, frequentemente aparecendo antes dos últimos no início da primavera

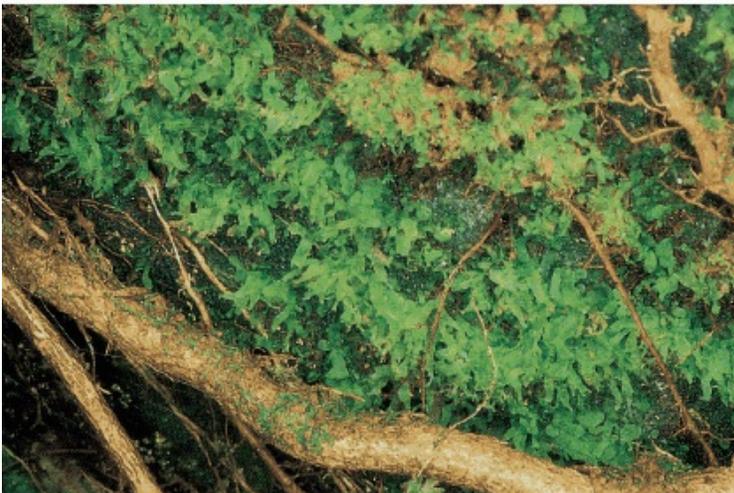
(Figura 17.37). Em outras espécies de *Equisetum*, os estróbilos são formados nas extremidades de diferentes ramos vegetativos (ver Figura 12.16D). Quando os esporos estão maduros, os esporângios se contraem e se rompem ao longo de sua superfície interna, liberando numerosos esporos. Os *elatérios* – faixas espessadas, que se originam da camada externa da parede dos esporos – espiralam se quando úmidos e desenrolam se quando secos, tendo, assim, um papel na dispersão dos esporos (Figuras 17.39 e 17.41). Estes elatérios são bastante distintos dos elatérios que auxiliam na dispersão dos esporos em *Marchantia*. Nessa planta os elatérios são células alongadas com espessamentos de disposição helicoidal (ver Figura 16.12).



