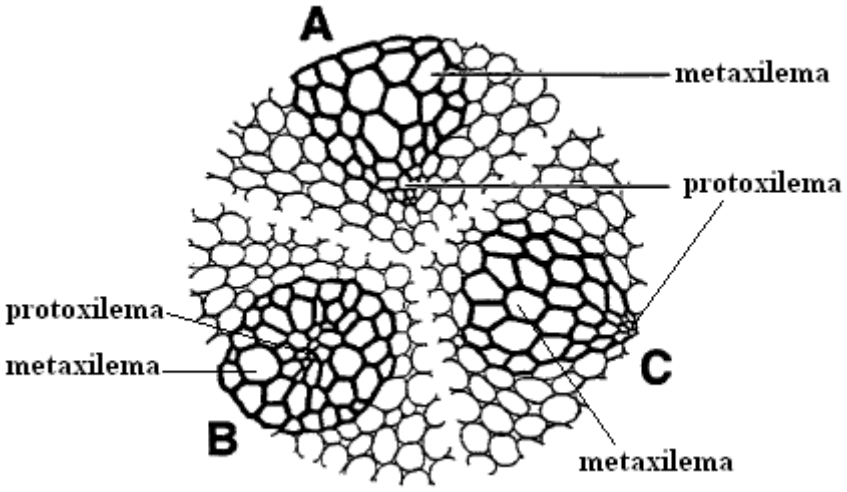
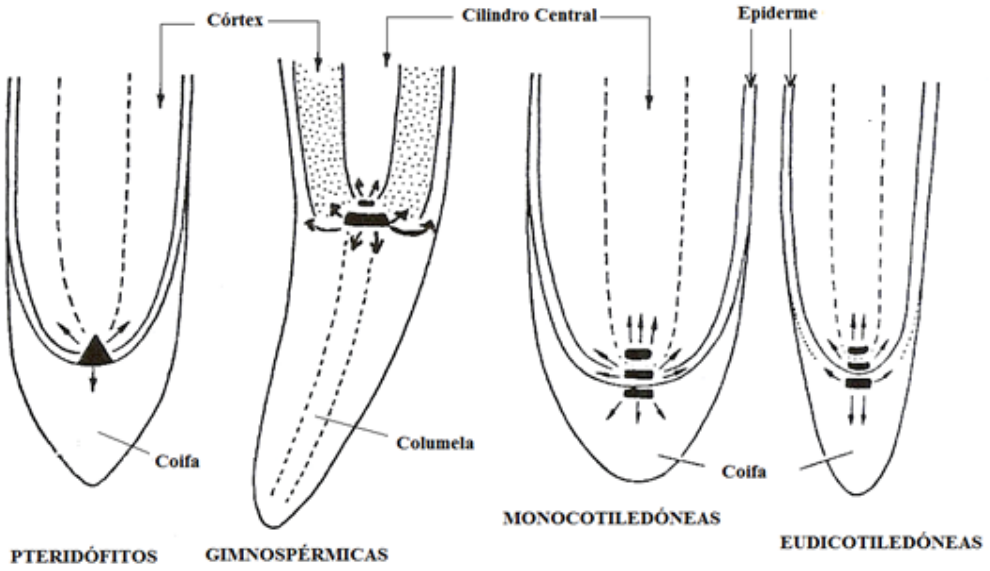
**J. N. BRANDÃO OLIVEIRA**

**PROFESSOR DA UNIVERSIDADE DOS AÇORES**




# ANATOMIA DAS PLANTAS SUPERIORES




**PONTA DELGADA**

**FEVEREIRO DE 2011**

# NOTA DO AUTOR

No ano lectivo de 1984/85 iniciámos a leccionação dos conteúdos de "Histologia e Anatomia Vegetal" numa disciplina então designada "Biologia Fundamental II". Alguns anos volvidos, esta disciplina dos cursos de Licenciatura em Biologia/Geologia viria a ver alterada a sua designação para "Histologia e Anatomia Vegetal" e passaria a integrar o currículo do curso de licenciatura em Biologia. Há cerca de 25 anos que vimos leccionando, praticamente de forma ininterrupta (excepto num dos anos da década de 90) os conteúdos desta disciplina.

Publicamos em 1986, nos "Relatórios e Comunicações do Departamento de Biologia da Universidade dos Açores", mais concretamente no seu nº13, um manual didáctico intitulado "Introdução à Anatomia das Plantas Superiores". Ao longo dos anos este texto foi sendo revisto, aumentado e disponibilizado aos alunos.

Entendemos agora proceder à publicação de "Anatomia das Plantas Superiores" um texto que vem na sequência do anterior, que mantém as características de um manual de estudo, mas que foi devidamente actualizado, ampliado e reorganizado. Fazemos votos para que se torne um manual de consulta importante para os estudiosos da "Anatomia Vegetal".

Pelas sugestões e críticas ao presente trabalho está o autor particularmente grato a diversos colegas.

Outras pessoas contribuíram também de forma muito diversa para a realização deste trabalho; para elas uma palavra de agradecimento.

Por possíveis imperfeições é, no entanto, inteira e exclusivamente responsável o autor.

Desde já se agradecem quaisquer sugestões que possam contribuir para a valorização deste conteúdo.

Departamento de Biologia da Universidade dos Açores, Fevereiro de 2011

# ÍNDICE


1. INTRODUÇÃO 5

1.1. INTRODUÇÃO À ANATOMIA VEGETAL 6
1.2. ESTRUTURA GERAL DAS PLANTAS VASCULARES 12
1.2.1. INTRODUÇÃO: OS VEGETAIS VASCULARES E OS VÁRIOS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO MORFOLÓGICA 12
1.2.2.AS PLANTAS À CONQUISTA DO HABITAT TERRESTRE 13
1.3. FORMAÇÃO DOS TECIDOS E ÓRGÃOS 22
1.3.1.INTRODUÇÃO: CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO 22
1.3.2. ORIGEM DOS ÓRGÃOS 27
1.4. SISTEMAS DE TECIDOS 29
1.5. MERISTEMAS E ÓRGÃOS MUITO PARTICULARES 38
1.6. DO EMBRIÃO À PLANTA ADULTA 42
1.6.1. CRESCIMENTO PRIMÁRIO E CRESCIMENTO SECUNDÁRIO 51
1.7.PLANTAS, ANATOMIA E INIMIGOS NATURAIS 56
1.7.1. TECIDOS SECRETORES E DEFESAS QUÍMICAS 62

2. ESTRUTURA PRIMÁRIA DA RAIZ 71
2.1. INTRODUÇÃO 71
2.2. DISPOSIÇÃO DOS TECIDOS PRIMÁRIOS NA RAIZ 74
2.3. ORIGEM, CRESCIMENTO E RAMIFICAÇÃO DAS RAÍZES 88
2.3.1. ORIGEM 88
2.3.2. ORGANIZAÇÃO DO MERISTEMA APICAL 88
2.3.3. RAMIFICAÇÃO DAS RAÍZES 94
2.4. DIFERENCIAÇÃO DOS TECIDOS PRIMÁRIOS 98
2.5. TIPOS ESTRUTURAIS DE RAÍZES EM ESTADO PRIMÁRIO DE CRESCIMENTO 100
2.6. PASSAGEM DA ESTRUTURA PRIMÁRIA DA RAÍZ ESTRUTURA PRIMÁRIA DO CAULE 104

3. ESTRUTURA SECUNDÁRIA DA RAÍZ 107
3.1. CRESCIMENTO SECUNDÁRIO 107
3.1.1. FORMAÇÃO DO CÂMBIO 107
3.1.2. ACTIVIDADE CAMBIAL 107
3.1.3. FORMAÇÃO DA FELOGENE 113
3.1.4. ACTIVIDADE DA FELOGENE 113
3.2. A RAIZ E A RIZOSFERA 116
3.2.1. NODOSIDADES OU NÓDULOS RADICULARES 117
3.2.2. MICORRIZAS 123

4. ESTRUTURA PRIMÁRIA DO CAULE 131
4.1. INTRODUÇÃO 131
4.2. DISPOSIÇÃO DOS TECIDOS PRIMÁRIOS NO CAULE 133
4.3. EUDICOTILEDÓNEAS e GIMNOSPÉRMICAS *versus* MONOCOTILEDÓNEAS 134
4.3.1. EUDICOTILEDÓNEAS E GIMNOSPÉRMICAS 134
4.3.2. MONOCOTILEDÓNEAS 138
4.3.3. PTERIDÓFITOS 141
4.4. CONCEITO E TIPOS DE ESTELA 143
4.5.LIGAÇÃO DOS FEIXES CONDUTORES DO CAULE ÀS FOLHAS E ÀS RAMIFICAÇÕES 149
4.6. RECONSTITUIÇÃO DA ESTRUTURA VASCULAR DO CAULE 150
4.7. ORIGEM, CRESCIMENTO E RAMIFICAÇÃO DO CAULE 155
4.7.1. ORGANIZAÇÃO DO MERISTEMA APICAL 155

4.7.2. ALONGAMENTO DO CAULE 159
4.7.3. ENGROSSAMENTO PRIMÁRIO DO CAULE:
MERISTEMA PRIMÁRIO DE ENGROSSAMENTO 162
4.7.4. DIFERENCIAÇÃO DOS TECIDOS VASCULARES PRIMÁRIOS 164
4.7.5. RAMIFICAÇÃO DO CAULE 165

5. ESTRUTURA SECUNDÁRIA DO CAULE 169
5.1. ONTOGENIA DOS TECIDOS SECUNDÁRIOS 170
5.1.1. O CÂMBIO 170
5.1.2. A FELOGENE 174
5.2. CONSEQUÊNCIAS DE CRESCIMENTO SECUNDÁRIO 178
5.3. OS TECIDOS CONDUTORES SECUNDÁRIOS 182
5.3.1. XILEMA SECUNDÁRIO OU MADEIRA 186
5.3.2.ANÉIS DE CRESCIMENTO 189
5.3.3. MADEIRA DE REACÇÃO 199
5.3.4.CERNE E ALBURNO 203
5.3.5. CARACTERÍSTICAS GERAIS DAS MADEIRAS 206
5.3.6. FLOEMA SECUNDÁRIO 209
5.3.7. TECIDOS SECRETORES 213
5.4. TECIDOS DE PROTECÇÃO SECUNDÁRIOS (PERIDERME) 215
5.5. ALGUNS ASPECTOS COMPLEMENTARES 217
5.5.1. DENDROCRONOLOGIA E ÁREAS AFINS 218

6. TIPOS ESTRUTURAIS 226
6.1. MONOCOTILEDÓNEAS 226
6.2. EUDICOTILEDÓNEAS E GIMNOSPÉRMICAS 228
6.2.1. EUDICOTILEDÓNEAS LENHOSAS 231
6.2.2. EUDICOTILEDÓNEAS HERBÁCEAS 242
6.2.3. EUDICOTILEDÓNEAS TREPADEIRAS 244
6.2.4. GIMNOSPÉRMICAS 245
6.3. PTERIDÓFITOS 250

7. CRESCIMENTOS SECUNDÁRIOS ANÓMALOS 257
7.1. MONOCOTILEDÓNEAS 257
7.1.1. CRESCIMENTO SECUNDÁRIO DIFUSO 257
7.1.2. CRESCIMENTO SECUNDÁRIO COM ORIGEM 257
NUM ANEL CAMBIAL CONTÍNUO 257
7.2. EUDICOTILEDÓNEAS 260
7.2.1. FORMAÇÃO DE CÂMBIOS SUPRANUMERÁRIOS 261
A) CÂMBIOS DISPOSTOS CONCENTRICAMENTE 261
B) CÂMBIOS DISPOSTOS UM TANTO DESORDENADAMENTE 263
7.2.2. FUNCIONAMENTO ANORMAL DO CÂMBIO 265
7.2.3. OUTROS ASPECTOS 267

8. FOLHA 268
8.1 ANATOMIA DA FOLHA 271
8.2. TIPOS ESTRUTURAIS 282
8.2.1. EUDICOTILEDÓNEAS 284
8.2.2. MONOCOTILEDÓNEAS 291
8.2.3. GIMNOSPÉRMICAS 299
8.2.4. PTERIDÓFITOS 301
8.3. A FOLHA: ORIGEM E DESENVOLVIMENTO 308
8.4. ABSCISÃO FOLIAR 320

9. A FLOR 323
9.1. INTRODUÇÃO 323
9.2. ANATOMIA DAS PEÇAS FLORAIS 329

9.3. VASCULARIZAÇÃO GERAL DA FLOR 338
9.4. ONTOGÉNESE FLORAL 342
9.4.1. DESENVOLVIMENTO DAS PEÇAS FLORAIS 346
9.5. ONTOGENIA DAS INFLORESCÊNCIAS 384
9.6. ABCISÃO DA FLOR OU DE PARTES FLORAIS 389

10. O FRUTO 391
10.1. HISTOLOGIA DO PERICARPO 396
10.2. FRUTOS SIMPLES 399
10.2.1. FRUTOS CARNUDOS 399
10.2.2. FRUTOS SECOS 403
10.2.3. FRUTOS SEMI-CARNUDOS 407
10.3. FRUTOS MÚLTIPLOS 408
10.4. FRUTOS AGREGADOS 410
10.5. VASCULARIZAÇÃO 411
10.6. ABCISÃO DOS FRUTOS 413
10.7. ADAPTAÇÕES À DISPERSÃO 413

11. A SEMENTE 417
11.1. INTRODUÇÂO 417
11.2. TEGUMENTO 421
11.3. AMÊNDOA 426
11.4. DESENVOLVIMENTO DA SEMENTE 431
11.5. SEMENTES DE GIMNOSPÉRMICAS 437
11.6. VASCULARIZAÇÃO 438
11.7. ADAPTAÇÕES À DISPERSÃO 439
11.8. GERMINAÇÃO 443

12. ANATOMIA E ECOLOGIA 447
12.1. RAÍZES COM ADAPTAÇÕES PARTICULARES 447
12.1.1. ACUMULAÇÃO DE RESERVAS 447
12.1.2. RAÍZES ASSIMILADORAS 449
12.1.3. RAÍZES ESPECIALIZADAS NAS FUNÇOES DE SUPORTE E FIXAÇÃO 449
12.1.4. RAÍZES RESPIRATÓRIAS 451
12.1.5. RAÍZES ESTRANGULANTES 454
12.1.6. RAÍZES CONTRÁCTEIS 454
12.1.7. RAÍZES SUGADORAS OU HAUSTÓRIOS 455
12.1.8. OUTRAS VARIAÇÕES ESTRUTURAIS 456
12.2. CAULES COM ADAPTAÇÕES PARTICULARES 457
12.2.1. ARMAZENAMENTO DE RESERVAS 457
12.2.2. ADAPTAÇÕES À SECURA 458
12.2.3. OUTRAS ADAPTAÇÕES 461
12.3 FOLHAS COM ADAPTAÇÕES PARTICULARES 470
12.3.1. PLANTAS AQUÁTICAS 470
12.3.2. PLANTAS DE HABITATS XEROFÍTICOS 472
12.3.3. ACUMULAÇÃO DE RESERVAS 477
12.3.4. FOLHAS E ENSOMBRAMENTO 479
12.3.5. OUTRAS FORMAS DE ADAPTAÇÃO FOLIAR 480
12.4. ESTRUTURAS REPRODUTORAS 483
12.4.1. ANGIOSPÉRMICAS AOUÁTICAS DE HABITAT MARINHO 483

13. GLOSSÁRIO 484

BIBLIOGRAFIA 509

# 1. INTRODUÇÃO

As plantas que são objecto desta publicação são as **plantas vasculares**, ou seja, aquelas que são providas de tecidos condutores ou de transporte, xilema e floema. Incluem os **pteridófitos** e os **espermatófitos**, que compreendem **gimnospérmicas** e **angiospérmicas**.

Os **pteridófitos**, são plantas que embora apresentem tecidos condutores, são desprovidos de flores, frutos e sementes. Eles incluem:
1) pteridófitos primitivos do tipo Rhynia (Rhyniophyta, Zosterophyllophyta e Trimerophytophyta)
2) fetos ou fetos verdadeiros (Pteridophyta, Filicophyta ou Pterophyta) e plantas afins
3) plantas afins dos fetos: a) Psilophyta (ou Psilotophyta); b) Lycophyta (Microphyllophyta ou Lepidophyta); c) Sphenophyta (Artrophyta ou Calamophyta).
No conjunto os pteridófitos agrupam cerca de 13000 a 15 000 espécies actuais.

Os espermatófitos, agrupam todas as plantas com sementes e incluem:
- as gimnospérmicas, cujos óvulos se apresentam a descoberto, na superfície de carpelos abertos;
- as angiospérmicas, com óvulos encerrados em ovários fechados resultante de carpelos fechados.

As gimnospérmicas compreendem menos de 1000 espécies repartidas pelos seguintes grupos principais: Pteridospermophyta (fetos com semente, extintos), Cycadophyta, Cycadeoidophyta, Ginkgophyta, Coniferophyta e Gnetophyta.

Em relação às angiospérmicas refira-se que em todos os manuais de biologia vegetal anteriores aos princípios da década de 90 são sempre subdivididas em dois grupos principais, dicotiledóneas e monocotiledóneas, com base no número de cotilédones.
Esta dicotomia 1/2 cotilédones foi considerada desde sempre como uma divergência fundamental na base da árvore evolutiva das angiospérmicas. Outros caracteres associados eram a presença/ausência de câmbio vascular, o padrão de nervação das folhas, o número de peças florais e o tipo de radiciação.

No início dos anos 90, o grupo APG (Angiosperm Phylogenetic Group) desenvolveu trabalhos de filogenia molecular que indicaram que:
- o grupo das monocotiledóneas se confirmava como sendo monofilético;
- algumas espécies que estavam classificadas como dicotiledóneas primitivas não deveriam continuar a sê-lo, não devendo, por outro lado, ser incluídas entre as monocotiledóneas;
- a bipartição das angiospérmicas em monocotiledóneas e dicotiledóneas não representava um sistema de classificação natural e deveria ser abandonado.

Em traços gerais a classificação a adoptar deveria distinguir os seguintes táxones: a) 4 grupos independentes, pouco numerosos, representando várias linhas evolutivas de angiospérmicas que se estabeleceram e evoluíram bastante cedo, antes de se ter verificado a grande partição entre monocotiledóneas e dicotiledóneas; b) as Magnoliids; c) as Monocotiledóneas; d) as restantes dicotiledóneas, agora designadas eudicotiledóneas.

Importa ter uma ideia mais aproximada da dimensão e importância dos vários grupos que são considerados actualmente nas angiospérmicas:

1. quatro pequenos grupos, que primeiro divergiram nas angiospérmicas, com elevada diversidade, que não podem ser reunidos pois são muito diferentes entre si e constituem os únicos representantes actuais de grupos muito maiores cuja grande maioria dos táxones se encontra hoje extinta.

a) **Chloranthaceae**;
b) **Austrobaileyales** (170 spp.);
c) **Nymphaeales** (66 spp.);
d) **Amborellales** (1 spp.)
2) as Magnoliídeas ou **Magnoliids**, 9 000 spp. (Laurales, Magnoliales, Canellales e Piperales);

3) as Monocotiledóneas ou **Monocotyledons** (56-72 000 spp; 21-30% das angiospérmicas)

4) as Eudicotiledóneas ou **Eudicotyledons** (175-180 000 spp; 67-75 % das angiospérmicas)

As **Ceratophyllales** (30 spp.) são um pequeno grupo que divergiu mais ou menos na mesma altura em que ocorreu a separação entre monocotiledóneas e eudicotiledóneas e que continua após inúmeros estudos

filogenéticos a ter **posição incerta** sendo colocado por alguns, como muito próximo das monocotiledóneas e por outros autores, como muito próximo das eudicotiledóneas.

# 1.1. INTRODUÇÃO À ANATOMIA VEGETAL

Enquanto a "Histologia Vegetal" é um ramo da Biologia que trata do estudo dos tecidos vegetais, sua caracterização, ontogenia, funções e ocorrência, a "Anatomia Vegetal" aborda o estudo da estrutura interna das plantas, nomeadamente a forma como os vários tecidos se encontram organizados no corpo da planta nos diversos órgãos e a forma como estes são originados e se desenvolvem.

# ANATOMIA E OUTRAS CIÊNCIAS

Das plantas, enquanto objecto de estudo para biólogos, agrónomos, fitopatologistas ou ecologistas interessa fundamentalmente saber como são formadas e como funcionam. Tal conhecimento adquire-se estudando a sua estrutura interna e externa, o seu desenvolvimento e as suas diversas funções e actividades. É certo que todas estas vertentes estão intimamente associadas acontecendo muito frequentemente que para responder cabalmente a uma determinada questão tenhamos de centrar o nosso estudo noutra(s) área(s), no entanto, por comodidade de estudo, as plantas raramente têm sido objecto de um estudo simultâneo sob todos aqueles aspectos. Tem sido preferido aprofundar o estudo de forma muito mais concentrada em cada uma daquelas áreas tendo assim surgido os vários ramos e especialidades da Botânica, dos quais citamos os mais importantes: a citologia, a morfologia interna ou anatomia, a morfologia externa, a fisiologia, a taxonomia, a fitoecologia e a fitossociologia. Neste contexto, a histologia e a anatomia vegetal assumem um papel de destaque já que, entre outros aspectos:

- para o fisiologista uma interpretação racional do funcionamento da planta deve basear-se no conhecimento da estrutura das células assim como dos tecidos que estão associados às várias funções, casos comprovados da fotossíntese, absorção de água e solutos pelas raízes e transporte ascendente, translocação da seiva elaborada, transpiração, ... etc.;

- para o fitopatologistas a compreensão dos mecanismos planta-parasita, a prevenção e a luta contra pragas e doenças apenas pode ser completamente dominada se houver um perfeito conhecimento da estrutura das plantas em causa;

- para o agrónomo a compreensão do sucesso ou insucesso de práticas agrícolas tão importantes como a multiplicação vegetativa, a poda, a enxertia, a cicatrização e a regeneração, fenómenos directa ou indirectamente ligados à formação do calo, passa pelo conhecimento estrutural das espécies em questão;

- o taxonomista vegetal não vem dispensando, de uma forma crescente nos últimos tempos, o recurso aos caracteres histológicos e anatómicos como meio complementar de classificação;

- o ecologista necessita para uma verdadeira compreensão do comportamento das plantas, desenvolvendo-se em habitats muito diversos, de relacionar estes mesmos comportamentos com as peculiaridades estruturais das espécies;

- o biólogo, nos estudos experimentais do desenvolvimento das formas e da organização necessita estabelecer um relacionamento coerente entre as alterações bioquímicas e estruturais que se vão processando no corpo dos vegetais durante a experimentação;

- o silvicultor, quer esteja ligado à produção quer à industria de aproveitamento e transformação de madeiras, necessita indiscutivelmente, para um melhor aproveitamento dos recursos de conhecer a estrutura das espécies com que trabalha;

- o melhoramento genético de inúmeras espécies com interesse económico para o homem, casos do algodoeiro, do sobreiro e de várias plantas têxteis e aromáticas parte de um conhecimento aprofundado das suas características estruturais.