A

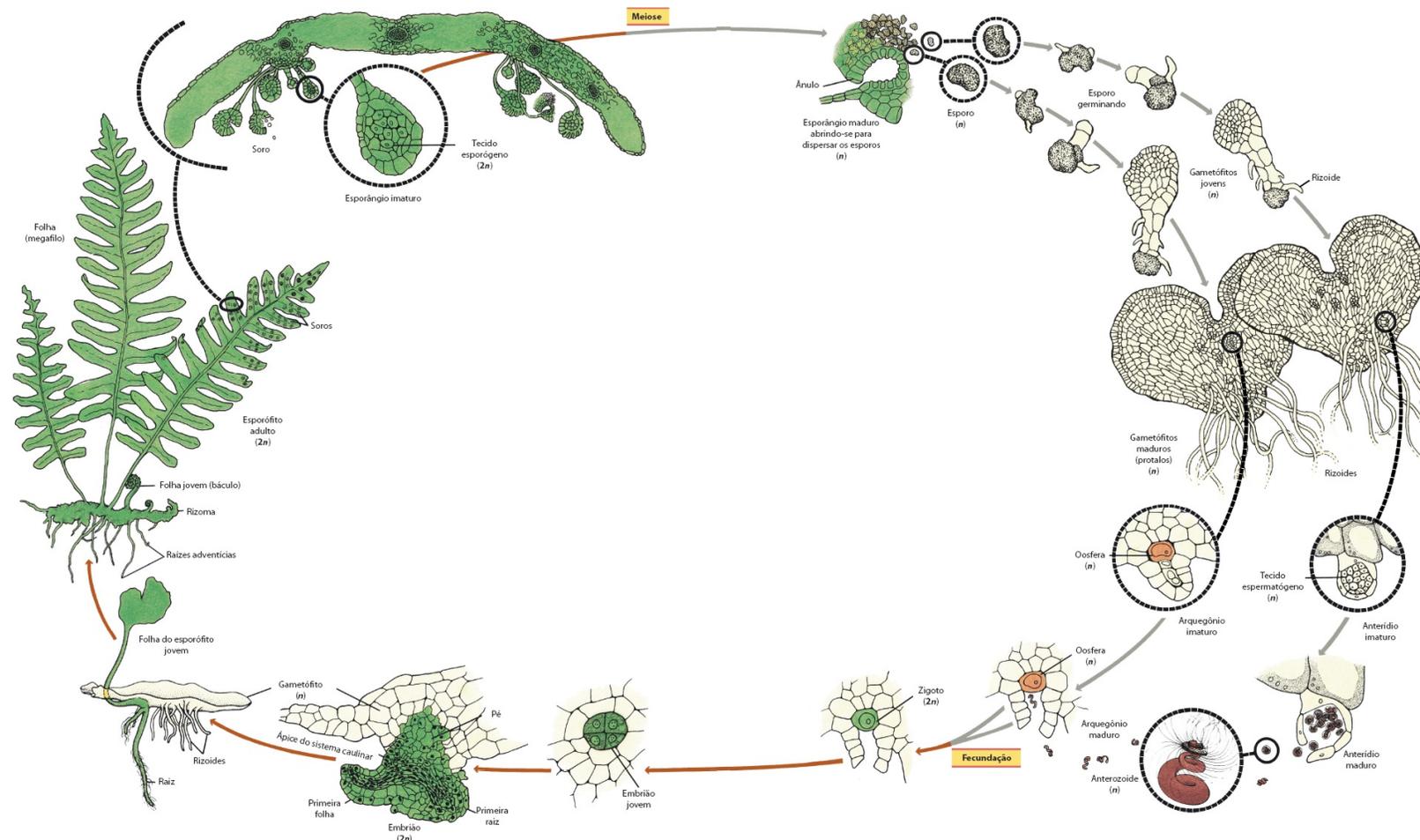


B



C

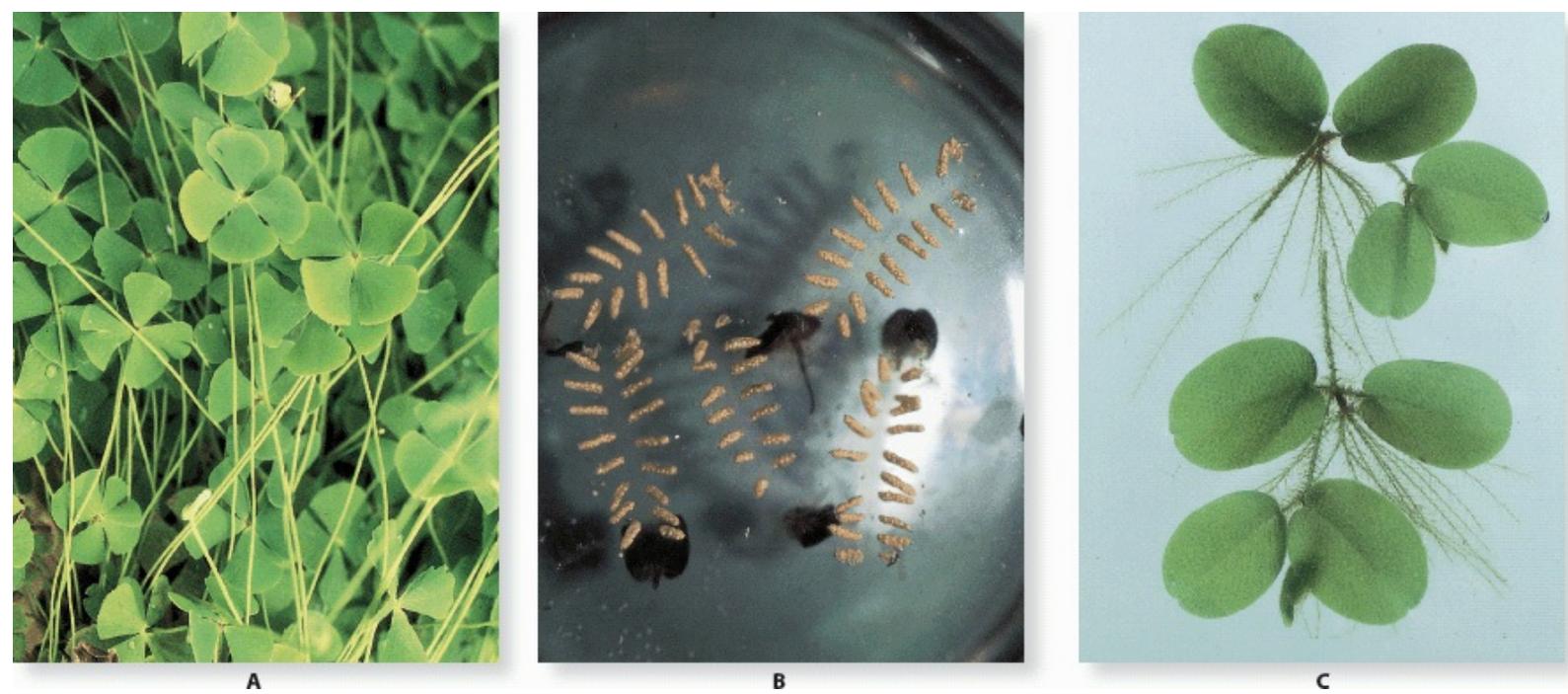
17.34 Samambaias que se reproduzem assexuadamente. Em algumas samambaias crescendo nas mais diversas partes do mundo, os gametófitos reproduzem-se assexuadamente e são persistentes; os esporófitos não são formados nem em condições naturais nem em laboratório. Estas fotografias mostram dois dos três gêneros de samambaias do leste dos EUA, que apresentam este hábito. **A.** *Habitat* típico dos gametófitos persistentes de *Vittaria* e *Trichomanes*, em Ash Cave, Hocking County, Ohio (EUA). **B.** Gametófitos de *Trichomanes*, em Lancaster County, Pensilvânia (EUA). **C.** Gametófito de *Vittaria*, em Franklin County, Alabama (EUA).



17.35 Ciclo de vida de *Polypodium*. Esta samambaia homosporada e leptosporangiada pertence à classe Polypodiopsida. Os esporos são produzidos nos esporângios por meiose e depois são dispersos (acima). Os gametófitos são verdes e nutricionalmente independentes na maioria das espécies. Muitos são aproximadamente cordiformes com uma reentrância apical e têm somente uma camada de células de espessura, como mostrado aqui; outros podem apresentar formas irregulares e são mais espessos. Da superfície inferior do gametófito, filamentos celulares especializados, conhecidos como rizoides, direcionam-se para dentro do substrato.

Os gametófitos bissexuados, como os mostrados aqui, têm arquegônios e anterídios. Tanto os arquegônios como os anterídios estão localizados na superfície inferior, com os arquegônios próximos à reentrância e os anterídios entre os rizoides. Numerosos anterozoides multiflagelados e espiralados são produzidos nos anterídios. Quando os anterozoides estão maduros e existe um aporte adequado de água, os anterídios se rompem, liberando os anterozoides, que nadam para o colo de um arqueogônio. Nas samambaias com gametófitos bissexuados, os anterídios e os arquegônios amadurecem em velocidades diferentes; portanto, os anterozoides produzidos por um gametófito fertilizam as oosferas de um gametófito vizinho.

Na porção inferior do arquegônio, a oosfera é fecundada e o zigoto resultante começa a dividir-se imediatamente. O embrião jovem cresce e diferencia-se diretamente em um esporófito adulto, obtendo sua nutrição a partir do gametófito por um tempo, mas logo começa a realizar fotossíntese em quantidade suficiente para manter-se. Após o esporófito enraizar-se no solo, o gametófito desintegra-se.



A

B

C

17.36 Samambaias aquáticas. As únicas samambaias heterosporadas atuais são representadas por duas ordens muito distintas de samambaias aquáticas: **A.** *Marsilea polycarpa*, com suas folhas flutuantes na superfície da água, fotografada na Venezuela. **B.** *Marsilea*, mostrando a germinação de um esporocarpo, com uma sucessão de soros. Cada soro contém uma série de megasporângios e microsporângios. **C.** *Salvinia* com duas folhas flutuantes e uma folha submersa, intensamente dividida, em cada nó. Estes dois gêneros são representantes da ordem Salviniales.

Os gametófitos de *Equisetum* são verdes e de vida livre, com diâmetro variando de poucos milímetros até 1 cm, ou mesmo 3 a 3,5 cm em algumas espécies. Os gametófitos se estabelecem, principalmente, sobre a lama que tenha sido recentemente inundada e seja rica em nutrientes. Os gametófitos, que atingem a maturidade sexual em 3 a 5 semanas, são bissexuados ou masculinos (Figura 17.40). Em gametófitos bissexuados, os arquegônios desenvolvem-se antes dos anterídios; este padrão de desenvolvimento aumenta a probabilidade de fecundação cruzada. Os anterozoides são multiflagelados e necessitam de água para nadar até as oosferas. As oosferas de vários arquegônios em um único gametófito podem ser fecundadas e se desenvolverem em embriões ou esporófitos jovens.