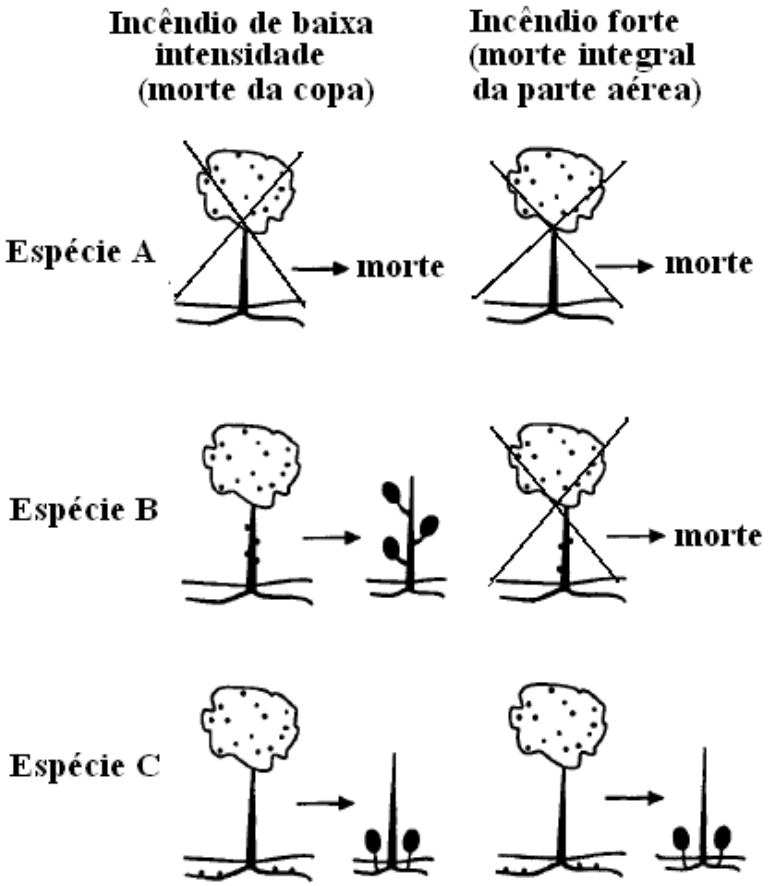



**FIGURA** 1 – A distribuição das gemas numa árvore pode ser determinante para a sua sobrevivência numa situação de exposição a um incêndio. O conhecimento do tipo de gemas e da sua localização pode ajudar a prever a sobrevivência ou morte da espécie. È sabido que numa dada planta as gemas podem ser de **formação pronta** quando evoluem no próprio ano em que se formam, **hibernantes** se entram em actividade no ano seguinte ou **dormentes**, se o fazem, ao fim de vários anos. A espécie A, apenas apresenta gemas de renovo na copa. A espécie B, apresenta gemas de renovo na copa e gemas dormentes no caule protegidas pelo súber. São estas gemas que asseguram a regeneração da parte aérea numa situação de incêndio de fraca intensidade. A espécie C, apresenta gemas de renovo na copa e gemas dormentes nas raízes, protegidas pelo súber. São estas gemas que asseguram a regeneração da parte aérea mesmo numa situação de incêndio de forte intensidade. GARTNER (1995).

# ANATOMIA E TAXONOMIA

Os estudos de anatomia das estruturas vegetativas e reprodutoras conjuntamente com a morfologia externa, a embriologia, a ontogenia dos órgãos e a palinologia, constituem as principais componentes da informação estrutural, tão utilizada em taxonomia.

É sabido que a taxonomia clássica assentava basicamente nos caracteres da morfologia externa e apenas muito acessoriamente na anatomia.

Modernamente tem sido dada uma importância crescente a outras fontes de informação taxonómica como sejam: a) a informação química: serologia, electroforese e seriação de aminoácidos; b) informação cromossómica (número, estrutura e comportamento dos cromossomas na meiose) e estudo do ADN; c) comportamento reprodutor e hibridização. Caso da taxonomia experimental e dos programas de cruzamento para reconhecimento da presença/ausência de barreiras reprodutoras; d) comportamento ecológico e distribuição geográfica; e) informação proveniente dos registos fósseis (paleobotânica).

A importância taxonómica da anatomia das madeiras apresenta-se fortemente limitada, pelo facto das colecções de preparações de lenho, assim como do número de estudos efectuados neste domínio, ter ainda uma expressão muito reduzida; nada que se compare com as dimensões dos herbários tradicionais a que os taxonomistas têm acesso.

Acresce ainda o facto da anatomia das madeiras, embora seja frequentemente uma ajuda preciosa, poucas vezes permitir por si só a identificação segura das espécies. A variação estrutural é por vezes muito acentuada consoante e a idade e o local da árvore de onde foi retirada a amostra de madeira. E, indivíduos de uma mesma espécie, consoante as condições ecológicas onde se verificou o seu desenvolvimento apresentam variações

estruturais por vezes muito acentuadas, sobretudo no que respeita às dimensões das células e à importância relativa dos vários tecidos.

Ainda assim, nas madeiras, os principais caracteres com interesse taxonómico são:

- existência ou não de vasos e o padrão da sua distribuição
- o diâmetro e o comprimento dos vasos; o tipo de pontuações e perfurações
- o número de vasos por unidade de superfície
- o padrão de distribuição do parênquima axial e radial
- o tipo de raios, as suas dimensões e o seu número
- a presença/ausência de fibras septadas e fibras vivas
- aspecto e distinção entre o lenho primaveril e o outonal e entre o cerne e o alburno
- o tipo, a importância e o padrão de distribuição de estruturas secretoras

Em síntese, pode dizer-se que os caracteres anatómicos têm várias limitações, não são mais fiáveis que os caracteres respeitantes à morfologia externa e devem ser utilizados como caracteres adicionais ou seja como complemento nos estudos taxonómicos.

Alguns exemplos:

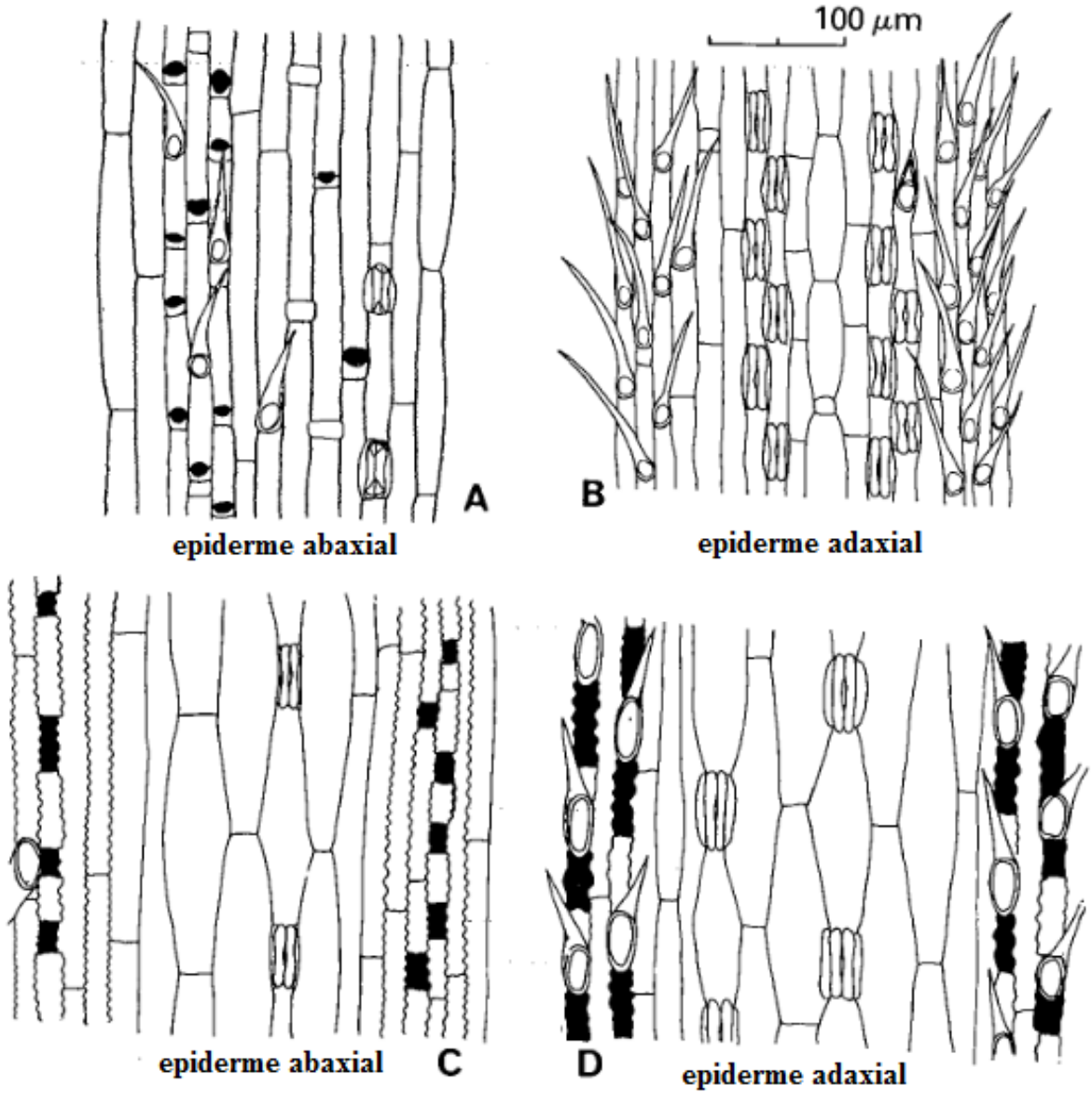



**FIGURA** 2 – Epidermes abaxial e adaxial de *Vulpia alopecurus* (A) e *Vulpiella tenuis* (B). As células de sílica estão representadas a negro. As diferenças ilustradas aqui constituem um dos melhores exemplos de como os caracteres microscópicos podem ser relevantes taxonomicamente. Só recentemente *Vulpiella* foi considerado um género autónomo em relação a *Vulpia*, graças à observação de muitos caracteres diferenciais microscópicos, alguns dos quais são aqui apresentados. STACE (1989).

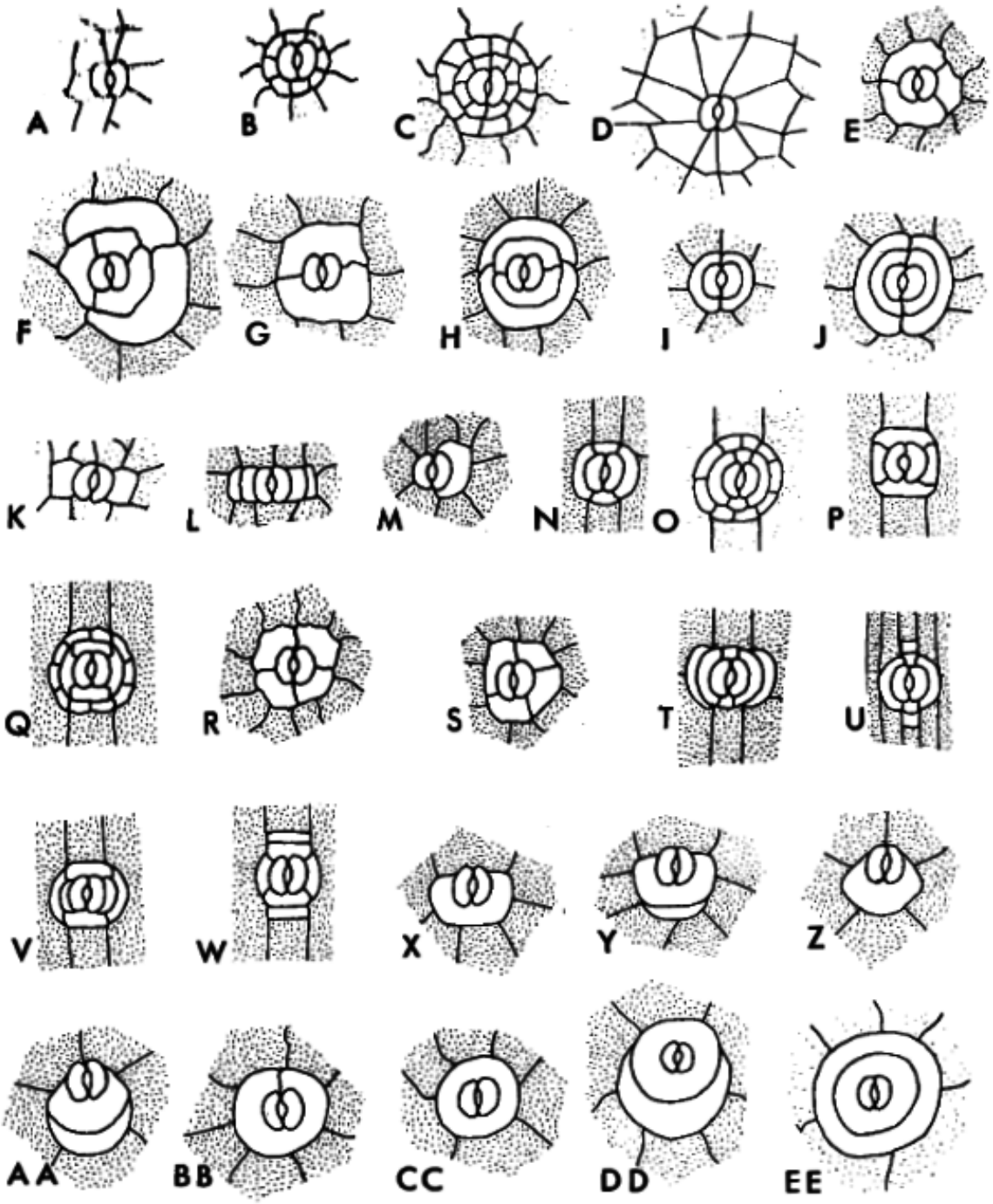



**FIGURA** 3 – 31 tipos estomáticos com importância taxonómica: A, anomocítico; B, ciclocítico; C, anficiclocítico; D, actinocítico: E, anisocítico; F, anfianisocítico; G, diacítico; H, anfidiacítico; I, paracítico; J, anfiparacítico; K, braquiparacítico; L, anfibraquiparacítico; M, hemiparacítico; N, paratetracítico; O, anfiparatetracítico; P, braquiparatetracítico; Q, anfibraquiparatetracítico; R, staurocítico; S, anomotetracítico; T, parahexacítico monopolar; U, parahexacítico dipolar; V, braquiparahexacítico monopolar; W, braquiparahexacítico dipolar; X, polocítico; Y, copolocícito; Z, axilocítico; AA, co-axilocítico; BB, desmocítico; CC, pericítico; DD, copericítico; EE, anfipericítico. STACE (1989)

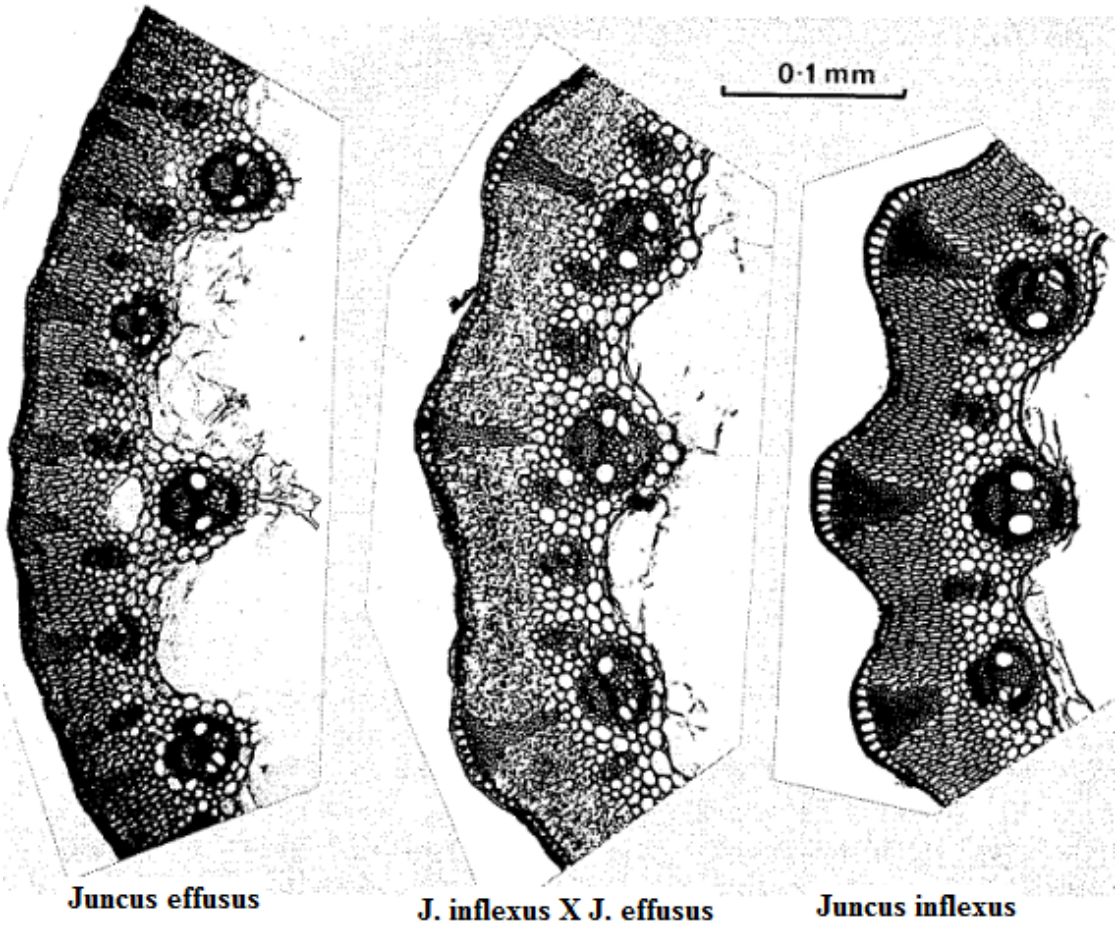



**FIGURA** 4 – Cortes transversais parciais dos caules de *Juncus effusus*, *Juncus inflexus* e de um híbrido com características anatómicas intermédias *J. inflexus X J effusus.* STACE (1989)

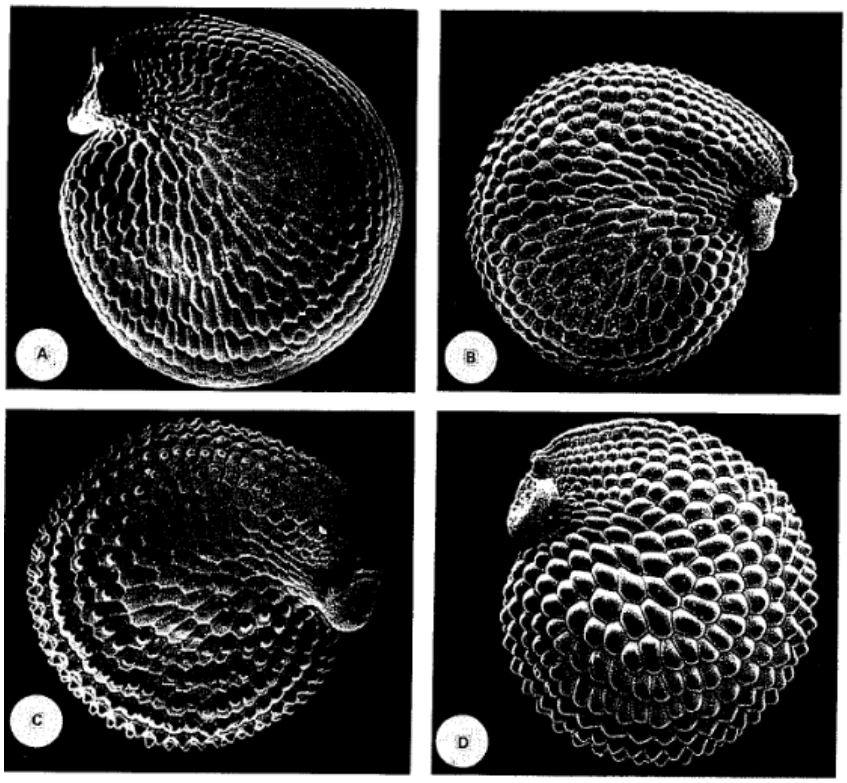



**FIGURA** 5 – Microfotografias de sementes que ajudam a distinguir as 4 subespécies de *Montia fontana:* A, *Montia fontana* subsp. *fontana;* B, *Montia fontana* subsp. *variabilis;* C, *Montia fontana* subsp. *amporitana;* D, *Montia fontana* subsp. *chondrosperma.* STACE (1989).

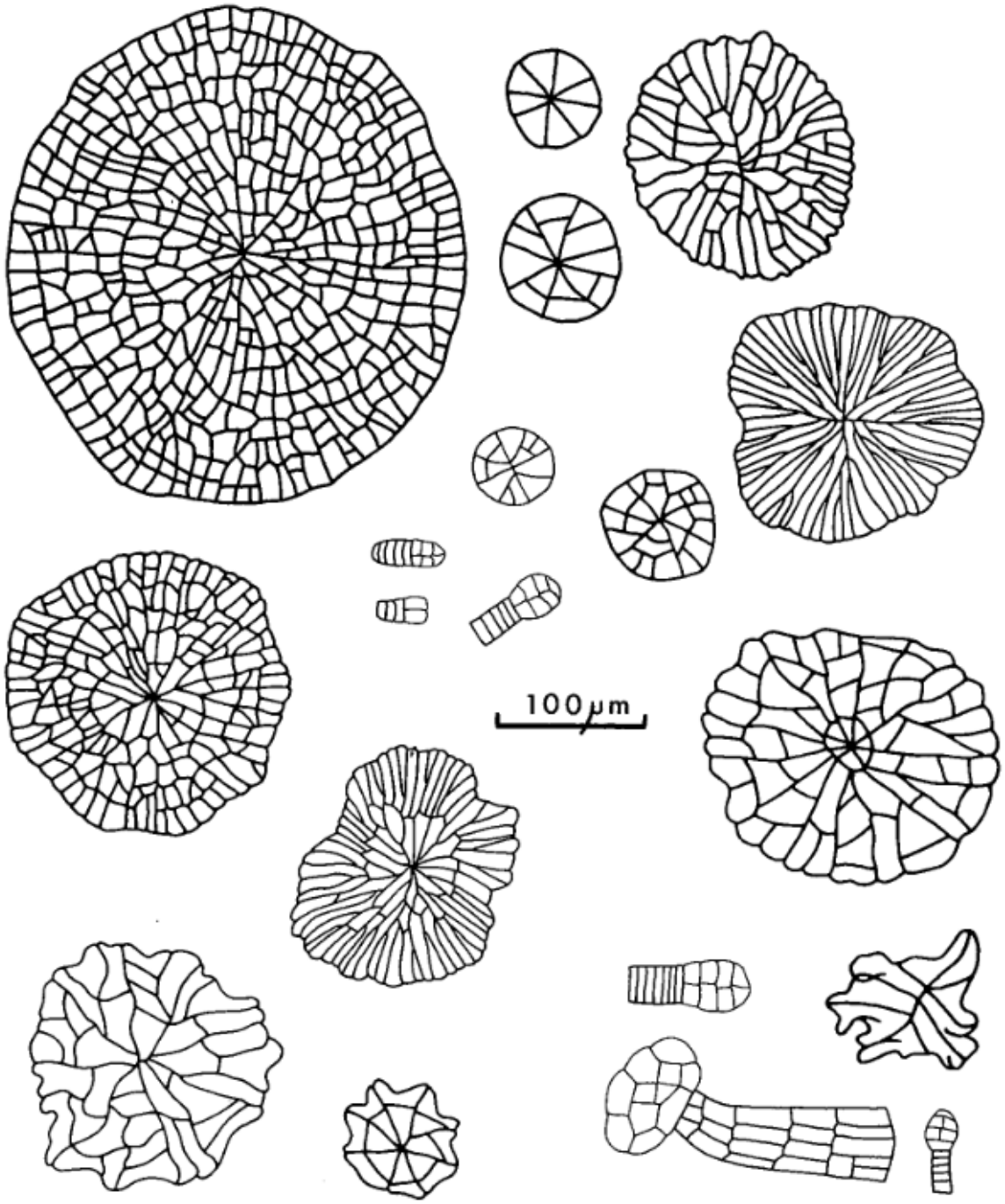



**FIGURA** 6 – Exemplos de tricomas glandulares presentes em espécies do género *Combretum* e que são muito importantes na sua distinção taxonómica. STACE (1989).

# ANATOMIA E ECOLOGIA

É conhecido que as condições ecológicas conduzem a adaptações estruturais no corpo dos vegetais, na sua maioria transmitidas hereditariamente, mas cujo grau de expressão é normalmente determinado pelas próprias condições do meio.

São largamente conhecidas as principais tendências no que respeita às adaptações estruturais dos diversos órgãos (essencialmente raiz, caule e folhas) à desidratação, ao meio aquático, à humidade excessiva, ao armazenamento de reservas, ao desempenho de funções particulares e a diversas outras situações de stress.

Conforme refere METCALFE (1989), trata-se, no entanto, de tendências gerais, pois frequentemente num mesmo habitat, estando sujeitas às mesmas condições de stress, espécies distintas, apresentam adaptações estruturais diferentes. Tal é o caso, por exemplo, de *Nerium oleander*, que mesmo crescendo em condições de

apreciável humidade atmosférica continua a apresentar folhas com características xeromorfas. E, *Prunus amygdalus* e *Anagyris* spp., embora ocorrendo em habitats muito húmidos apresentam folhas com características mesofíticas (FANH, 1990).

Os aspectos respeitantes à adaptação anatómica dos diversos órgãos às principais condições do meio são referidos mais adiante em cada um dos capítulos respeitantes à raiz, ao caule e à folha, pelo que nos abstemos de abordá-los aqui.

# 1.2. ESTRUTURA GERAL DAS PLANTAS VASCULARES

## 1.2.1. INTRODUÇÃO: OS VEGETAIS VASCULARES E OS VÁRIOS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO MORFOLÓGICA

Um longo processo evolutivo separa as primeiras formas de vida, nomeadamente os primeiros vegetais aquáticos unicelulares, das plantas superiores terrestres altamente diferenciadas do ponto de vista anátomo-morfológico.

Importantes progressos, a nível da organização interna e externa, foram sendo conseguidos ao longo dos tempos como forma de garantir uma cada vez melhor adaptação à vida terrestre.

As cerca de 400 000 espécies vegetais actuais são normalmente agrupadas nos seguintes níveis de organização morfológica:

- **PROTÓFITOS** — Compreendem todos os vegetais unicelulares e ainda aqueles que são formados por agregados pouco coerentes e indiferenciados de células, embora possa existir já uma certa especialização no sentido de uma certa divisão de trabalho. É o caso de muitas algas.

- **TALÓFITOS** — Incluem os vegetais cuja estrutura vegetativa se encontra reduzido a um **talo** (**tallus**), estrutura pluricelular ou pelo menos cenocítica, cuja organização externa vai desde simples agregados celulares, esféricos ou filamentosos, até formas muito diferenciadas, em que de um ponto de vista morfo-funcional, pareceria à primeira vista correcto distinguir, raiz, caule e folhas como nos vegetais superiores *(e.g. Delesseria sanguinea e Macrocystis pyrifera).* Um exame mais aprofundado mostra, entre outros aspectos, não existir uma diferenciação interna de tecidos, pelo que aqueles "órgãos" não devem ser correctamente considerados homólogos da raiz, caule e folhas dos cormófitos. O termo talófitos foi outrora bastante utilizado para designar algas, fungos e líquenes. Modernamente caiu totalmente em desuso, até porque os fungos já nem são considerados vegetais. Os talófitos incluem as algas. Alguns autores incluem ainda neste grupo os briófitos (musgos, hepáticas e antocerotas).

- **BRIÓFITOS** — Este grupo inclui briófitos talosos (antocerotas e hepáticas talosas) e briófitos "folhosos" (musgos e as hepáticas "folhosas"). Nestes últimos, a sua estrutura vegetativa apresenta-se diferenciada em **rizóides**, **caulóide** e **filídios**, fazendo lembrar as raízes, o caule e as folhas das plantas superiores. No entanto, tais órgãos não podem ser considerados homólogos, pois apresentam uma estrutura muito mais primitiva, podendo inclusive ser unicelulares, caso dos rizóides da generalidade das hepáticas e dos antocerotas, e não evidenciam diferenciação interna de tecidos, nomeadamente tecido vascular.

Alguns briófitos apresentam como tecidos condutores internos, **hidroma** (constituído por **hidróides**) e **leptoma** (constituído por **leptóides**), tecidos muito primitivos, considerados por alguns como os precursores dos verdadeiros tecidos vasculares. Note-se, no entanto, que nunca se verifica a presença de lenhina.

A inexistência de tecidos condutores obriga a que os maiores briófitos terrestres, apenas excedam ligeiramente os 50 cm. E, embora os briófitos, do ponto de vista ecológico, existam numa ampla diversidade de nichos, desde as regiões mais frias e húmidas às quentes e secas, não há dúvida que eles preferem as regiões mais húmidas (dado que a maioria das espécies não apresenta uma epiderme cutinizada com estomas) e para que se efectue a própria reprodução sexuada é necessária a presença de água.

O facto dos rizóides terem sobretudo a função de fixação ao substrato, já que a absorção de água e sais minerais se faz por toda a superfície corporal, torna a generalidade dos briófitos excepcionalmente sensíveis à poluição.

Do ponto de vista da morfologia externa, enquanto os briófitos talosos se assemelham mais aos talófitos, pois a sua estrutura vegetativa compreende apenas um talo laminar e rizóides, os briófitos "folhosos" aproximam-se mais dos cormófitos.

Os briófitos não ocupam uma posição muito clara e perfeitamente estanque, mas mais uma posição intermédia entre os talófitos e os cormófitos. Tal tem originado que alguns autores os tenham incluído quer nos cormófitos, quer nos talófitos.

- **CORMÓFITOS** — Incluem todos os vegetais com a mais elevada diferenciação anatómica e morfológica de tecidos e, por isso mesmo, melhor adaptados à vida terrestre.

A estrutura vegetativa consta de um **cormo** (**cormus**), eixo vascularizado que compreende órgãos altamente especializados como são a raiz, o caule e as folhas.

No seio dos cormófitos destaca-se um grupo, os espermatófitos, ou plantas com semente, que são hoje predominantes na generalidade dos habitats terrestres. Como o conseguiram? Como lá chegaram?

## 1.2.2. AS PLANTAS À CONQUISTA DO HABITAT TERRESTRE

É hoje unanimemente aceite que os primeiros vegetais foram algas marinhas e que a colonização do meio terrestre apenas se tornou possível quando já existia, na atmosfera, uma camada suficientemente espessa de ozono, capaz de assegurar uma protecção eficaz contra a radiação ultravioleta.

A imersão a que estavam sujeitas as algas deve tê-las protegido numa fase de grande proliferação da vida marinha que terá precedido a formação do "escudo" protector de ozono e subsequente aparecimento dos primeiros vegetais terrestres.

As radiações ultravioleta, não só terão tido um importante papel no retardar da colonização do meio terrestre, pois crê-se que terão decorrido cerca de mil milhões de anos entre as primeiras algas aquáticas e o aparecimento dos primeiros vegetais terrestres, como terão desencadeado um conjunto muito importante de adaptações fundamentalmente de carácter bioquímico, compreendendo o **desenvolvimento de um metabolismo secundário** e que se traduziram:

- inicialmente, na síntese de aminoácidos aromáticos, compostos eficazes na protecção contra as radiações UV;
- posteriormente, na síntese de ácidos fenólicos, eficazes na protecção contra a predação e auto-toxicidade;
- finalmente, na síntese da lenhina, vital tanto para o desenvolvimento do xilema como dos tecidos de suporte.

## ADAPTAÇÕES DAS ESTRUTURAS VEGETATIVAS

De entre todas as plantas terrestres foram os vegetais vasculares, aqueles que alcançaram maior sucesso na conquista do habitat terrestre, e isto porque desenvolveram um conjunto de adaptações estruturais muito eficazes. Entre as principais **adaptações das estruturas vegetativas**, contam-se:

1. O desenvolvimento generalizado de epiderme cutinizada e estomas funcionais.

2. Um **aumento da complexidade externa**, através do desenvolvimento de **órgãos especializados**:

- para fixação ao substrato e absorção a partir deste, de água e sais minerais. A partir de rizomas providos apenas de rizóides, como os que podemos observar em *Rhynia*, são desenvolvidas raízes.
- na realização da actividade fotossintética (ou seja, no aproveitamento da energia luminosa). São desenvolvidos, primeiro, pequenos apêndices e, só mais tarde, verdadeiramente folhas (micrófilas e depois macrófilas).
- para estabelecer uma ligação eficaz entre as raízes e as folhas, são desenvolvidas caules com tecidos condutores.

3. Um **aumento da complexidade interna**, através de uma crescente **especialização dos tecidos**, nomeadamente com o desenvolvimento de **tecidos vasculares**:

- xilema, para condução ascendente essencialmente de água e sais minerais.
- floema, para condução ascendente e descendente essencialmente de substâncias orgânicas.

Os hidróides e leptóides de alguns briófitos são considerados por alguns como os precursores dos verdadeiros tecidos vasculares. A evolução dos verdadeiros tecidos vasculares dá-se de um tipo mais primitivo, menos eficaz no transporte, como acontece nos Pteridófitos e Gimnospérmicas (ditas plantas com "má circulação") em que o xilema tem como elementos traqueais, traqueídeos, e o floema como elementos crivosos, células crivosas, para um tipo muito mais evoluído, característico das Angiospérmicas em que os elementos traqueais do xilema são elementos dos vasos lenhosos, e os elementos crivosos do floema, tubos crivosos.

Foi indiscutivelmente o desenvolvimento da capacidade de síntese da **lenhina,** e a sua utilização de uma forma estratégica, que permitiu o desenvolvimento do xilema, que funciona igualmente como o principal tecido de suporte nas espécies arborescentes. Por outras palavras, a lenhina mostrou-se indispensável para assegurar não só o desenvolvimento de um dos tecidos condutores, o xilema, como a realização do "esqueleto" da planta, ou seja, dos seus tecidos de suporte (esclerênquima; xilema).

A generalidade das adaptações vegetativas visava, fundamentalmente, garantir:

- um melhor aproveitamento da energia luminosa e dos elementos minerais postos à disposição pelo substrato;
- o aumento da capacidade de auto-gestão da água e uma independência cada vez maior em relação a este elemento tão limitante na transposição da vida para o meio terrestre.

Nem todas as plantas superiores apresentam, no entanto, um verdadeiro cormo. De facto, algumas angiospérmicas são claramente talosas. Tal é o caso de muitos hidrófitos *(e.g.*, Lemnaceae e Podostemaceae*)* e parasitos *(e.g.*, Balanophoraceae e Rafflesiaceae*)* em que falta inclusive diferenciação interna de tecidos, assemelhando-se a estrutura vegetativa a um talo, ou mesmo, em casos extremos ao micélio dos fungos.

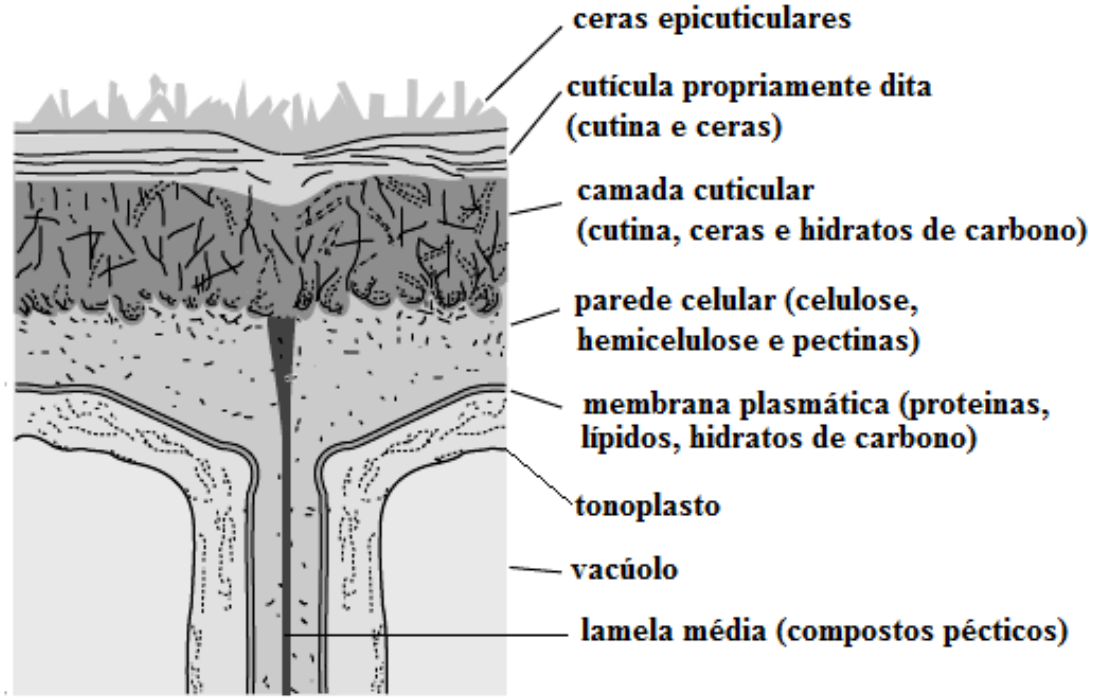



**FIGURA** 7 – Diagrama que ilustra a estrutura da camada protectora mais externa das células da epiderme que reveste o corpo das plantas vasculares terrestres actuais. O desenvolvimento de uma epiderme cutinizada foi fundamental na passagem das plantas para o meio terrestre. STERN *et al.* (2010).

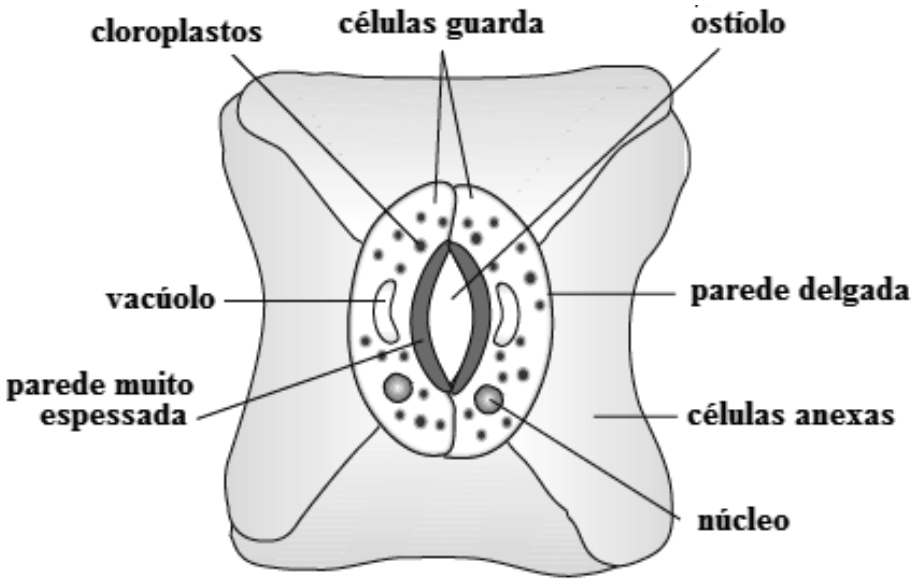



**FIGURA** 8 – Aspecto frontal de um estoma epidérmico. O desenvolvimento de estomas foi fundamental na adaptação das plantas ao meio terrestre.

# EVOLUÇÃO DO TECIDO CONDUTOR

**Xilema**

Os elementos dos vasos lenhosos são mais eficientes do que os traqueídos, porque a água pode ascender livremente de um elemento de vaso para o outro através das **perfurações** terminais. A seiva bruta que ascende através dos traqueídos é obrigada a passar através das membranas de pares de **pontuações** que sempre oferecem alguma resistência.

De um outro ponto de vista, os elementos dos vasos, com o seu sistema aberto, acabam por ser menos seguros para a planta do que as traqueídos se houver formação de bolhas de ar que possam provocar o fenómeno da **cavitação**, ou seja, perda súbita de pressão na corrente ascendente. As bolhas de ar que se formem num traqueído ficam restringidas a ele mesmo e qualquer obstrução resultante do fluxo de água será também limitada, enquanto se ocorrerem num elemento de vaso podem, obstruir o fluxo de água em toda a extensão do vaso. Por isso mesmo, os vasos mais curtos (normalmente mais estreitos) são mais seguros do que os longos (geralmente mais largos).

**Floema**

Os elementos dos tubos crivosos são mais eficientes do que as células crivosas, dispõem-se em fiadas longitudinais (tubos), ou seja, topo a topo, e as paredes terminais apresentam apenas áreas crivosas altamente especializadas, as placas crivosas. As células crivosas apresentam áreas crivosas relativamente indiferenciadas, ou seja, áreas crivadas com poros estreitos e delgados filamentos de conexão. Estas áreas são bastante uniformes na estrutura de todas as paredes; ou seja, as células crivosas não apresentam placas crivosas sendo por isso menos eficazes no transporte da seiva elaborada.

**Perspectiva evolutiva**

O traqueído é um tipo de célula mais primitivo (menos especializado) do que o elemento de vaso, o mesmo acontece com a célula crivosa, quando comparada com o elemento do tubo crivoso.

Os elementos dos vasos lenhosos (xilema) assim como os elementos dos tubos crivosos (floema) são as principais células condutoras nas angiospérmicas. Admite-se que ambos os tipos de células evoluíram independentemente das traqueídos e das células crivosas em vários grupos de plantas vasculares, incluindo as angiospérmicas (eudicotiledóneas e monocotiledóneas), os Gnetophyta (únicas gimnospérmicas com elementos dos vasos e elementos dos tubos), várias espécies não relacionadas de fetos e certas espécies de *Selaginella* e *Equisetum*.

A evolução do elemento de vaso assim como do elemento do tubo crivoso, são um excelente exemplo de **evolução convergente,** ou seja, desenvolvimento independente de estruturas semelhantes, em organismos não relacionados ou somente relacionados à distância.