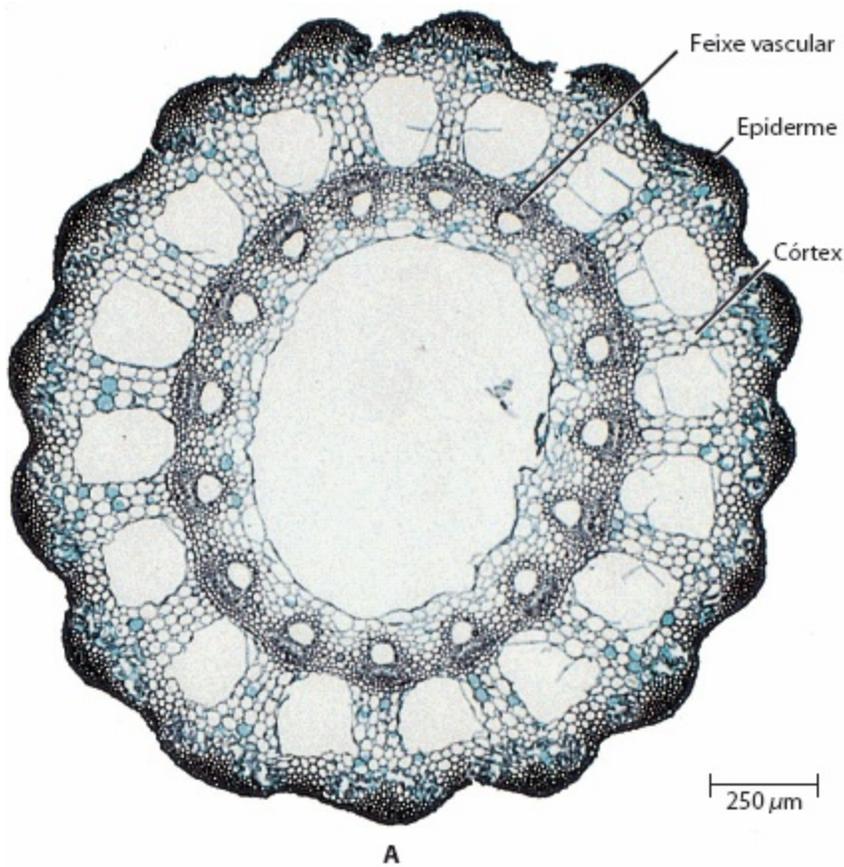


A

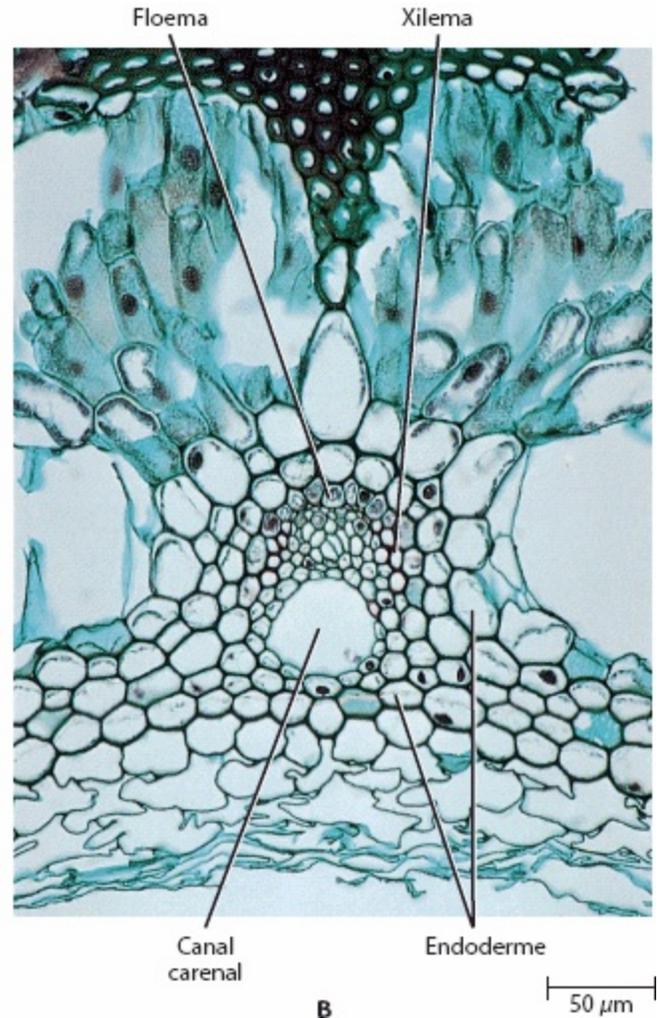


B

17.37 Equisetum. **A.** Uma espécie de *Equisetum* na qual os ramos férteis e vegetativos são separados. Os ramos férteis basicamente não têm clorofila e são muito diferentes em aparência dos ramos vegetativos. Cada ramo fértil tem um estróbilo terminal. Observe os verticilos de folhas em forma de escamas em cada nó. **B.** Ramos vegetativos de *Equisetum arvense*.