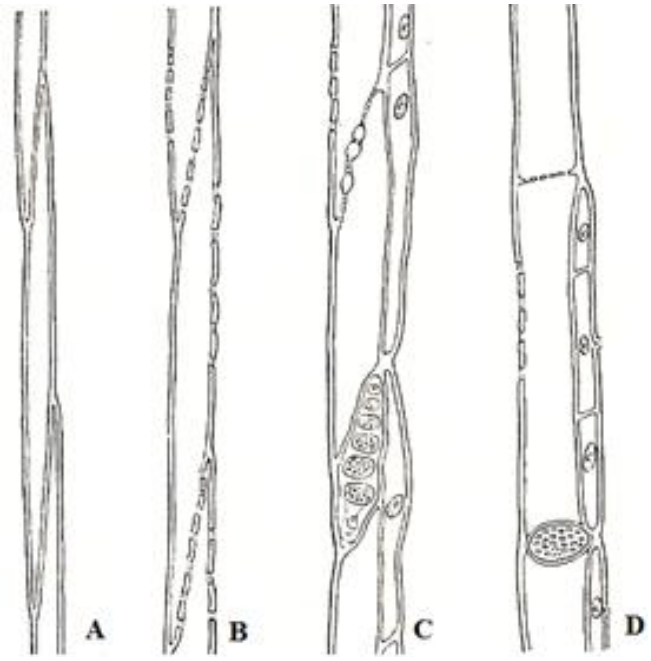



**FIGURA** 9 – Diagrama que pretende ilustrar a filogenia dos elementos crivosos: A, células inicias parenquimatosas, sem grandes alterações de membrana, e supõe-se, responsáveis pelo transporte simplástico nas riniáceas; B, células com áreas crivosas de um tipo primitivo, caso por exemplo, das células crivosas dos licófitos; C, elementos dos tubos crivosos, apresentando nas paredes de topo (oblíquas) áreas crivosas especializadas, designadas placas crivosas (*e.g.*, solanáceas); D, elementos dos tubos crivosos, apresentando nas paredes de topo (perpendiculares) placas crivosas altamente especializadas (*e.g.*, cucurbitáceas). STRASBURGER *et al.* (1994).

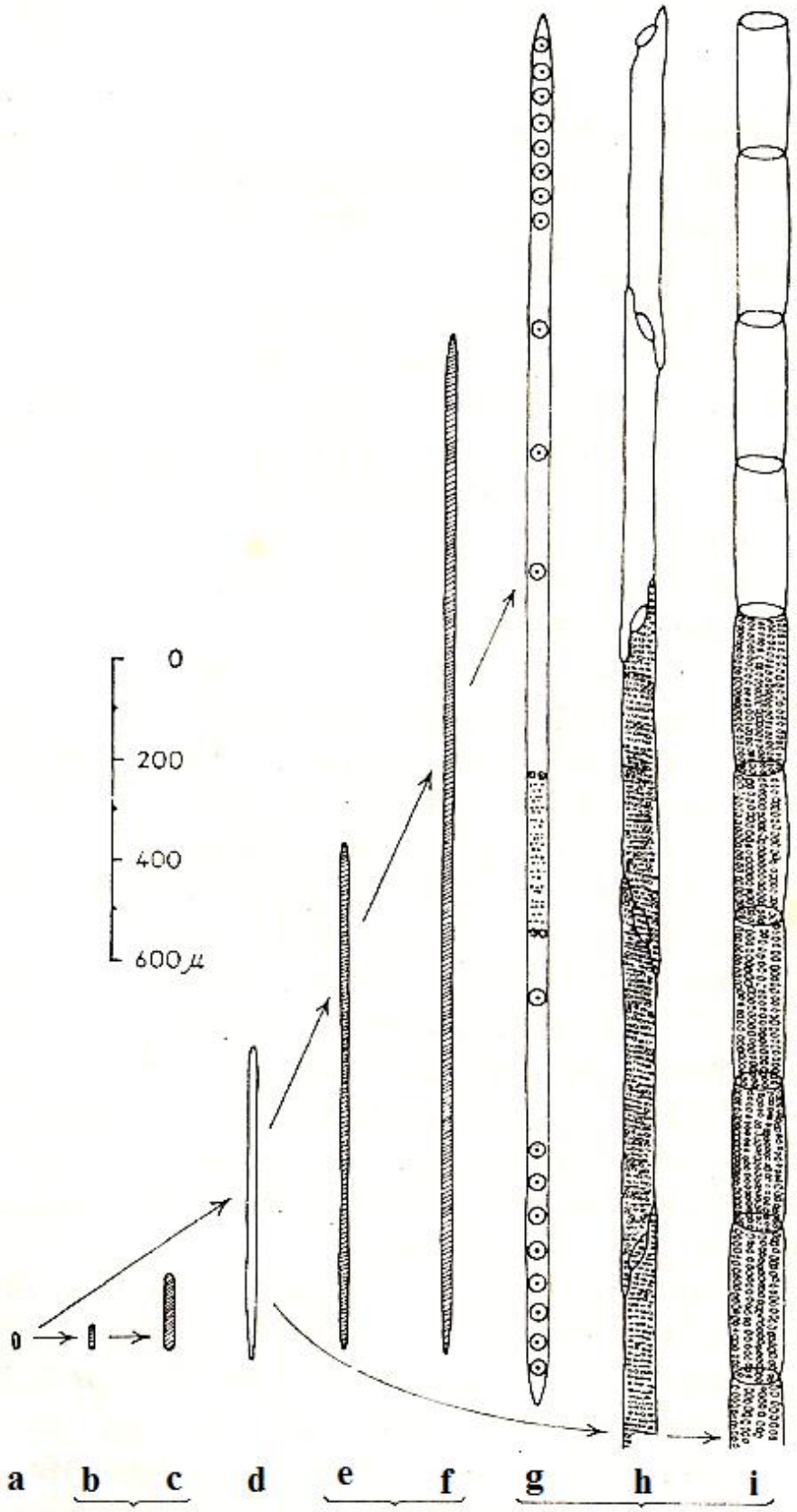



**FIGURA** 10 – Diagrama que ilustra a ontogenia e a ordem segundo a qual ocorre a formação dos elementos traqueais nas angiospérmicas: a, célula meristemática; b-c, elementos curtos de protoxilema (traqueídos anelados); d, inicial fusiforme cambial; e-f, traqueídos helicoidais; g, traqueído pontuado; h-i, elementos dos vasos lenhosos; i) elementos dos vasos lenhosos mais evoluídos. Células mais pequenas com paredes de topo perpendiculares às laterais, perfuradas e dispostas em fiadas axiais. STRASBURGER *et al.* (1994).

# ADAPTAÇÕES DAS ESTRUTURAS REPRODUTORAS

De forma sucinta, apenas como complemento e um pouco à margem do tema da presente publicação refira-se que a par das adaptações das estruturas vegetativas se verificaram não menos importantes **adaptações das estruturas reprodutoras**, no sentido de garantir uma melhor adaptação ao meio terrestre. As principais foram:

- o desenvolvimento de arquegónios e da oogamia.
- o desenvolvimento de uma geração esporófita, amplamente produtora e disseminadora de esporos o que permite melhorar substancialmente a capacidade de colonização e sobrevivência.
- a produção de esporos, cuja parede se encontra impregnada de esporolenina, substância muito eficaz na protecção contra a dessecação e resistência aos microrganismos.
- o desenvolvimento da embriofitia, retenção do esporófito embrionário dentro do arquegónio da planta-mãe. O embrião fica protegido, nas fases iniciais de desenvolvimento, da dessecação, herbivoria, … etc.
- desenvolvimento de forma generalizada do ciclo de vida digenético, em que a reprodução é alternadamente sexuada e assexuada de forma a beneficiar das vantagens do ponto de vista evolutivo e ecológico dos dois tipos de reprodução.
- desenvolvimento de heterosporia e heteromorfismo (entre gametófito e esporófito) de forma generalizada. A conquista do meio terrestre foi acompanhada de um crescente domínio da geração esporófita em relação à gametófita.
- passagem da fecundação aquática (que não dispensa a presença de água, nos briófitos e pteridófitos), para a sifonogamia (espermatófitos) mercê do desenvolvimento de estruturas altamente especializadas como o óvulo e o grão de pólen.
- desenvolvimento nos espermatófitos de sementes, estruturas altamente evoluídas para manutenção e disseminação da espécie. Desenvolvimento de flores e frutos.

# ESPERMATÓFITOS MUITO PARTICULARES

Entre outras, as espécies aquáticas das famílias Lemnaceae e Podostemaceae; muitas plantas, holoparasíticas e hemiparasíticas; espécies mico-heterotróficas, apresentam uma extraordinária simplificação da sua estrutura vegetativa com redução de órgãos e tecidos.

A família das Lemnaceae reúne cerca de 30 espécies em que a redução da estrutura vegetativa é levada ao extremo. *Wolffia brasiliensis,* a menor angiospérmica do planeta (produzindo igualmente as menores flores que se conhecem) atinge quando muito 1 mm de comprimento, é desprovida de raízes e a sua estrutura vegetativa encontra-se reduzido a um pequeníssimo corpo vegetativo talóide.

As lemnáceas, em geral, são plantas minúsculas, flutuantes ou submersas, sem raízes *(Wolffia, Wolffielia),* com em *(Lemna)* ou várias raízes não ramificadas *(Spirodela).* A estrutura vegetativa encontra-se reduzida a um talo foliáceo que, alguns botânicos interpretam como sendo simplesmente as folhas. Outros, consideram-no um caule modificado. Em todo o caso, ele recebe geralmente a designação de **fronde.**

O sistema vascular encontra-se extraordinariamente reduzido estando os vasos lenhosos ausentes e os traqueídeos apenas presentes nas raízes das espécies do género *Spirodela.* As flores, unissexuais, pequeníssimas, raramente se formam, já que predomina a multiplicação vegetativa, mas, quando ocorrem, formam-se directamente sobre os corpos vegetativos talosos.

As Podostemaceae reúnem cerca 250 espécies de habitat aquático, na generalidade, muito semelhantes a Algas, Líquenes e/ou Briófitos, ou seja, com um conjunto de características "pré-angiospérmicas" tanto a nível vegetativo, como floral. Estas espécies vivem na sua maioria em águas bastante movimentadas ("rápidos" dos rios, ou mesmo sob pequenas cascatas) e estão presas ao substrato rochoso através de uma estrutura dorsiventral, laminar e verde, o *thallus,* em muitos casos interpretada como sendo as raízes altamente modificadas. Muitas espécies são laticíferas.

As raízes constituem na maioria das espécies das podostemáceas o essencial da estrutura vegetativa, apresentando-se laminares e providas de clorênquima. No entanto, certas espécies flutuantes, são desprovidas de raízes (*e.g.,Mourera).*

O caule pode apresentar-se razoavelmente desenvolvido como em *Mniopsis,* ou, como acontece na maioria das espécies, faltar quase completamente e então as flores formam-se em reduzidíssimos eixos vegetativos que partem das raízes. Em todas as podostemáceas a vascularização é inexistente ou incipiente.

Dada a extrema variedade e complexidade dos órgãos vegetativos nem sempre é possível estabelecer as respectivas homologias com a raiz, caule e /ou folhas.

As plantas morrem como regra pouco tempo depois da produção das sementes (diminutas e sem albúmen).

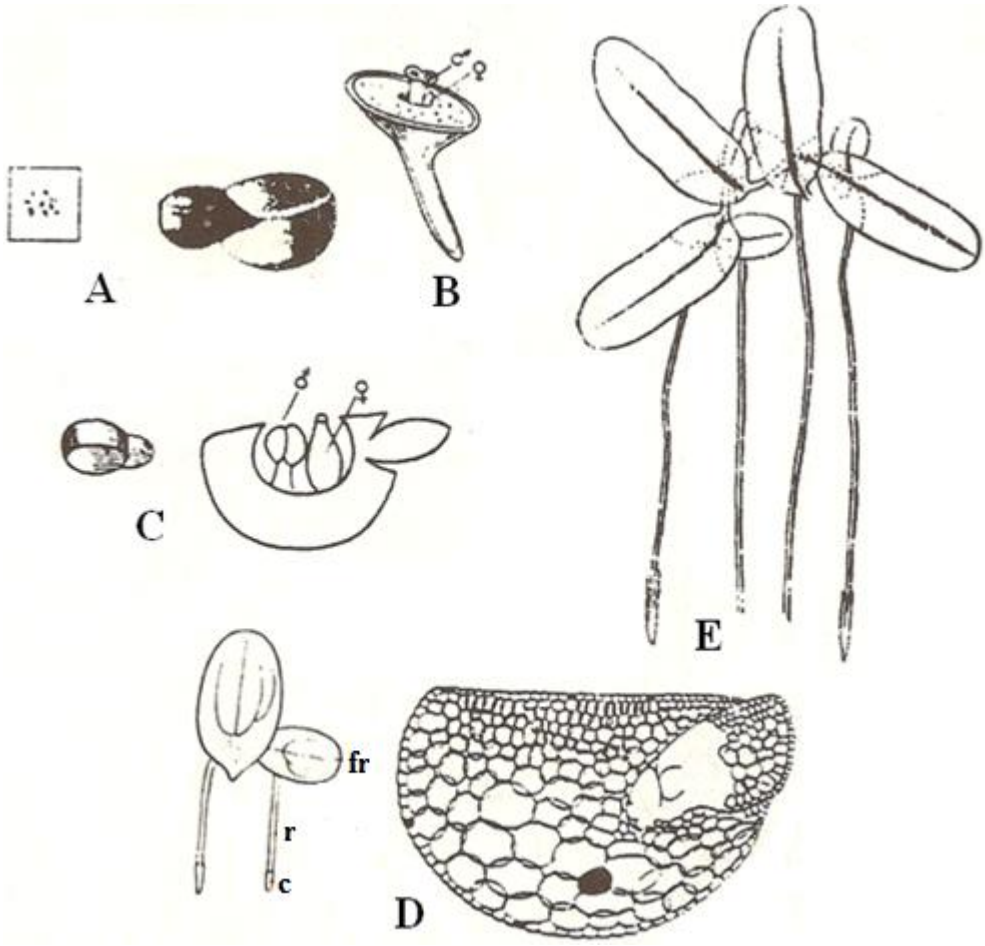



**FIGURA** 11 - Lemnáceas: A, *Wolffia brasiliensis*, a menor angiospérmica do mundo (à esquerda em tamanho natural); B, *Wolffia microscopica*, planta inteira em floração, muito aumentada; C, *Wolffia arrhiza*, aspecto geral e corte longitudinal de uma planta em floração; D, *Lemna minor* (lentilha-de-água menor), aspecto geral de uma planta que apresenta uma planta-filha (à esquerda), e pormenor da inserção de uma planta-filha num pé-mãe; 5, *Lemna vaidiviana*, planta inteira. c, coifa; fr, fronde; r, raiz. OLIVEIRA (1991).

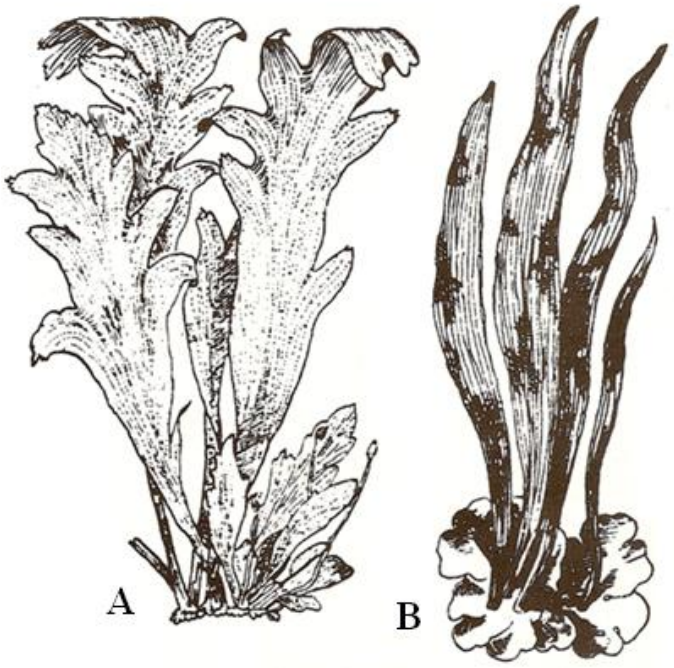



**FIGURA** 12 - Podostemáceas semelhantes a algas: A, *Marathrum utile;* B, *Marathrum* sp. OLIVEIRA (1991).

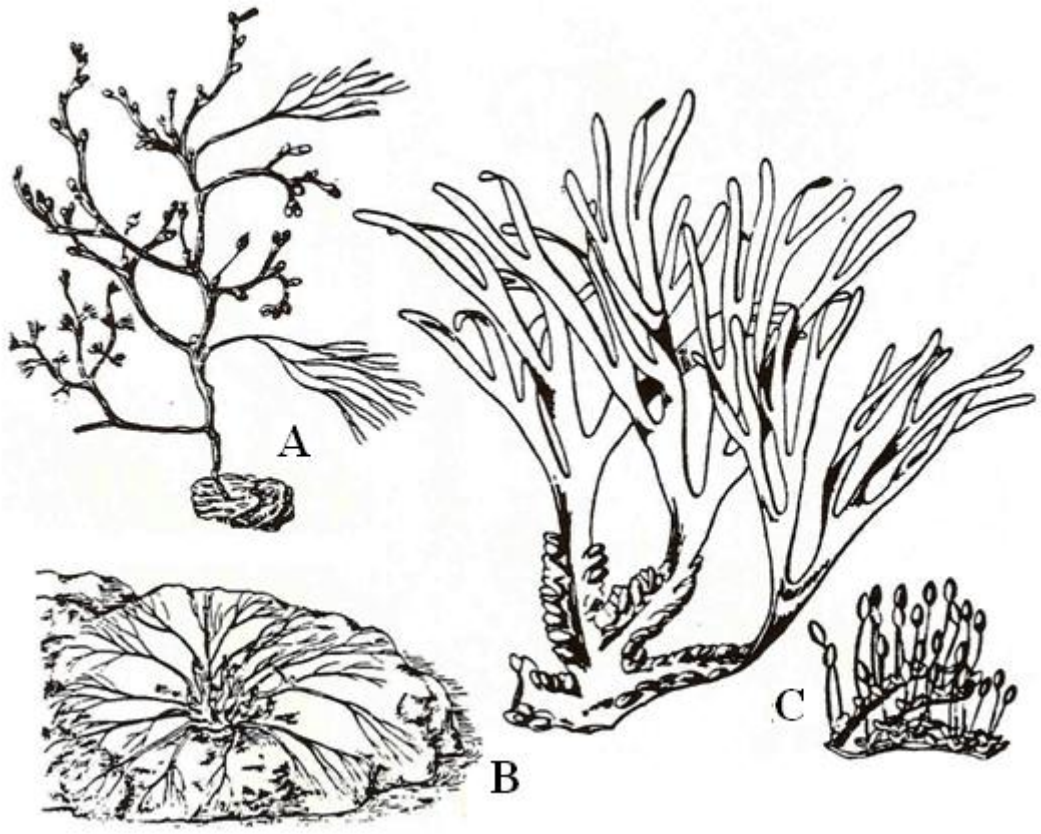



**FIGURA** 13 - Podostemáceas semelhantes a algas: A, *Apinagia* sp., indivíduo em floração; B, *Oserya coulteriana* - indivíduo em floração sobre uma rocha exposta; C, *Dicraea algiformis* no estado vegetativo e porção de uma fronde frutificada (à direita). OLIVEIRA (1991).

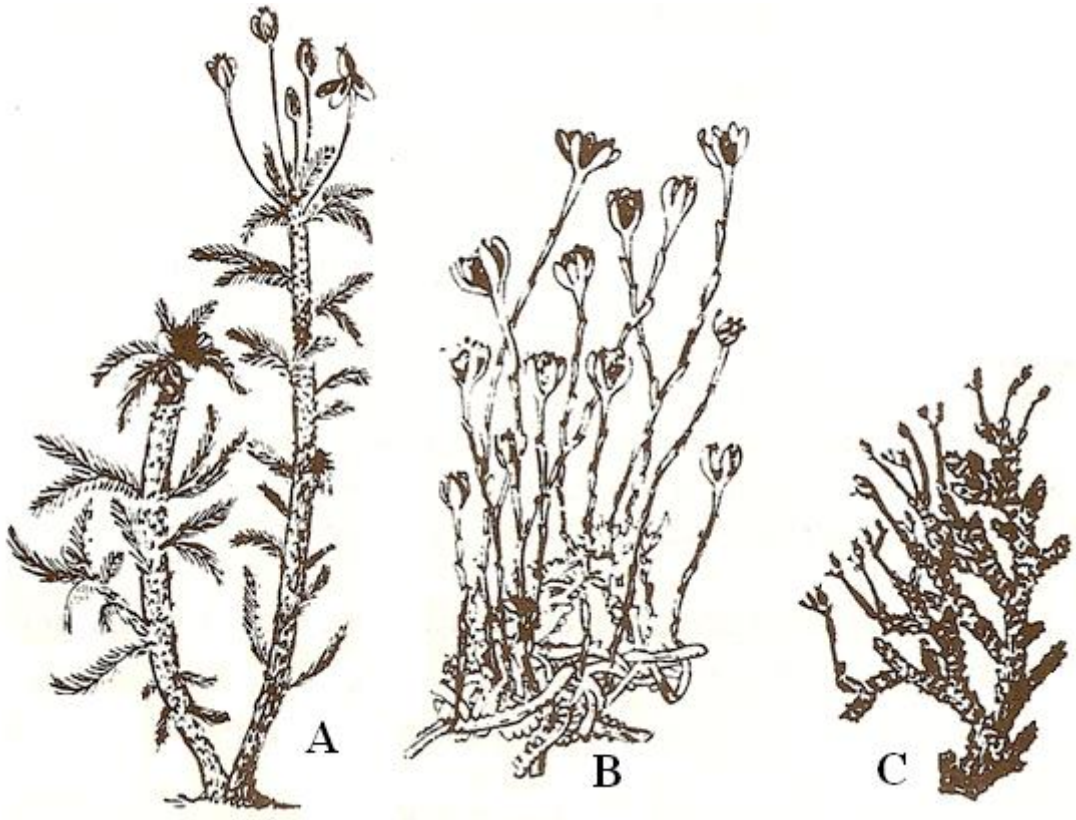



**FIGURA** 14 - Podostemáceas semelhantes a briófitos: A, *Trislicha* sp., indivíduo em floração; B, *Weddellina squamulosa*, indivíduo em floração; C, *lnversodicraea* sp., indivíduo em floração. OLIVEIRA (1991).

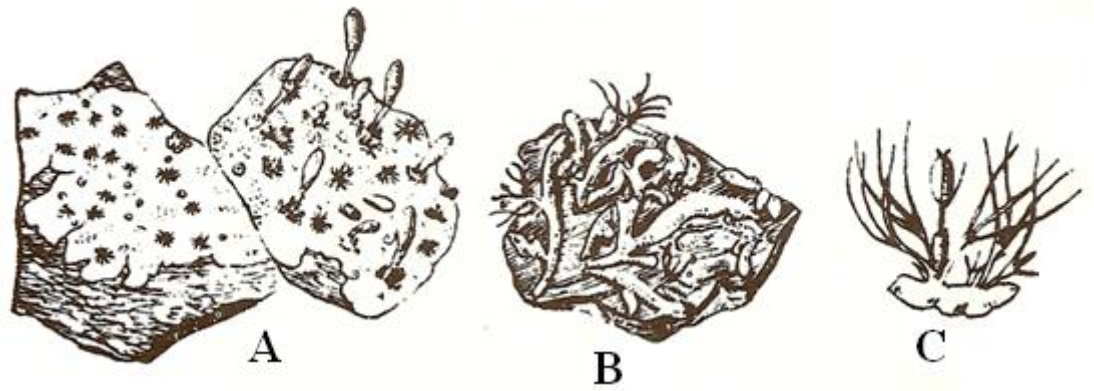



**FIGURA** 15 – Podostemáceas semelhantes a líquenes: A, *Lawia zeylandica*, raiz talosa com eixos vegetativos e eixos florais; B, *Ceralolacis erylhrolichen;* C, *Saxicolella nana*, eixo floral inserido sobre um fragmento de raiz com folhas. OLIVEIRA (1991).

Embora outras angiospérmicas possam apresentar um aspecto externo que faz lembrar os fungos, esse é característico das cerca de 60 espécies holoparasíticas, totalmente desprovidas de clorofila, as Rafflesiales (Rafflesiaceae, Mitrastemmataceae e Hydnoraeeae) e das 45 espécies das Balanophoraceae. Trata-se na generalidade de holoparasitos de raízes ou menos frequentemente de ramos *(Pilostyles)* cujo sistema vegetativo se encontra reduzido a um conjunto largamente filamentoso, em forma de micélio dos fungos, que se desenvolve no interior das raízes do hospedeiro, funcionando ele próprio como haustório. Verifica-se portanto **endoparasitismo** já que as flores constituem, na generalidade dos casos, a única parte visível externamente do parasito pois tudo o resto se encontra imerso nas raízes do hospedeiro.

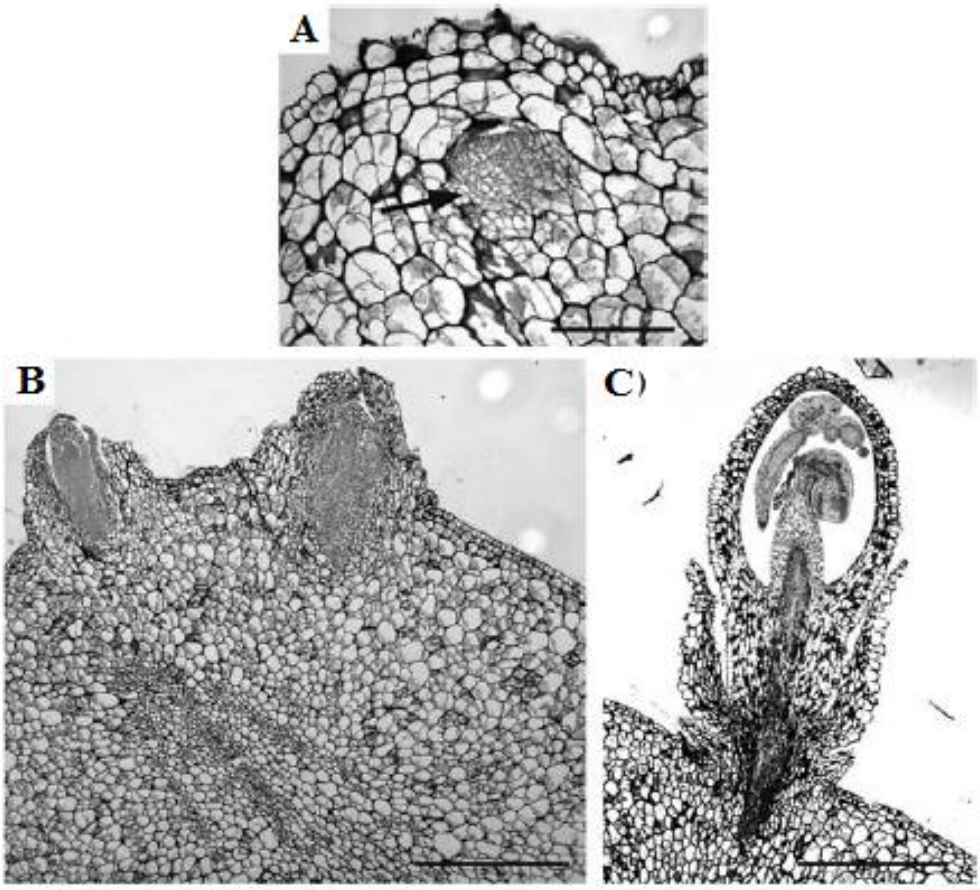



**FIGURA** 16 – A-C, estádios progressivos da **formação endógena de flores** a partir dos tecidos internos do caule de *Ledermaniella letouzeyi* (Podostemaceae). Os primórdios florais têm origem na desdiferenciação de células do parênquima cortical. Cada flor encontra-se protegida por uma bráctea escamiforme designada espatela. As Podostemaceae reúnem casos verdadeiramente excepcionais nas plantas vasculares. MINELLI & FUSCO (2008).

Os representantes das Hydnoraceae e Balanophoraceae são **ectoparasitos** - pois apresentam visível externamente uma parte apreciável da sua estrutura vegetativa.

Dado que nas espécies endoparasíticas, as plantas vivem toda a sua fase vegetativa no interior dos tecidos do hospedeiro, tem-lhes sido, por vezes, atribuída a designação de **endofíticas** (por oposição a epifíticas, note-se). Verifica-se sempre ausência de estomas (excepto *Cynomorium)* e clorofila. O tecido vascular apresenta-se muito reduzido ou mesmo inexistente (algumas balanoforáceas e hidnoráceas apresentam, no entanto, vasos lenhosos). As folhas, quando presentes, são escamiformes, desprovidas de estomas funcionais e localizam-se normalmente apenas no pedúnculo floral.

Algumas orquidáceas, e os representantes em geral das Petrosaviaceae, Triuridaceae, Burmanniaceae, Geosiridaceae e Corsiaceae, são espécies mico-heterotróficas que vivem em associação com fungos do solo na forma de micorrizas.

Esta dependência face aos fungos simbiontes é indispensável desde logo para a germinação das sementes, mantendo-se durante toda a vida das plantas.

Trata-se de ervas geralmente anuais, frequentemente rizomatosas ou tuberosas, geralmente pequenas, delgadas e delicadas, com caules normalmente não ramificados; folhas normalmente reduzidas a escamas, desprovidas de clorofila, esbranquiçadas, amareladas, avermelhadas ou purpurascentes; sistema vascular geralmente muito pouco desenvolvido compreendendo, apenas raramente, vasos lenhosos, e estes, como regra, somente nas raízes. As suas sementes são geralmente muito numerosas, minúsculas, com um embrião indiferenciado e não possuem reservas (albúmen).

O caso mais notável diz respeito a algumas orquidáceas que são quase inteiramente subterrâneas apenas sobressaindo as suas flores à superfície do solo.

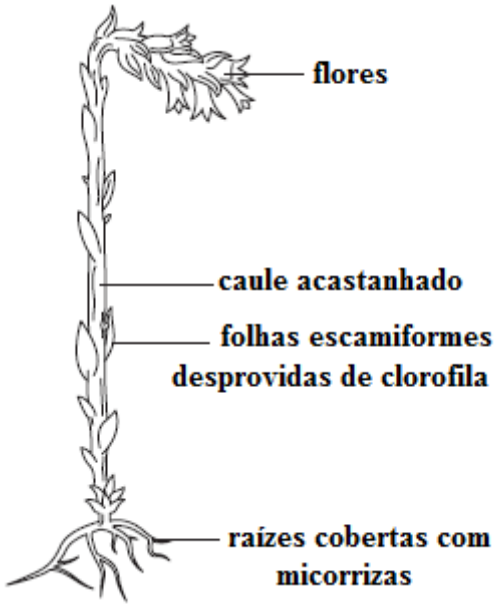



**FIGURA** 17 – Aspecto geral de *Monotropa hypopitys*, espécie mico-heterotrófica, desprovida de clorofila, com uma estrutura anatómica extremamente simples e que apenas sobrevive devido ao estabelecimento de simbioses com fungos do solo.

Existem **plantas**, designadas **aerícolas** ou **aerofíticas**, que têm capacidade para se desenvolverem completamente (crescer, florescer e frutificar) exclusivamente a partir do ar, nalguns casos presas a fios telefónicos, em varandas ou inclusive, embora normalmente com menor vitalidade, em ambientes interiores.
Alguns destes aerófitos podem inclusive ser praticamente desprovidos de raízes, como acontece em certas bromeliáceas e orquidáceas, mas encontram-se, como regra, sempre providos de uns **pêlos epidérmicos especiais**, designados **pêlos absorventes**, que lhes permitem absorver água mesmo na forma de vapor, assim como os nutrientes na forma de poeiras em suspensão no ar.

Nos espécimes vivendo ao ar livre, assume também particular importância a retenção de água e poeiras nas bainhas intricadas das folhas.

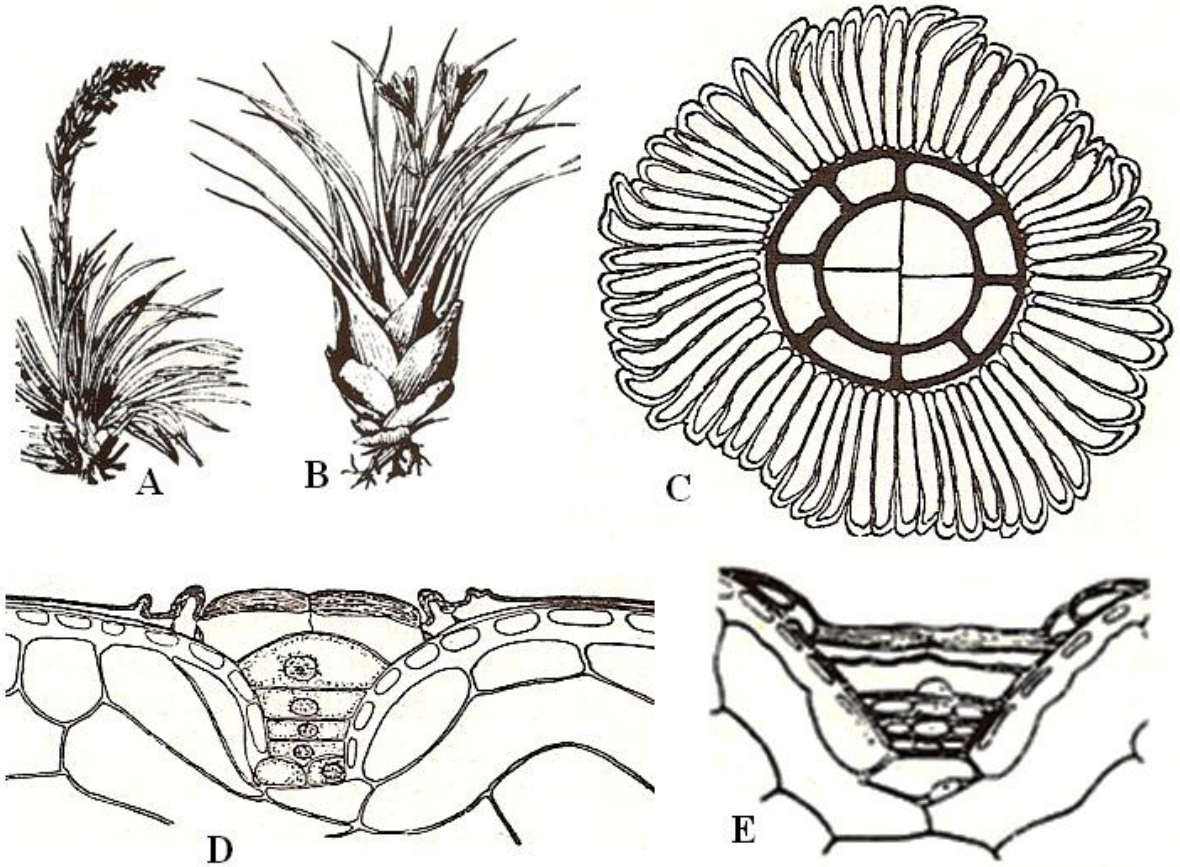



**FIGURA** 18 - Bromeliáceas aerícolas: A-B, aspecto geral das plantas, *Fernseea italiaiae* (A) e *Tillandsia flexuosa* (B); C-E, pormenor de um dos pêlos absorventes, em vista frontal (C) e Corte longitudinal (D-E). Pêlo absorvente em estado de turgescência (D) e de "secura" (E). Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

# 1.3.FORMAÇÃO DOS TECIDOS E ÓRGÃOS

## 1.3.1. INTRODUÇÃO: CRESCIMENTO E DESENVOLVIMENTO

Desenvolvimento e crescimento são dois termos muitas vezes indevidamente utilizados de forma indistinta para designar o mesmo acontecimento.

Em rigor, desenvolvimento e crescimento descrevem eventos separados, responsáveis pela organização do corpo de planta adulta.

O **desenvolvimento** corresponde à progressão de fases iniciais de maturação de tecidos, órgãos ou mesmo indivíduos para fases mais avançadas. Assim, por exemplo, pode dizer-se com toda a propriedade que nos espermatófitos um ovo fertilizado (zigoto) se desenvolve numa planta adulta.

O desenvolvimento compreende normalmente:

- **crescimento** (divisão celular e aumento do tamanho das células);
- **morfogenia** (aquisição de forma e estrutura);
- **diferenciação** (especialização acompanhada de alterações morfológicas e fisiológicas).

A génese da forma e estrutura dos tecidos e órgãos da planta é consequência de uma série de factores, uns **intrínsecos**, que são representados pela manifestação da actividade de genes não reprimidos, e outros **extrínsecos**, que são as acções mecânicas e químicas exercidas pelos órgãos ou tecidos vizinhos, fenómeno que é designado **indução**. Na **morfogénese**, têm ainda influência as substâncias nutritivas de carácter metabólico e plástico, as hormonas, as auxinas e as condições ambientais. São todos estes factores que determinam em conjunto a forma como o tecido, órgão ou mesmo a planta no seu todo, se estruturam, ou seja, se desenvolvem.

GEMMELL (1981) distingue nas zonas de crescimento, três estádios de desenvolvimento celular:

1) células que se dividem e são completamente destituídas de vacúolos — **resíduo meristemático permanente**, **promeristema**, **eumeristema** ou **meristema verdadeiro**;

2) células providas de vacúolos e que se dividem mais activamente que todas as restantes — **iniciais temporárias**;

3) células cuja divisão celular cessa e se alongam, aumentando claramente de tamanho.

Nem sempre é fácil distinguir quais as células a incluir em cada um destes três grupos.

# CRESCIMENTO

O **crescimento** significa sempre a alteração, em geral irreversível no tamanho dos tecidos e/ou órgãos de planta. O crescimento resulta:

- da divisão de celular (meresis);
- do aumento de tamanho das células (auxesis).

O aumento das dimensões das células só é possível graças à capacidade de crescimento da parede primária da célula e é geralmente acompanhado de um significativo aumento no tamanho e conteúdo de água nos vacúolos.

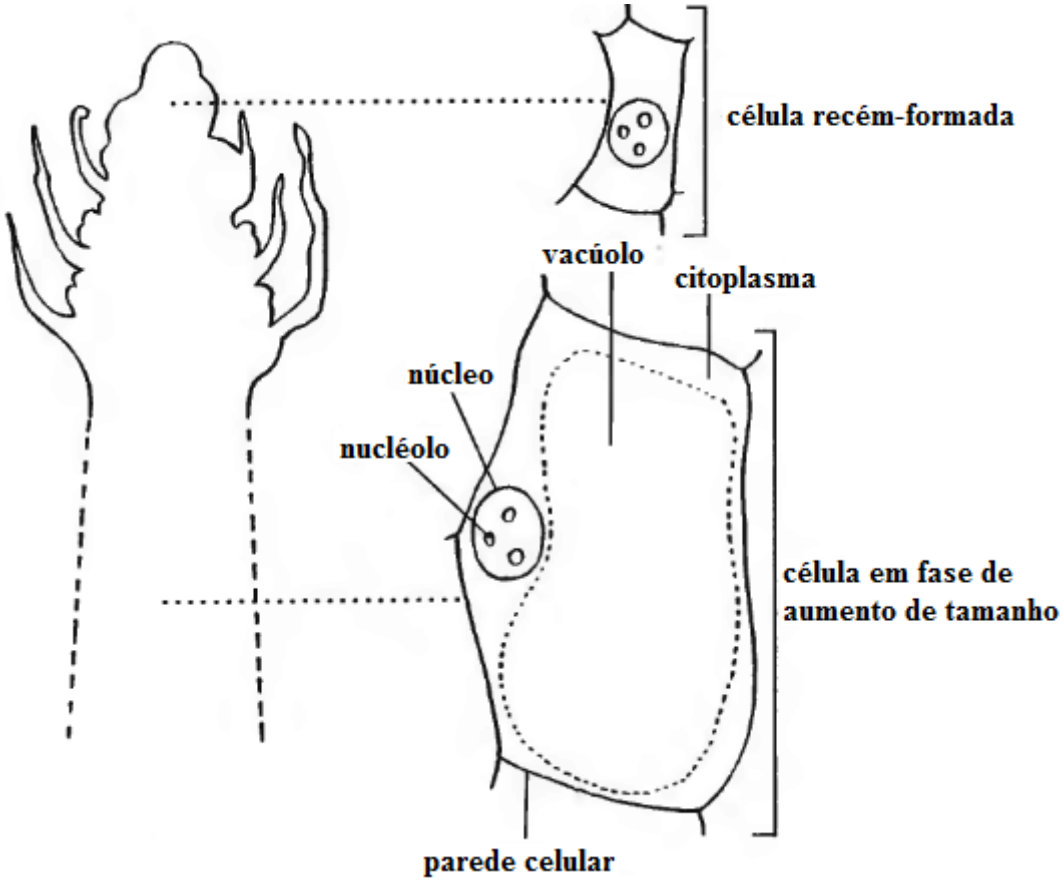



**FIGURA** 19 – Esquema que ilustra o fenómeno da expansão celular. Novas células formam-se continuamente nos meristemas apicais. As células aumentam lentamente no meristema apical e de modo mais rápido nas regiões subapicais. O aumento de volume celular resultante pode variar até 100 vezes, dependendo da espécie e das condições ambientais. O crescimento dos tecidos não é nem uniforme nem aleatório. As derivadas dos meristemas apicais expandem-se de modo previsível, estritamente dependentes do local do corpo da planta onde ocorrem. Os padrões de expansão nas regiões subapicais, determinam o tamanho e a forma do corpo primário da planta. O crescimento da planta como um todo pode ser considerado como o resultado final (somatório) destes padrões locais de expansão celular. MAUSETH (2008).

O crescimento vegetal pode ser medido utilizando vários critérios:

a) aumento irreversível de volume. **A expansão celular é o maior componente do crescimento**. Este é o critério mais importante**;**

b) aumento do peso fresco, ou seja, do peso do tecido vivo;

c) aumento do número de células.

Os elementos dos tecidos são deslocados durante a expansão. Se forem efectuadas marcas sucessivas sobre o caule ou a raiz, a distância entre as marcas altera-se de modo diferente, consoante a sua localização na zona de crescimento. Todas essas marcas se deslocam em sentido oposto à extremidade da raiz ou do caule, mas as taxas

de afastamento dependem das distâncias em relação à extremidade. À medida que as regiões se deslocam afastando-se do ápice, a sua taxa de crescimento aumenta até que seja alcançada uma velocidade limite constante, igual à taxa geral de extensão do órgão A razão deste aumento da velocidade de crescimento é que, com o tempo, progressivamente mais tecido se vai posicionado entre um dado ponto e o ápice. Além disso, sucessivamente mais células vão-se expandindo, de modo que o ponto de referência é deslocado cada vez mais rapidamente. TAIZ & ZEIGLER (2002), constataram que numa raiz de milho de crescimento rápido, um elemento de tecido necessita cerca de oito horas para se mover cerca de 2 mm (extremidade da zona meristemática) a 12 mm (extremidade da zona de alongamento).

O perfil da velocidade de crescimento é a descrição espacial do crescimento. As velocidades de diferentes elementos de tecidos são cotejadas através da sua distância em relação ao ápice, para fornecer o padrão espacial de velocidade de crescimento ou perfil da velocidade de crescimento.