A



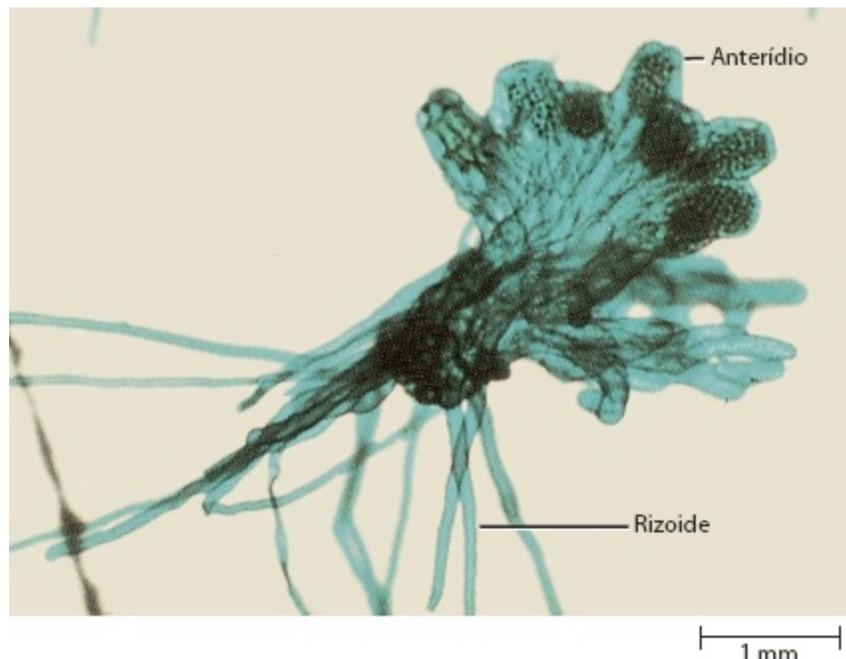
B

17.38 Anatomia do caule de *Equisetum*. A. Seção transversal de um caule de *Equisetum*, mostrando os tecidos maduros. B. Detalhe do feixe vascular, mostrando xilema e floema.

O ciclo de vida de *Equisetum* está ilustrado na Figura 17.41.