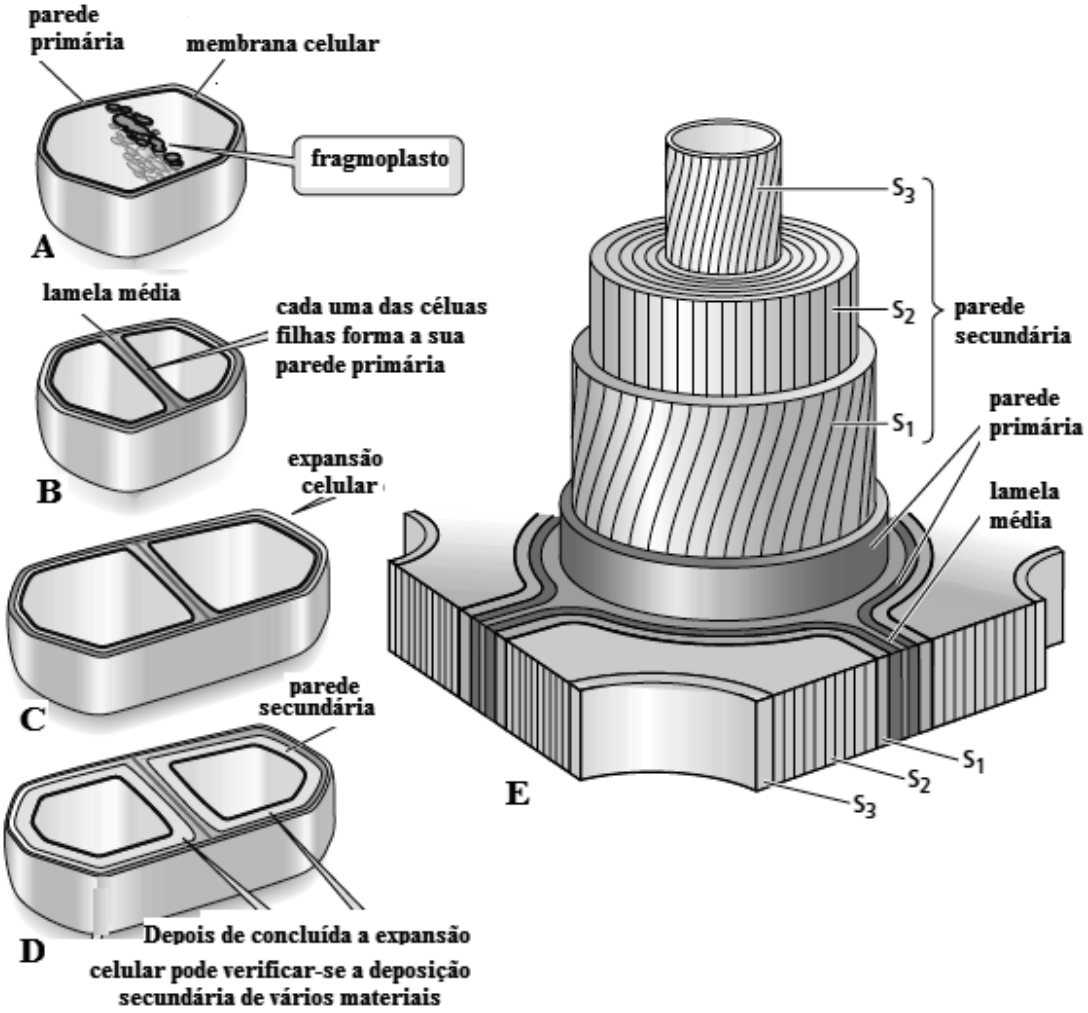



**FIGURA** 20 – A-D, formação da parede celular em consequência da divisão celular. Uma das características mais significativas da célula vegetal é a presença da parede que envolve externamente a membrana plasmática. A primeira estrutura a separar duas células recém-formadas é a **lamela média** de natureza péctica. Durante o período de crescimento da célula forma-se a **parede primária**, constituída por microfibrilas de celulose, imersas numa matriz de hemiceluloses e pectinas; E, nalgumas células, após ter cessado o alongamento da célula, internamente à parede primária ocorre a deposição de camadas adicionais, que constituem a **parede secundária**. Esta, apresenta geralmente uma estrutura microfibrilar altamente organizada. As microfibrilas são depositadas por aposição, ou seja, por arranjo ordenado. A primeira, segunda e terceira camada da parede secundária, são designadas S1, S2 e S3, respectivamente, sendo delimitadas pela mudança de orientação da deposição, que varia nas diferentes camadas. A última camada (S3) pode faltar. Durante a deposição da parede secundária inicia-se a lenhificação. No caso de células mortas, a parede secundária delimita o lúmen celular. MAUSETH (2008).

O crescimento pode ser:

- **determinado**, quando num órgão ou parte da planta, uma vez alcançado um certo tamanho o crescimento é interrompido, como acontece com as folhas (excepto em *Welwitschia*, por exemplo) ou com as flores;

- **indeterminado**, quando as células do órgão continuam a dividir-se indefinidamente, como acontece geralmente com os caules e raízes. O facto dos meristemas apicais terem esta capacidade "infinita" de divisão não significa que não possam apresentar fases de repouso., como acontece, por exemplo, com as gemas das plantas perenes durante o inverno. Ao contrário dos animais, as plantas apresentam **crescimento indeterminado ou aberto**, resultante da presença de tecidos embrionários - os meristemas - nos quais novas células continuam a ser formadas e diferenciadas, mesmo quando outras partes da planta já atingiram a plena maturidade.

# DIFERENCIAÇÃO

Nas zonas de diferenciação celular as células vão progressivamente assumindo formas e funções diferentes, permanentes ou não, à medida que envelhecem e se distanciam dos ápices.

A diferenciação ou grau de especialização não é o mesmo em todos os tecidos definitivos. Algumas células diferenciam-se mais do que outras apresentando níveis de especialização mais acentuados para responder a tarefas provavelmente mais exigentes no corpo do vegetal. Tal é o caso das células dos elementos traqueais do xilema que apresentam paredes espessas e ausência de conteúdo vivo, na maturação. Estas células apresentam **diferenciação irreversível** ao contrário das células do parênquima ou do colênquima que podem por desdiferenciação originar um meristema secundário, o câmbio ou a felogene e isto porque a sua **diferenciação** é **reversível.**

Em última análise, o curso da diferenciação de uma célula é **determinado essencialmente pela posição** que ocupa no interior da planta. O plano em que uma célula se divide determina a posição das suas células-filhas dentro do tecido, posição que, por sua vez, desempenha o papel mais importante na determinação do destino destas células-filhas, conforme tem sido experimentalmente comprovado (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

As células precisam de ser rapazes de "perceber" a sua posição em relação às outras células, tecidos e órgãos. O seu comportamento tem de ser cuidadosamente coordenado com células vizinhas durante toda a vida da planta. Além disso, cada célula ocupa uma posição específica dentro do tecido e órgão aos quais pertence. A coordenação da actividade celular exige comunicação célula a célula, significando que alguns genes, importantes para o desenvolvimento, actuam de maneira não autónoma. Eles não precisam ser expressos numa determinada célula para afectar o seu destino. Um determinado gene ou conjunto de genes pode influenciar o desenvolvimento de células em tecidos distantes, através da comunicação célula a célula, por meio de um dos seguintes mecanismos: a) sinalização induzida por ligantes; b) sinalização hormonal; c) sinalização pelo tráfego de proteínas reguladoras e/ou mRNAs.

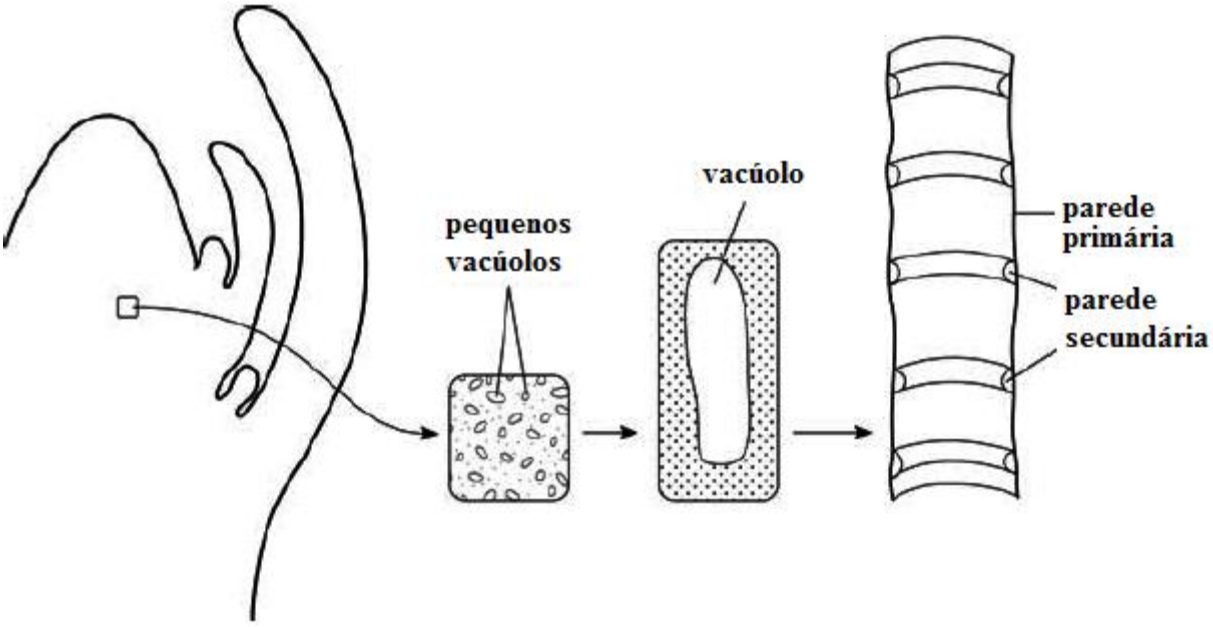



**FIGURA** 21 – Diagrama que ilustra o crescimento celular seguido de diferenciação irreversível numa célula especializada no transporte de seiva bruta, um elemento traqueal anelado. BECK (2009).

As plantas são entidades altamente organizadas, nas quais o desenvolvimento segue padrões bem definidos tendentes a conferir aos órgãos em particular e às plantas em geral estrutura muito próprias.

O desenvolvimento do corpo das plantas superiores tem início com a germinação das sementes, que contêm, no seu interior, além das reservas, o **embrião**, esporófito jovem, de cujo desenvolvimento irá resultar a planta adulta.

Com excepção do caso de certas sementes, como acontece, por exemplo, nas orquidáceas, o embrião maduro apresenta-se geralmente diferenciado em:

- eixo axial, **eixo hipocótilo-radicular**, assim designado devido à dificuldade em estabelecer os limites do **caulículo** e da **radícula**. Nas monocotiledóneas, o embrião apresenta não uma mas várias radículas;
- **plúmula, gémula** apical do caulículo que assegura o seu crescimento;
- um, dois ou mais **cotilédones, folhas embrionárias ou folhas seminais**, consoante se trate respectivamente de monocotiledóneas, eudicotiledóneas ou gimnospérmicas.

Provavelmente a características mais importante do eixo hipocótilo-radicular é a sua **bipolaridade**.

A bipolaridade traduz-se na presença de um pólo caulinar na extremidade apical do caulículo e de um pólo radicular na extremidade da radícula. Cada um dos pólos, **ápices** ou **cones vegetativos**, apresenta o respectivo **meristema apical**, **radicular** e **caulinar**.

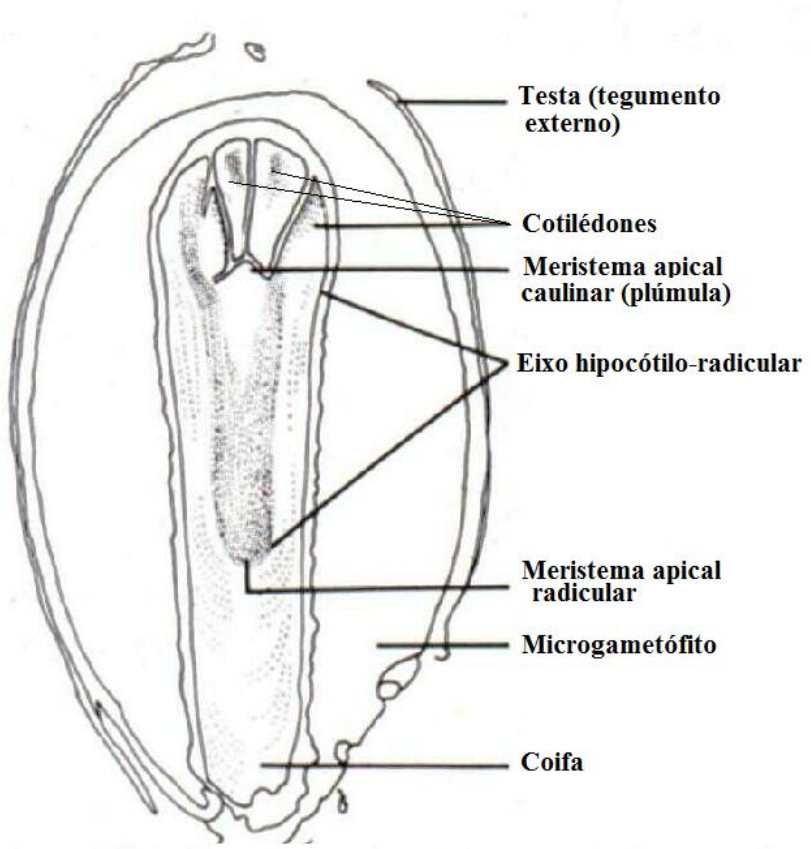



**FIGURA** 22 – Corte longitudinal da semente do pinheiro (*Pinus* sp.) RAVEN *et al.* (2004).

Os ápices dos espermatófitos são estruturas complexas e heterogéneas. Tem sido demonstrado experimentalmente que pequenas porções da periferia, assim como, em regra, da região central dos meristemas apicais radicular e caulinar, são capazes de regenerar novos ápices.

Por outro lado é certo que em condições normais, encontrando-se o ápice não sujeito a quaisquer traumatismos, todas as células funcionam de forma integrada o que leva a supor a existência de um mecanismo que suprima a tendência para a regeneração de novos ápices e mantenha o ápice funcionando como um todo.

Tem sido proposto (STEEVES & SUSSEX, 1989) que o mecanismo de controlo da integridade funcional do ápice deve apresentar-se no próprio ápice e ser de natureza hormonal, no entanto, os estudos nesta matéria estão ainda numa fase muito inicial.

Ao contrário dos meristemas apicais caulinar e radicular, o câmbio quando em cultura "in vitro" comporta-se de forma desorganizada o que parece indicar que não existe neste caso capacidade de autoregulação. Tem sido adiantado que tratando-se de um tecido interno o câmbio poderia ter exigências específicas em termos de pressão, tensão, concentração em gases ou outros factores. É plausível que uma das explicações possa ser uma mera inadequação dos meios de cultura até agora ensaiados e que noutras circunstâncias o câmbio possa apresentar capacidade de autoregulação, mantendo nomeadamente a sua polaridade radial (STEEVES & SUSSEX, 1989).

# 1.3. 2. ORIGEM DOS ÓRGÃOS

## PERSPECTIVA FILOGENÉTICA

Até aos começos do presente século admitia-se, quase universalmente, que o desenvolvimento de raízes devia ter precedido ou acompanhado o aparecimento de esporófitos livres e independentes, como é característico dos pteridófitos.

Mais recentemente, o aumento considerável dos conhecimentos sobre os pteridófitos primitivos do tipo *Rhynia*, veio acabar com esta ideia pois ficou demonstrado que estes táxones, que constituíram as primeiras plantas vasculares terrestres apresentavam esporófitos autosuficientes e, no entanto, não tinham raízes (nem folhas).

A demonstração da natureza caulinar destas plantas vasculares primitivas teve fundamentalmente outra virtude, mostrar que evolução do caule precedera a das folhas.

Infelizmente, acerca da **origem das raízes** pouco mais é normalmente adiantado do que a hipótese de que terão resultado da evolução de caules subterrâneos (rizomas, como podemos observar em muitos *taxa* do tipo *Rhynia*) que começaram por substituir as raízes, desempenhando as funções de fixação e em boa parte de absorção (sendo providos de rizóides). A forma como tal evolução se processou ao longo dos tempos, continua, no entanto, desconhecida.

Relativamente à **origem das folhas** existem duas teorias. A **teoria do teloma** formulada por ZIMMERMANN, que defende que o esporófito dos pteridófitos primitivos se ramificava dicotomicamente, não possuía folhas e foi uma mudança para a ramificação simpodial que provocou o predomínio de certos ramos e a constituição de um eixo, passando outros ramos a subordinados e transformando-se estes, posteriormente em folhas por achatamento. Os adeptos da **teoria da enação** (**expansão**) defendem, como BOWER, que **as folhas micrófilas** são estruturas inteiramente novas que surgiram em superfícies anteriormente desprovidas de quaisquer saliências. Sugerem que estas expansões (enações), de natureza mais ou menos semelhante a espinhos, surgiram na superfície lisa de um eixo sem folhas e que, posteriormente, se tornaram achatadas e foliáceas. A nervura ter-se-ia desenvolvido, mais tarde, a partir da base da folha e evoluindo até à sua extremidade. Os apoiantes desta teoria indicam *Psilophyton* (expansões filiformes, sem nervura) como primeiro passo desta série evolutiva, *Thurstophyton* (expansões achatadas, sem nervura), como exemplo do segundo, *Asteroxylon*, como um tipo em que a nervação alcança apenas a base foliar, e *Arthrostigma* como um tipo em que a nervura embora se aproxime não chega a atingir o ápice foliar.

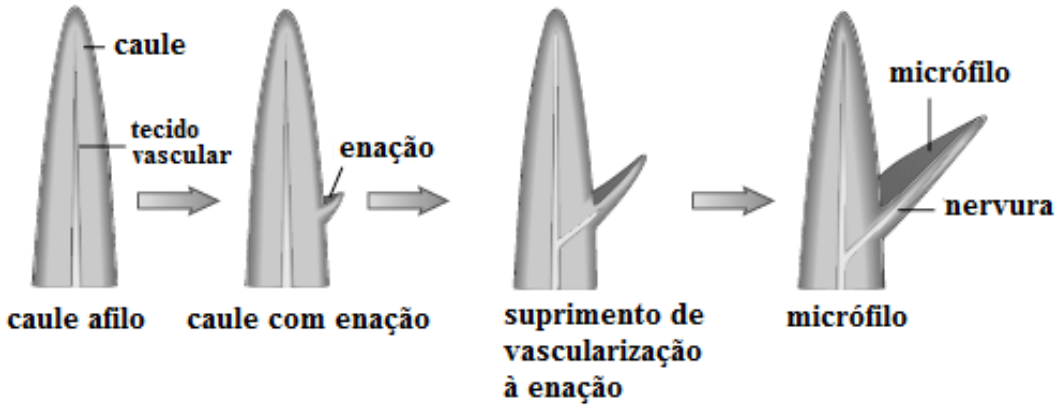



**FIGURA** 23 – Esquema que ilustra a origem das folhas do tipo micrófilo segundo a **teoria da enação** (expansão) trata-se de estruturas inteiramente novas que surgiram em superfícies anteriormente desprovidas de quaisquer saliências. As expansões (enações), surgiram na superfície lisa de um eixo afilo inicialmente na forma de espinhos e só posteriormente se tornaram achatadas e foliáceas. A nervura ter-se-ia desenvolvido, mais tarde, a partir da base da folha e evoluído até à sua extremidade. (RAVEN *et al.*, 2004).

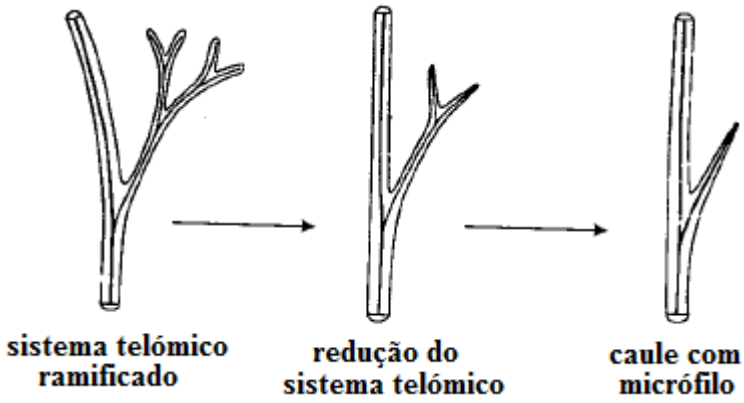



**FIGURA** 24 – Esquema que ilustra a origem das folhas do tipo micrófilo segundo a **teoria do teloma** por sucessivas reduções de um sistema telómico ramificado a um caule com micrófilos.

Relativamente à origem da **folha do tipo macrófilo** (**megáfilo**) segundo a teoria do teloma, o primeiro passo deve ter consistido na mudança de ramificação, de dicotómica a simpódica, num eixo erecto e sem folhas, resultando um eixo com uma sucessão de sistemas telómicos. Posteriormente, a orientação dos componentes de um sistema telómico, de modo a ficarem num mesmo plano, e a fusão dos telomas, dispostos lado a lado, deve ter originado uma folha constituída por pecíolo e limbo, com um sistema de nervuras ramificadas dicotomicamente e abertas, ou seja, um megáfilo. Aparentemente, em apoio desta interpretação cladodial da folha macrófila está a nervação aberta de muitos fetos fósseis primitivos. Além disso, na ontogenia dos fetos actuais observa-se que muitas das espécies com folhas adultas reticuladas, exibem nervação dicotómica e aberta nas primeiras folhas (juvenis).