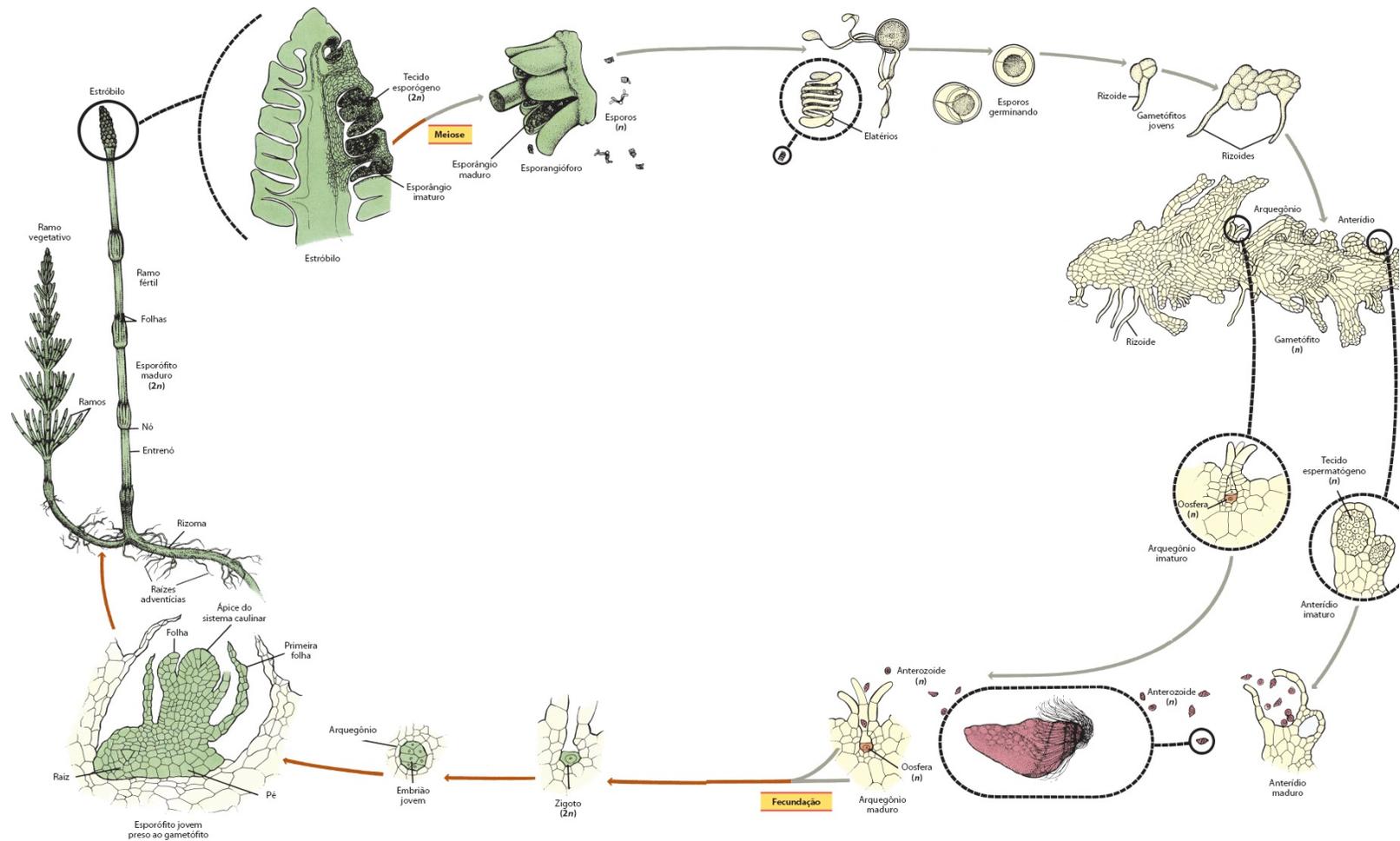


17.39 Esporos de *Equisetum*. Esporos da cavalinha, *Equisetum arvense*, vistos em micrografia eletrônica de varredura. Os esporos mostrados aqui são provenientes de ambiente úmido e estão firmemente envolvidos por elatérios, fitas espessadas que ficam aderidas às suas paredes. Quando o ambiente se torna seco, os esporos se desidratam, e os elatérios desenrolam-se, ajudando a dispersá-los do esporângio.



17.40 Gametófito de *Equisetum*. Gametófito bissexuado de *Equisetum*, mostrando anterídios. Os

arquegônios estão profundamente entranhados no gametófito e não são discerníveis neste exemplo. Rizoides podem ser vistos saindo da superfície inferior do gametófito.



17.41 Ciclo de vida de *Equisetum*. De um modo geral, o ciclo de vida de *Equisetum* é similar aos de samambaias homosporadas e *Psilotum*. A meiose ocorre em esporângios formados ao longo das margens de estruturas semelhantes a guarda-chuva chamadas esporangióforos, que estão agrupadas em estróbilos (em cima, à esquerda). Quando maduros, os elatérios aderidos às paredes dos esporos auxiliam na dispersão destes a partir dos esporângios que estão se abrindo. Os gametófitos de *Equisetum* são verdes, de vida livre e apresentam-se bissexuados (como ilustrado aqui) ou masculinos.

O anterozoide multiflagelado necessita de água para nadar até a oosfera. Em *Equisetum*, como em outras plantas vasculares sem sementes, o desenvolvimento do embrião se dá no interior do arquegônio, e o esporófito jovem está preso ao gametófito por um pé. Finalmente, o esporófito separa-se de seu pé e torna-se uma planta independente. O esporófito de *Equisetum* é único entre as plantas vasculares sem sementes atuais, visto que seus caules são estriados e articulados.

RESUMO

As plantas vasculares são caracterizadas por possuírem os tecidos vasculares xilema e floema, os quais contribuíram para o sucesso destas plantas na sua ocupação do ambiente terrestre. Todas as plantas vasculares exibem uma alternância de gerações heteromórficas (com formato diferente), na qual o esporófito é maior, complexo e nutricionalmente independente do gametófito. A capacidade de o esporófito se tornar maior e alcançar grande altura deve-se à sua capacidade de sintetizar lignina, o que adicionou rigidez às paredes das células de sustentação e de condução de água. Os esporófitos das plantas vasculares com seus meristemas apicais e padrão de crescimento ramificado podem produzir múltiplos esporângios, diferentemente das briófitas, cujo aumento no comprimento é

subapical, abaixo da extremidade do caule, e que produzem um único esporângio. A comparação de algumas das principais características das plantas vasculares sem sementes é encontrada na Tabela resumo, adiante.