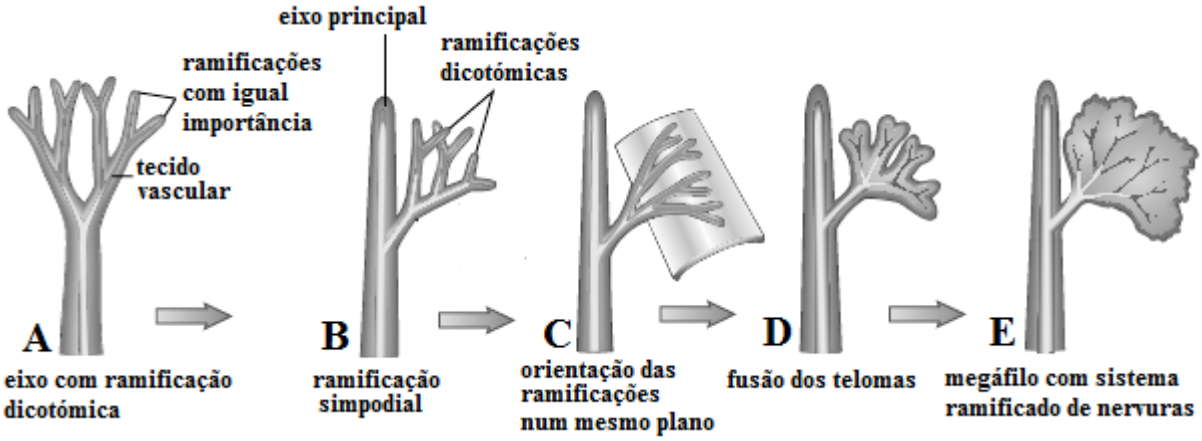



**FIGURA** 25 - Diagrama ilustrativo da interpretação acerca da origem das folhas macrófilas segundo a **teoria do teloma**: A, sistema telómico primitivo; B, formação de um eixo principal e eixos secundários; C, disposição num mesmo plano dos eixos secundários; D, fusão dos telomas; E, megáfilo com sistema ramificado de nervuras. (RAVEN *et al.*, 2004).

Sobre a **origem da flor** existem basicamente duas teorias. Uma, a **teoria da metamorfose** (proposta por GOETHE em 1790) interpreta a flor como um ramo modificado, com nós excepcionalmente curtos, suportando folhas florais ou antófilos (sépalas, pétalas, estames e carpelos) que não são mais também do que folhas modificadas.

Os defensores desta teoria apontam então como factos relevantes em defesa desta teoria a existência nalgumas espécies de formas intermédias entre estames e carpelos por um lado e folhas vegetativas por outro, além do aspecto foliáceo de certos estames e carpelos. A teoria da metamorfose encontra ainda algum apoio no facto de excepcionalmente em certas flores, ditas prolíferas, o meristema terminal, após ter sofrido a indução floral e iniciado a formação de um ou mais verticilos de peças florais, poder retomar a natureza vegetativa, prolongando-se de novo num caule folhoso.

O estudo de outras anomalias florais, como sejam, a metamorfose progressiva e regressiva, também confere algum apoio e esta teoria.

Uma segunda teoria interpreta **a flor como um órgão inteiramente "sui generis"**. O surgimento desta teoria e posteriormente o seu aprofundamento tem tido por base inúmeros estudos anatómicos dos meristemas apicais

antes e depois da indução floral e em variadíssimas fases. Esta teoria proposta inicialmente por PLANTEFOL e BUVAT, veio a conseguir enorme aceitação.

## PERSPECTIVA ONTOGÉNICA

Nas plantas obtidas por via seminal as raízes provêm do desenvolvimento da(s) radícula(s) do embrião, dizendo-se **raízes seminais**, enquanto nas provenientes de multiplicação vegetativa as raízes que tiveram origem nos tecidos endógenos do caule se designam por **raízes adventícias.** No entanto, inúmeras espécies, como a hera (*Hedera helix* ), apresentam estes dois tipos de raízes na mesma planta, e noutras, como acontece, por exemplo, com as gramíneas e grande número de monocotiledóneas, as raízes seminais são inteiramente substituídas por raízes adventícias nos indivíduos adultos. Nos pteridófitos o sistema radicular é inteiramente constituído por raízes adventícias.

Nas plantas originadas por via seminal, o caule tem origem no caulículo do embrião enquanto nas resultantes da multiplicação vegetativa são as gemas da estaca caulinar que os originam.

Menos frequentemente, os caules provêm quer dos tecidos maduros da folha, caso das *Begonia* spp., em que é possível obter jovens plantas utilizando estacas foliares, quer dos tecidos internos da raiz, caso da multiplicação de certas espécies por estaca radicular.

Nas plantas obtidos obtidas a partir de sementes, apenas as primeiras folhas, as primordiais ou embrionárias, têm origem directamente no embrião. As restantes folhas têm origem nos meristemas apicais dos caules, formando-se na periferia destes, exogenamente, a partir dos primórdios ou esboços foliares. Nos casos de espécimes obtidos por estaca foliar ou radicular as folhas provêm em última análise da desdiferenciação dos tecidos maduros da folha ou da raiz.

De um ponto de vista ontogénico a distinção entre caule e folhas é difícil e um tanto artificial. Trata-se de dois órgãos com origem num mesmo meristema e muito estreitamente interligados e interdependentes. A folha, tem mesmo sido considerada por muitos autores como um mero prolongamento da estrutura caulinar que se tornou espalmado. Alguns dos argumentos apontados são o facto dos primórdios foliares de certos fetos poderem ser induzidos com sucesso, quer "in vitro" quer "in vivo", a transformarem-se em eixos.

As flores têm origem nos meristemas apicais caulinares, terminais ou laterais. Como resposta normalmente ao fotoperíodo dá-se a indução floral e importantes transformações ocorrem no meristema apical que deixa de produzir folhas vegetativas para passar a formar as diferentes partes da flor. Este mecanismo é controlado hormonalmente.

# 1.4. SISTEMAS DE TECIDOS

## SISTEMA DÉRMICO, VASCULAR E FUNDAMENTAL

Nos espermatófitos, à excepção de muitas espécies aquáticas (*e.g*, Lemnaceae, Podostemaceae) e de muitas plantas parasíticas e mico-heterotróficas, a generalidade das espécies apresenta diferenciação dos seguintes órgãos: raiz, caule, folhas, flores, frutos e sementes. Estes órgãos apresentam-se constituídos por tecidos e estes por um ou mais tipos de células, consoante se trate de **tecidos simples** ou **complexos**.

Para compreender e explicar as inter-relações entre os vários tecidos não é suficiente abordar este tema apenas do ponto de vista da estrutura, origem, função ou mesmo da continuidade topográfica dos sistemas de tecidos. No entanto, na falta de melhor abordagem ainda hoje continua a considerar-se na estrutura geral das plantas superiores a classificação de Sachs que data de 1875 e que interpreta o corpo da planta como sendo constituído por **três sistemas de tecidos:**

- o **sistema dérmico**, que compreende os tecidos de revestimento ou protecção que formam a camada exterior do corpo da planta e que são a epiderme, a rizoderme e a exoderme no corpo primário e a periderme no corpo secundário.
- o **sistema vascular**, o **mesostoma**, que constitui o sistema de transporte da planta e compreende xilema e floema primários originados a partir do procâmbio, durante o crescimento primário e xilema e floema secundários originados a partir do câmbio, nos casos em que se verifica crescimento secundário.
- o **sistema fundamental**, que compreende sobretudo os parênquimas, tecidos ditos básicos ou de enchimento mas que também inclui o **estereoma**, ou seja, os tecidos de suporte (colênquima e esclerênquima) e normalmente os tecidos secretores.

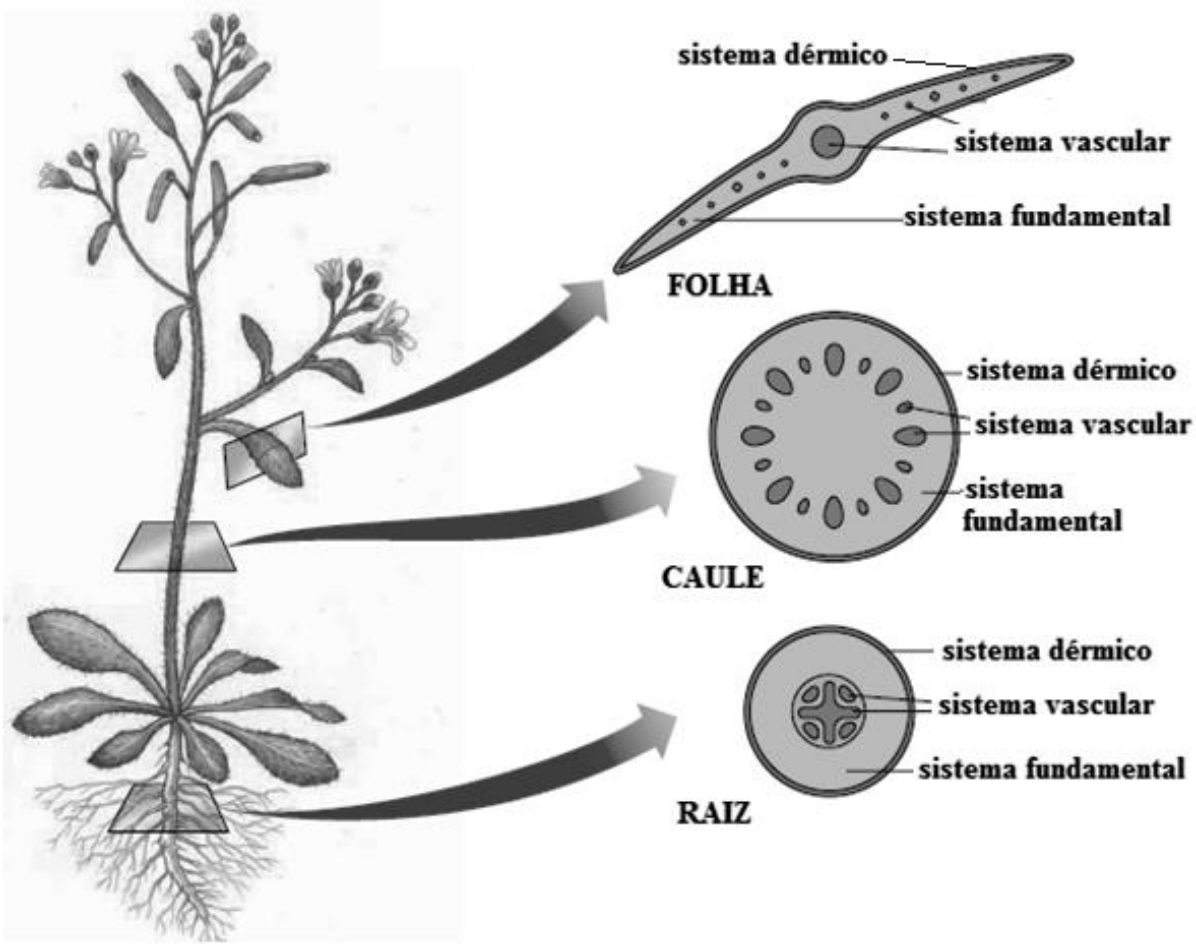



**FIGURA** 26 – Os três sistemas de tecidos nos três órgãos vegetativos, raiz, caule e folha. RAVEN *et al.*,2004).

O sistema dérmico, desempenha funções de protecção na fase de crescimento primário (epiderme), ou secundário (periderme). O sistema fundamental, desempenha funções de suporte (colênquima e esclerênquima), armazenamento de reservas (parênquimas incolores) e realização de fotossíntese (clorênquimas). O sistema vascular, desempenha funções de transporte (xilema, floema, parênquima lenhoso), suporte (elementos traqueais), armazenamento de reservas (parênquimas axial e radial) e elaboração de produtos de secreção (nos casos em que ocorre tecido secretor associado ao xilema e/ou floema).

Em suma, os três sistemas de tecidos, dérmico, vascular e fundamental, distribuem-se segundo padrões característicos, de acordo com o órgão considerado, o grupo vegetal, ou ambos. Estes padrões têm sempre em comum seguinte:

- o sistema vascular é envolvido pelo sistema fundamental;
- o sistema dérmico é sempre o mais externo, aquele que reveste a planta.

As principais variações de padrão, que permitem a distinção entre raízes, caules e folhas, dependem sobretudo:

- da forma como se faz a distribuição do sistema vascular no sistema fundamental. Enquanto na raiz os feixes vasculares são simples e alternos, no caule eles são, na maioria, duplos e colaterais.
- da forma como evolui a maturação dos elementos do xilema primário. Na raiz, os primeiros elementos traqueais diferenciados (protoxilema) ocorrem nas posições periféricas do cilindro vascular. A direcção de maturação dos elementos traqueais é centrípeta, pelo que o **protoxilema é exarco**. Pelo contrário, no caule, os primeiros elementos diferenciados do xilema estão mais distantes da periferia e os elementos subsequentes do xilema amadurecem em direcção centrífuga, sendo o **protoxilema endarco**.

## UMA OUTRA PERSPECTIVA: EPIDERME, CÓRTEX E CILINDRO CENTRAL

Sobretudo nas eudicotiledóneas, os elementos vasculares formam um **cilindro vascular** envolvidos externa e internamente por tecidos fundamentais.

O sistema de tecidos fundamental intercalado entre os constituintes dos sistemas de tecido vascular e dérmico é designado por **córtex** enquanto o tecido fundamental localizado no interior do cilindro vascular, quando presente, recebe a designação de **medula**.

**O cilindro central ou estela**, agrupa o conjunto dos tecidos vasculares e fundamentais que se apresentam associados, tanto no caule como na raiz, por dentro do córtex.

## RAIZ

Frequentemente, as raízes não apresentam medula ou esta é muito pouco desenvolvida, quando comparada com o córtex. A camada mais externa do córtex encontra-se frequentemente diferenciada em **exoderme**, enquanto a mais interna se diferencia numa **endoderme**. Os feixes são simples e alternos e o protoxilema é exarco.

A camada mais externa da estela é designada periciclo e é constituída por células que conservam a capacidade meristemática podendo originar as raízes laterais e participar na formação do câmbio vascular nas raízes com engrossamento secundário.

## CAULE

No tecido vascular primário o protoxilema é endarco ao contrário do que acontece na raiz. O tecido condutor ocorre geralmente na forma de feixes duplos e colaterais:

- fechados e dispersos por todo o parênquima fundamental (monocotiledóneas). Pela disposição dos feixes não conseguem distinguir-se córtex e medula.
- abertos e dispostos num único anel, podendo o tecido condutor tomar inclusive a forma de um anel mais ou menos contínuo (eudicotiledóneas). Podem distinguir-se córtex e medula.

No caule não se distinguem, geralmente, nem exoderme, nem endoderme nem periciclo.

## COLO:

**Como Garantir a Continuidade de Duas Estruturas Muito Diferentes, Raiz e Caule Primários?**

É extraordinário como no **colo** ou **região de transição vascular**, raiz e caule, com organizações tão distintas, se interligam, por forma a garantir a continuidade dos tecidos. Fundamentalmente há que ligar feixes simples e alternos com feixes duplos e protoxilema endarco com protoxilema exarco, não esquecendo as dissemelhanças relativas à diferente proporção córtex/medula e ocorrência ou não de periciclo e endoderme.

A anatomia da região do colo será oportunamente tratada mais adiante.

Deve ter-se presente que embora a raiz e o caule sejam muito diferentes na estrutura primária eles vêm a tornar-se muito semelhantes na estrutura secundária.

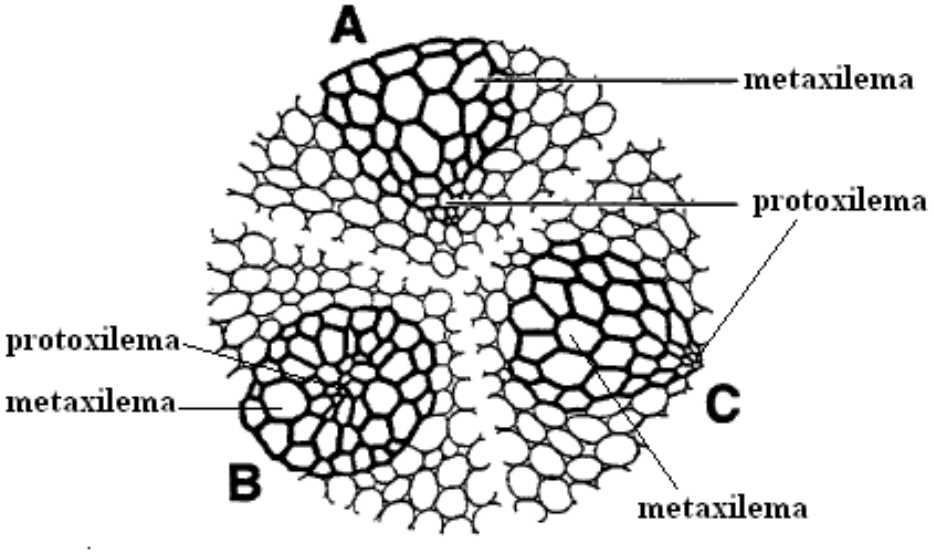



**FIGURA** 27 – Relação entre protoxilema e metaxilema e padrões de diferenciação do xilema primário: A) protoxilema **endarco**, ou seja, xilema primário de **formação centrífuga**. Trata-se de uma situação generalizada nos caules e folhas; B) protoxilema **mesarco**, ou seja, a formação do xilema primário processa-se tanto centripetamente como centrifugamente. É uma situação que pode ser encontrada nos rizomas de alguns fetos bem como em algumas partes florais de alguns espermatófitos; C) protoxilema **exarco**, ou seja, xilema primário de **formação centrípeta**. Trata-se de uma situação generalizada nas raízes, mas que também pode ocorrer em caules de plantas vasculares consideradas primitivas. DICKISON (2000).

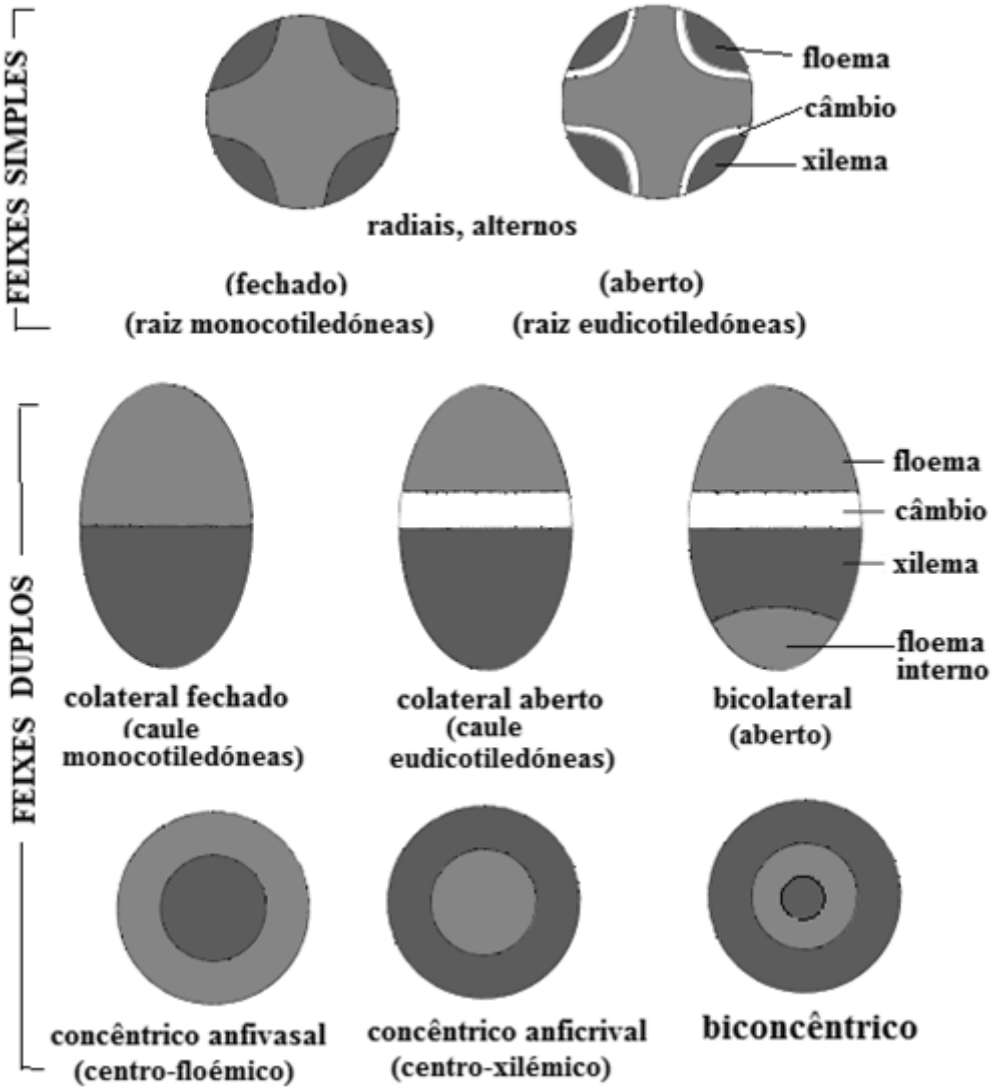



**FIGURA** 28 – Principais tipos de feixes vasculares. Os feixes bicolaterais não são muito frequentes; ocorrem nos caules de algumas compostas, cucurbitáceas, solanáceas e convolvuláceas. Os feixes anficrivais são característicos dos pteridófitos. Os feixes anfivasais são característicos de algumas monocotiledóneas que apresentam engrossamento secundário e de alguns pteridófitos. Os feixes biconcêntricos são raros, mas ocorrem em algumas monocotiledóneas (*e.g.*, Eriocaulaceae).

### FOLHA

Enquanto a raiz e o caule apresentam geralmente simetria radial a folha frequentemente apresenta simetria bilateral (muitas monocotiledóneas) ou não apresenta qualquer simetria de todo (mesófilo heterogéneo das folhas dorsiventrais da maioria das eudicotiledóneas).

O sistema vascular é constituído por uma rede de feixes que constituem às **nervuras**, que se encontram embebidas no sistema fundamental, o **mesófilo** da folha, formado por parênquima clorofilino, que se apresenta envolvido, tanto para a página superior como para a inferior, por tecido dérmico, mais concretamente a **epiderme** foliar.

Normalmente a folha não apresenta engrossamento secundário, a não ser em raros casos, na zona do pecíolo e nervura principal.

## SISTEMA RADICULAR E SISTEMA CAULINAR

De um outro ponto de vista, as plantas apresentam dois sistemas principais de tecidos: o **sistema radicular** ou **subterrâneo** e o **sistema caulinar** ou **aéreo**.