Os tecidos vasculares primários são distribuídos em três tipos básicos de estelos

O corpo de muitas plantas vasculares é constituído inteiramente por tecidos primários. Atualmente, o crescimento secundário está confinado, em grande parte, às plantas com sementes, embora tenha ocorrido em muitos grupos extintos não relacionados de plantas vasculares sem sementes. Entre as plantas sem sementes atuais, o crescimento secundário é encontrado com certeza em apenas um gênero, *Isoetes*. Os tecidos vasculares primários e o tecido fundamental associado exibem três arranjos básicos: (1) o protostelo, que consiste em um centro sólido de tecido vascular; (2) o sifonostelo, que contém uma medula circundada pelo tecido vascular; e (3) o eustelo, que consiste em um sistema de feixes circundando uma medula, com os feixes separados um do outro pelo tecido fundamental.

As raízes e as folhas evoluíram em direções diferentes

As raízes evoluíram de porções subterrâneas do corpo primitivo da planta. As folhas originaram-se de várias maneiras. Os microfilos, folhas com uma única nervura e cujos traços foliares não estão associados a lacunas foliares, evoluíram como apêndices laterais superficiais do caule ou de esporângios estéreis. Eles estão associados a protostelos e são característicos das licófitas. Os megafilos, ou seja, folhas com venação complexa, evoluíram a partir de um sistema de ramos. Eles estão associados a sifonostelos e eustelos. Nos sifonostelos de samambaias, os traços foliares estão associados às lacunas foliares.

As plantas vasculares podem ser homosporadas ou heterosporadas

As plantas vasculares homosporadas produzem somente um tipo de esporo, que tem o potencial de dar origem a um gametófito bissexuado. As plantas heterosporadas produzem micrósporos e megásporos, que germinam e dão origem a gametófitos masculinos e gametófitos femininos, respectivamente. A maioria das plantas vasculares sem sementes é homosporada, mas a heterosporia é exibida por *Selaginella*, *Isoetes* e samambaias aquáticas (Salviniales). Os gametófitos de plantas heterosporadas são de tamanho reduzido se comparados com aqueles das plantas homosporadas. Na história das plantas vasculares, a heterosporia surgiu várias vezes. Tem havido uma longa e contínua tendência evolutiva em direção à redução do tamanho e da complexidade do gametófito, que culminou nas angiospermas (plantas com flores). As plantas vasculares sem sementes têm arquegônios e anterídios, enquanto a maioria das gimnospermas (basicamente coníferas) tem somente arquegônios, com exceção de algumas delas. Nas angiospermas, tanto os arquegônios como os anterídios desapareceram.

As plantas vasculares sem sementes exibem alternância de gerações heteromórficas

Os ciclos de vida das plantas vasculares sem sementes representam modificações de uma alternância de gerações heteromórficas essencialmente similares e na qual o esporófito adulto é dominante e de vida livre. Os gametófitos das espécies homosporadas são nutricionalmente independentes do esporófito. Embora potencialmente bissexuados, produzindo tanto anterídios como arquegônios, estes gametófitos são funcionalmente unissexuados. Os gametófitos das espécies heterosporadas são

unissexuados, muito reduzidos em tamanho e, com poucas exceções, dependentes do alimento armazenado no esporófito para sua nutrição. Todas as plantas vasculares sem sementes têm anterozoides móveis, sendo necessária a presença de água para que eles nadem até as oosferas.

Os fósseis mais antigos de plantas vasculares pertencem ao filo Rhyniophyta

As plantas vasculares datam de pelo menos 440 milhões de anos; as primeiras sobre as quais sabemos com muitos detalhes estruturais pertencem ao filo Rhyniophyta, formado exclusivamente por fósseis, os mais antigos dos quais são do período Siluriano Médio, de há cerca de 425 milhões de anos. Alguns fósseis, já considerados Rhyniophyta, possuem células condutoras mais semelhantes a hidroides de briófitas do que a traqueídes. Essas plantas, que têm eixos ramificados e múltiplos esporângios, podem representar um estágio intermediário na evolução de plantas vasculares. São chamadas protraqueófitas. O corpo das Rhyniophyta e de outras plantas contemporâneas é formado por um eixo simples, dicotomicamente ramificado e carecendo de raízes e folhas. Com a especialização evolutiva, diferenças morfológicas e fisiológicas surgiram entre as várias partes do corpo da planta, ocasionando a diferenciação da raiz, do caule e da folha.

As plantas vasculares sem sementes atuais são classificadas em dois filios

Os filios das plantas vasculares sem sementes atuais são as Lycopodiophyta (incluindo *Lycopodium*, *Selaginella* e *Isoetes*) e as Monilophyta, incluindo as samambaias e *Equisetum*. O nome comum “samambaias” é aplicado para as Ophioglossales, Marattiopsida e Polypodiopsida.

Uma divisão basal no Devoniano Inferior ao Médio separou um clado, que inclui a linhagem licófitas, de outro clado, as eufilófitas, que contém todas as outras plantas vasculares. Entre as licófitas, as Zosterophyllophyta, plantas vasculares sem folhas, representam um filo totalmente extinto e basal. As Trimerophytophyta, um outro filo totalmente extinto de plantas vasculares, aparentemente são as ancestrais das monilófitas e das progimnospermas.

Tabela-resumo Comparação de algumas das principais características das plantas vasculares sem sementes

Filo	Homosporada ou heterosporada	Tipo de folhas	Tipo de estelo	Esporângios	Outras características
Rhyniophyta (riniófitas)	Homosporadas	Nenhum	Protostelo	Terminal	Exclusivamente fósseis; ancestrais prováveis das trimerófitas
Zosterophyllophyta (zosterofilófitas)	Muitas homosporadas; algumas heterosporadas	Nenhum	Protostelo	Lateral	Exclusivamente fósseis; proximamente relacionado com as licófitas
Trimerophytophyta (trimerófitas)	Homosporadas	Nenhum	Protostelo	Terminal nas últimas dicotomias	Exclusivamente fósseis; ancestrais prováveis das samambaias, progimnospermas e talvez cavalinhas
Lycopodiaceae homosporadas; Selaginellaceae e Isoetaceae heterosporadas	Lycopodiophyta (licófitas)	Microfilo	A maioria com protostelo ou com protostelo modificado	Sobre ou na axila dos esporofilos	Membros de Selaginellaceae e Isoetaceae têm lígula; muitos representantes extintos
Monilophyta					

Psilotopsida	Homosporadas	Megafilo	Protostelo ou tipos mais complexos	Lateral; eusporangiadas	Diversos em estrutura e anatomia; gametófitos subterrâneos, com micorrizas
Marattiopsida	Homosporadas	Megafilo	Sifonostelo ou tipos mais complexos	Nos esporofilos; eusporangiadas	Plantas grandes com folhas complexas; gametófitos fotossintetizantes, na superfície do solo
Polipodiopsida (samambaias leptosporangiadas)	Todas homosporadas, exceto as Marsileales e Salviniiales, que são heterosporadas	Megafilo	Protostelo em alguns; sifonostelo ou tipos mais complexos em outros	Nos esporofilos; agrupados em soros; leptosporangiadas	Com hábitos e <i>habitats</i> diversos; gametófitos fotossintetizantes, na superfície do solo
Equisetopsida (equisetófitas)	Homosporadas; em alguns fósseis heterosporadas	Semelhantes a microfílos por redução	Sifonostelo semelhante a eustelo	Em esporangióforos nos estróbilos	Atualmente representado por um único gênero, <i>Equisetum</i> , as cavalinhas

As licófitas são caracterizadas pelos microfílos; os membros dos outros filões de plantas vasculares têm megafílos

Dois grupos de samambaias (Psilotopsida e Marattiopsida) têm eusporângios. No eusporângio, uma série de células participa dos estágios iniciais do seu desenvolvimento, e a sua parede tem várias camadas de células de espessura. Outras samambaias – Polypodiopsida, incluindo as samambaias aquáticas (ordem Salviniiales) – formam leptosporângios. O leptosporângio é uma estrutura especializada que se desenvolve a partir de uma única célula inicial, e nele o envoltório consiste em uma única camada de células. Os leptosporângios desenvolveram-se apenas nas Polypodiopsida; todas as outras plantas vasculares têm eusporângios.

Cinco grupos de plantas vasculares dominaram os brejos do período Carbonífero (Idade do Carvão) e três deles eram plantas vasculares sem sementes – licófitas, equisetófitas (calamites ou cavalinhas gigantes) e samambaias. Os outros dois grupos eram gimnospermas – as Pteridospermales e as Cordaites.

Autoavaliação

1. Quais características estruturais básicas as Rhyniophyta, Zosterophyllophyta e Trimerophytophyta têm em comum?
2. Os elementos de vaso e a heterosporia presentes em vários grupos não relacionados de plantas vasculares representam excelentes exemplos de evolução convergente. Explique.
3. Com o uso de diagramas simples, legendados, descreva a estrutura dos três tipos básicos de estelos.
4. Compare o ciclo de vida de um musgo com o de uma samambaia homosporada leptosporangiada.
5. O que é um carvão? Como ele é formado? Quais plantas estão envolvidas na sua formação?
6. As briófitas são frequentemente referidas como os “anfíbios do reino vegetal”, mas esta caracterização também pode ser aplicada às plantas vasculares sem sementes. Explique por quê.

7. Cite as diferenças entre o clado licófitas e o clado eufilófitas.