Refira-se que muitos autores entre os quais RAVEN *et al.* (2004), STERN *et al.* (2010), abordam o caule a as folhas como um único sistema, **o sistema caulinar**, atendendo a que se trata de órgãos que têm a mesma origem, não sendo as folhas mais do que meras expansões laterais do caule.

A tarefa que se apresenta às plantas terrestres é bem mais complexa e difícil do que aquela com que se depararam os seus ancestrais de habitat marinho.

Ter sucesso e crescer simultaneamente em dois ambientes tão diferentes, aéreo e subterrâneo, requer por parte das plantas uma enorme capacidade de adaptação.

A parte aérea requer tecidos de suporte desenvolvidos, capazes de manter incólume - face à agressividade dos elementos exteriores - uma superfície fotossintetizadora, ou seja, um conjunto de folhas com a disposição mais favorável. Conseguir uma eficaz protecção contra agentes bióticos e abióticos por vezes altamente agressivos. Garantir o controlo da água, diminuindo as perdas e promovendo a capacidade de armazenamento.

A parte subterrânea não necessita de quaisquer cuidados especiais com tecidos de suporte. Além do desenvolvimento de capacidades de fixação e absorção, importa que apresente uma boa capacidade de perfuração do substrato e de estabelecer inter-relações vantajosas com microrganismos do solo a nível da rizosfera.

De um ponto de vista anátomo-morfológico as adaptações podem ser sintetizadas em dois grandes grupos:

- modificações celulares em tipos especializados de **tecidos**. A epiderme dos órgãos aéreos é muito diferente da rizoderme (presença/ausência de cutícula, estomas, pêlos absorventes …); a percepção e resposta à acção da gravidade (geotropismo positivo/negativo); a importância e distribuição dos tecidos de suporte; a diferente protecção dos meristemas apicais; o modo diferente, como os eixos se ramificam (origem endógena/exógena);

- desenvolvimento de **órgãos especializados**, estruturas constituídas por vários tipos de tecidos e agrupados numa unidade estrutural e funcional, ou seja adquiriram morfogenia, (forma e estrutura). A **raiz** (fixação ao substrato e absorção de água e sais minerais) e o **caule** (transporte e posteriormente com o desenvolvimento expansões laterais, **folhas**, um melhor aproveitamento da energia luminosa).

Na estrutura primária, o caule (aéreo) e a raiz (subterrânea) apresentam-se geralmente bastante diferentes. Ver **QUADRO 1**.

| | **Caule (aéreo)** | **Raiz (subterrâneo)** |
|---|---|---|
| Epiderme | Geralmente com estomas, sem pêlos absorventes, podendo o indumento ser constituído por pêlos uni ou pluricelulares | Não apresenta estomas, mas apresenta pêlos absorventes unicelulares |
| Colênquima | Geralmente presente | Ausente |
| Relação Córtex/Medula | Córtex geralmente menor que o cilindro central | Zona cortical é muito maior que o cilindro central |
| Endoderme | Geralmente inexistente | Sempre bem visível |
| Periciclo | Geralmente inexistente | Sempre bem visível |
| Exoderme | Geralmente inexistente | Frequentemente visível |
| Estereoma | Distribuição periférica | Central |
| Feixes vasculares | Duplos | Simples e alternos |
| Xilema primário | De formação centrífuga; protoxilema endarco | De formação centrípeta; protoxilema exarco |

**QUADRO 1-** Comparação da estrutura primária do caule (aéreo) com a estrutura primária da raiz (subterrânea).

**CHAVE IDENTIFICAÇÃO DO TIPO DE ESTRUTURA NOS ESPERMATÓFITOS**
(Primária/Secundária) (Raiz/Caule/folha)

**1.** Simetria radial
2. Ausência de tecidos secundários; o único câmbio que pode ocorrer é o intrafascicular **ESTRUTURA PRIMÁRIA**
3. Epiderme sem estomas; pêlos unicelulares; presença frequentemente de exoderme; ausência de colênquima; zona cortical maior que o cilindro central; endoderme bem visível; estereoma central; feixes simples, alternos e radiais; protoxilema exarco **RAIZ**

*4.* Número elevado de feixes condutores (normalmente mais de 6 feixes de xilema); endoderme com espessamento em U. **MONOCOTILEDÓNEAS**

*4.* Número reduzido de feixes condutores (até 6 feixes de xilema); endoderme com espessamentos em bandas de Caspary

*5.* Ausência de vasos e elementos de tubo crivosos + células companheiras; presença de células albuminosas e canais resiníferos **GIMNOSPÉRMICAS**

5. Presença de vasos e elementos de tubo crivosos + células companheiras; ausência de células albuminosas e canais resiníferos **EUDICOTILEDÓNEAS**

3. Epiderme com estomas; pêlos unicelulares ou pluricelulares; ausência de exoderme; presença de colênquima; zona cortical menor que o cilindro central; endoderme dificilmente visível ou inexistente; estereoma periférico; feixes duplos colaterais ou bicolaterais; xilema de formação centrífuga; protoxilema endarco **CAULE**

6. Feixes colaterais fechados, dispostos irregularmente no parênquima fundamental **MONOCOTILEDÓNEAS**
6. Feixes colaterais abertos, dispostos num único círculo
7.Ausência de vasos e elementos de tubo crivosos + células companheiras; presença de células alburninosas e canais resiníferos **GIMNOSPÉRMICAS**
7.Presença de vasos e elementos de tubo crivosos + células companheiras; ausência de células albuminosas e canais resiníferos **EUDICOTILEDONEAS**

2. Presença de meristemas laterais e tecidos secundários **ESTRUTURA SECUNDÁRIA**

8. Xilema primário centrípeto; metaxilema endarco; xilema secundário com mais células parenquimatosas e elementos condutores e menos fibras; anéis de crescimento pouco acentuados **RAIZ**
9. Lenho secundário homogéneo; presença de canais resiníferos **GIMNOSPÉRMICAS**
9. Lenho secundário heterogéneo; ausência de canais resiníferos **EUDICOTILEDÓNEAS**
8.Xilema primário centrífugo; protoxilema endarco, metaxilema exarco; xilema secundário com mais fibras e com menos células parenquimatosas; anéis de crescimento bem marcados **CAULE**
10. Lenho homogéneo presença de canais resiníferos **GIMNOSPÉRMICAS**
10. Lenho heterogéneo; ausência de canais resiníferos **EUDICOTILEDÓNEAS**

**1.** Simetria bilateral..... **FOLHA**
11. Secção subcircular .....**ESTRUTURA PECIOLAR.**
12. Feixes colaterais fechados, dispostos irregularmente no parênquima fundamental **MONOCOTILEDÓNEAS**
12. Feixes colaterais abertos, dispostos num único circulo no parênquima fundamental
13. Ausência de vasos e elementos de tubo crivosos; células companheiras; presença de células albuminosas e canais resiníferos **GIMNOSPÉRMICAS**
13. Presença de vasos e elementos de tubo crivosos + células companheiras; ausência de células albuminosas e canais resiníferos **EUDICOTILEDÓNEAS**

11. Secção laminar **.....ESTRUTURA DO LIMBO**
14.Sem estrutura secundária; duas epidermes: interna e externa; estomas localizados ao acaso nas duas epidermes; mesófilo geralmente simétrico (folhas isolaterais); geralmente grande número de feixes semelhantes entre si; nervação paralelinérvea (todas as nervuras são corta ‑das transversalmente); feixes colaterais fechados **MONOCOTILEDÓNEAS**
14.Duas epidermes: superior e inferior; feixes colaterais abertos

15.Estomas em maior número na página inferior; mesófilo assimétrico (folhas dorsiventrais), com clorênquima em paliçada na página superior e clorênquima lacunoso na página inferior; geralmente grande número de feixes, um principal maior com estrutura secundária; nervação peninérvea (nervura principal cortada transversalmente e nervuras secundárias cortadas obliquamente) **EUDICOTILEDÓNEAS**
15.Pequeno número de feixes com estrutura secundária; presença de canais resiníferos e clorênquima encaixado **GIMNOSPÉRMICAS**

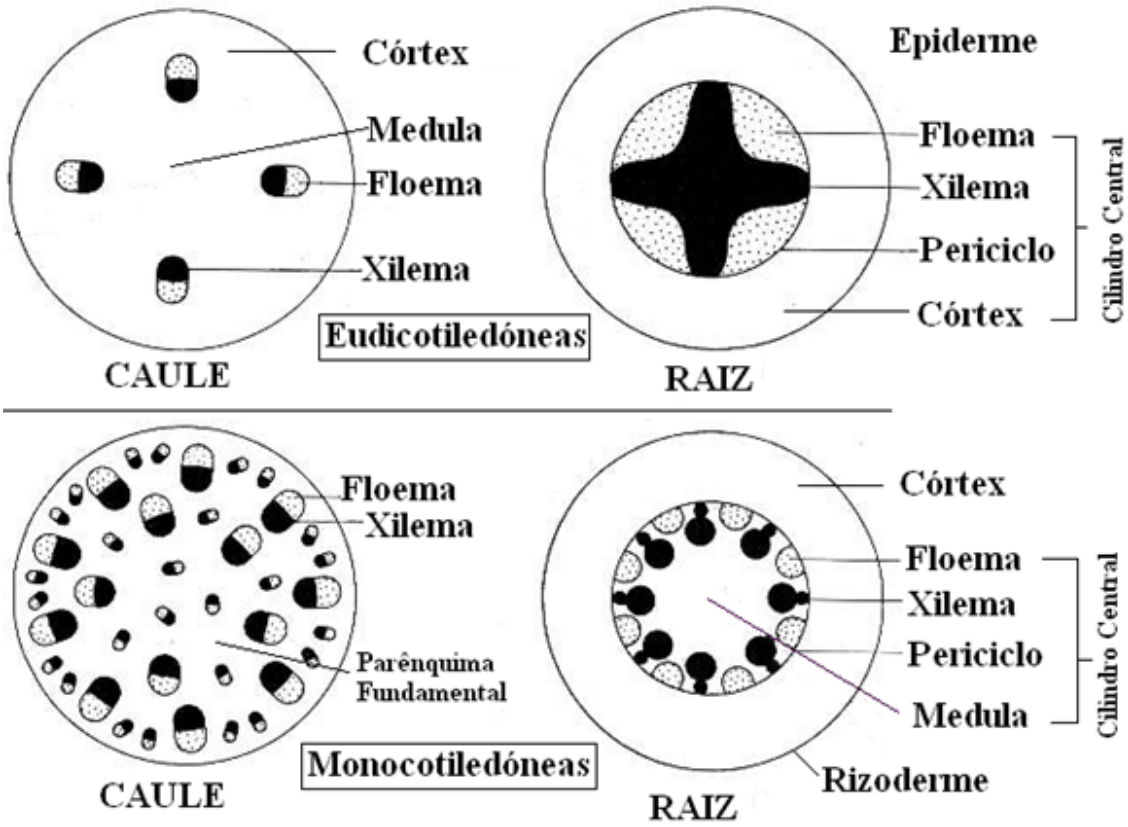



**FIGURA** 29 – Representação esquemática da estrutura anatómica típica dos caules e raízes de monocotiledóneas e eudicotiledóneas. No caule, o floema e o xilema ocorrem associados formando **feixes duplos**; Nas eudicotiledóneas, os feixes vasculares dispõem-se num único anel enquanto nas monocotiledóneas apresentam-se dispersos por todo o parênquima fundamental. Na raiz os tecidos vasculares ocorrem separadamente, alternando o xilema com o floema, na forma de **feixes simples** que são geralmente em maior número nas monocotiledóneas. A raiz, geralmente, não apresenta medula mas o periciclo e a endoderme são bem visíveis ao contrário do que acontece no caule.

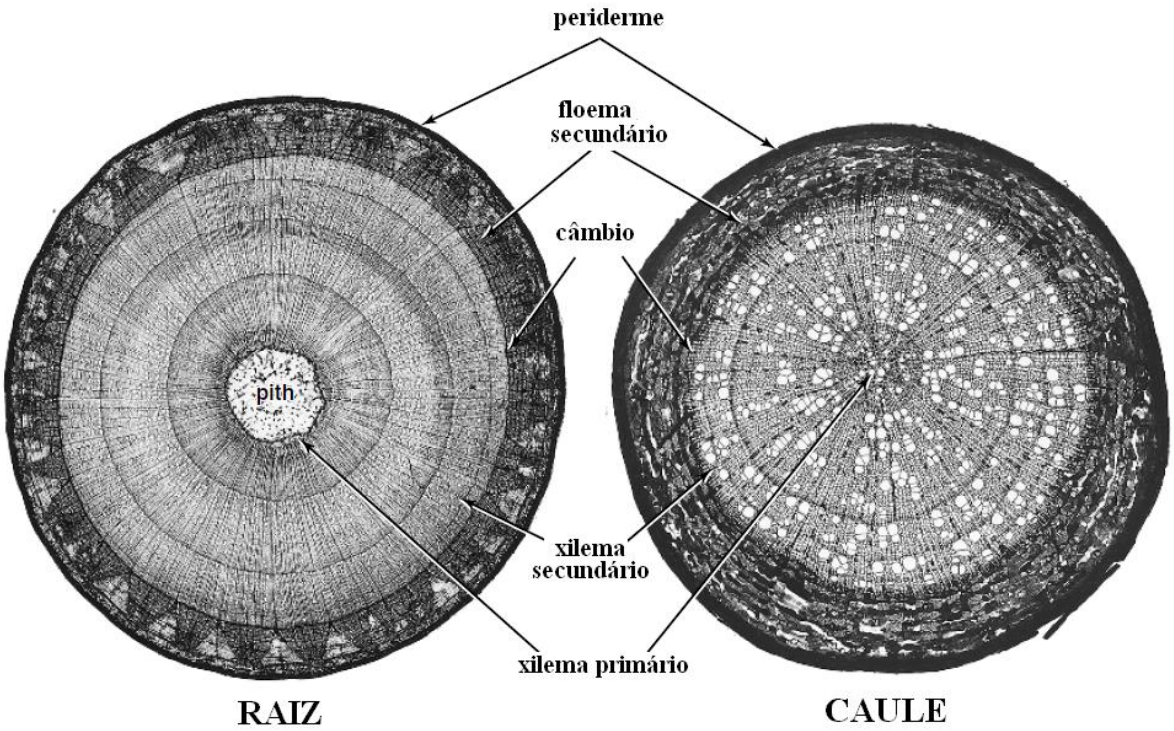



**FIGURA** 30 – A raiz e o caule tornam-se estruturalmente muito semelhantes depois do crescimento secundário como pode observar-se na gravura referente à espécie *Tilia europaea*. A medula que persiste na raiz acabará por desaparecer mais tarde ao ser esmagada e substituída por xilema.

Ao contrário do que acontece na estrutura primária, na estrutura secundária o caule e a raiz tornam-se geralmente muito semelhantes pelo que só um exame mais atento permite normalmente distingui-los.

Quando comparada com a raiz ou com o caule, a folha, entre outros aspectos, apresenta geralmente simetria bilateral e ausência de engrossamento secundário.

As folhas das dicotiledóneas tendem a ser dorsiventrais ou seja com mesófilo heterogéneo e assimétrico enquanto as das monocotiledóneas são com maior frequência isolaterais.

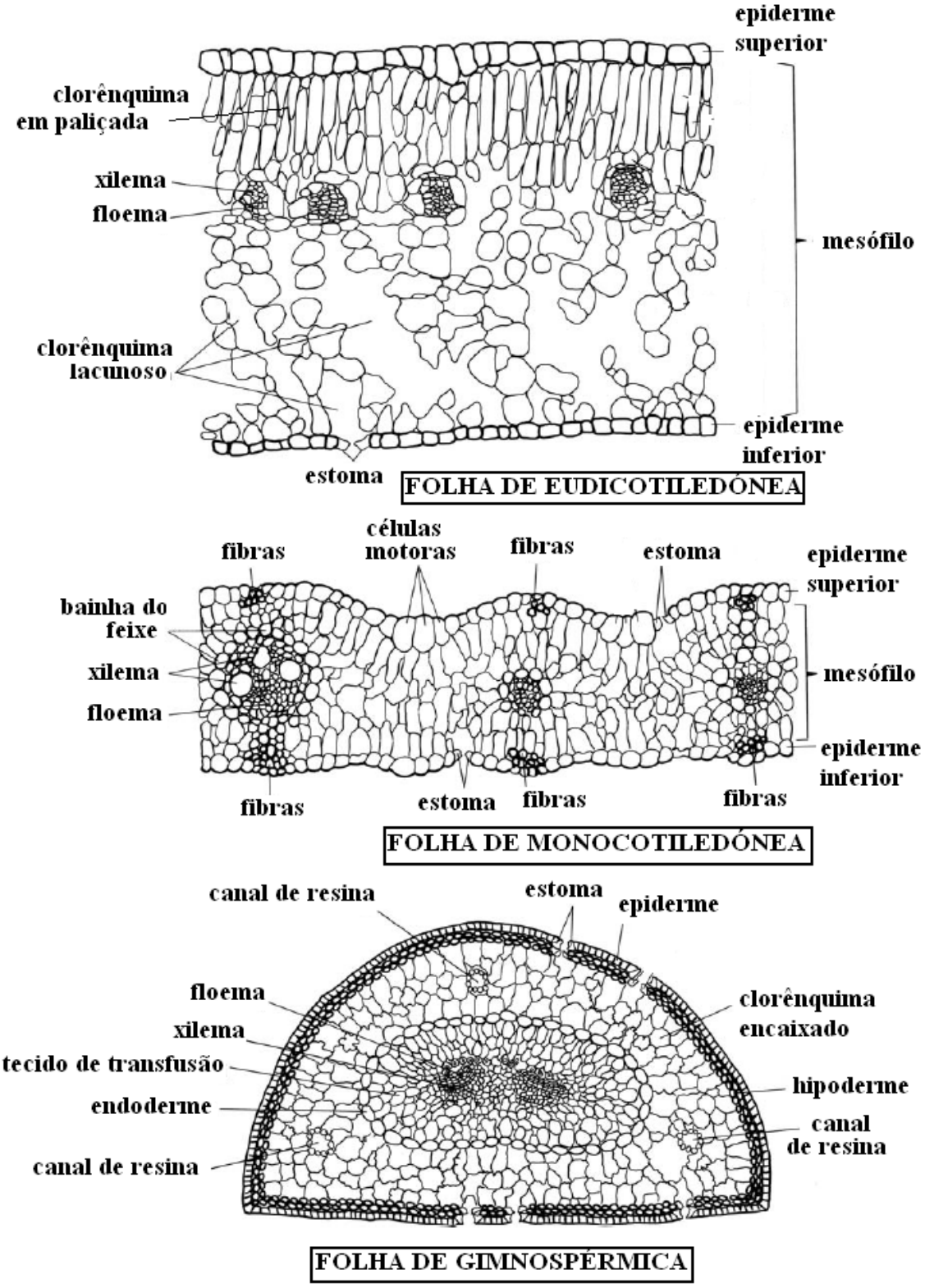



**FIGURA** 31 – Estruturas anatómicas típicas de eudicotiledóneas, monocotiledóneas e gimnospérmicas.

As folhas são, em geral, estruturas finas e planas com **simetria** e **polaridade dorsiventral**, padrão que contrasta com aquele que é próprio do meristema apical caulinar, ou seja, **simetria radial** e **polaridade axial**. O primórdio foliar exibe um crescimento determinado, enquanto o meristema apical da parte aérea é indeterminado. Três estádios distintos são reconhecidos no desenvolvimento foliar (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

1. **Organogénese inicial** – algumas iniciais localizadas na periferia do meristema apical caulinar dividem-se mais rapidamente que as células vizinhas e produzem uma protuberância que representa o primórdio foliar, que originará a folha;
2. **Desenvolvimento de sub-regiões** - zonas distintas do primórdio adquirem identidade como partes específicas da folha. A diferenciação ocorre ao longo de três eixos: dorsiventral (abaxial-adaxial), proximal-distal (apical-basal) e lateral (margem-limbo-nervura média). A página superior (adaxial) da folha especializa-se no aproveitamento da energia luminosa; a página inferior (abaxial) nas trocas gasosas.
3. **Diferenciação de células e tecidos** - enquanto a folha em desenvolvimento cresce, os tecidos e células vão-se diferenciando. As células derivadas da camada mais externa diferenciam-se numa epiderme (células epidérmicas, tricomas e células-guarda); as derivadas da camada subsuperficial diferenciam-se como células de clorênquima do mesófilo. Os elementos vasculares e as células da bainha do feixe têm origem nas iniciais mais internas do primórdio.

A diferenciação segue um padrão geneticamente determinado, característico da espécie, mas pode ser, até certo ponto, influenciada pelas condições ambientais.

A **filotaxia** ou **disposição dos primórdios foliares é geneticamente determinada** e é, em geral, uma característica da espécie.

# PROTODERME, PROCÂMBIO E MERISTEMA FUNDAMENTAL

Na fase de crescimento primário, os três sistemas de tecidos, dérmico, vascular e fundamental têm origem nos meristemas apicais da raiz e do caule.

Com a divisão continuada de novas células, aquelas que foram previamente formadas vão-se progressivamente afastando dos ápices, de modo que ficam mais ou menos delimitadas, três subzonas no meristema apical:

- uma sub-região periférica, a **protoderme** de cuja actividade resulta o tecido dérmico, de protecção;
- o **procâmbio**, sub-região que origina os tecidos condutores primários, xilema e floema primário;
- o **meristema fundamental**, sub-região meristemática responsável pela formação dos tecidos fundamentais do córtex e do cilindro central, nomeadamente os parênquimas e os tecidos de suporte, colênquima e esclerênquima.

Alguns autores consideram a protoderme, o procâmbio e o meristema fundamental não como meras sub-regiões do meristema apical, mas antes com três meristemas (ESAU, 2002; RAVEN e*t al.*, 2006).

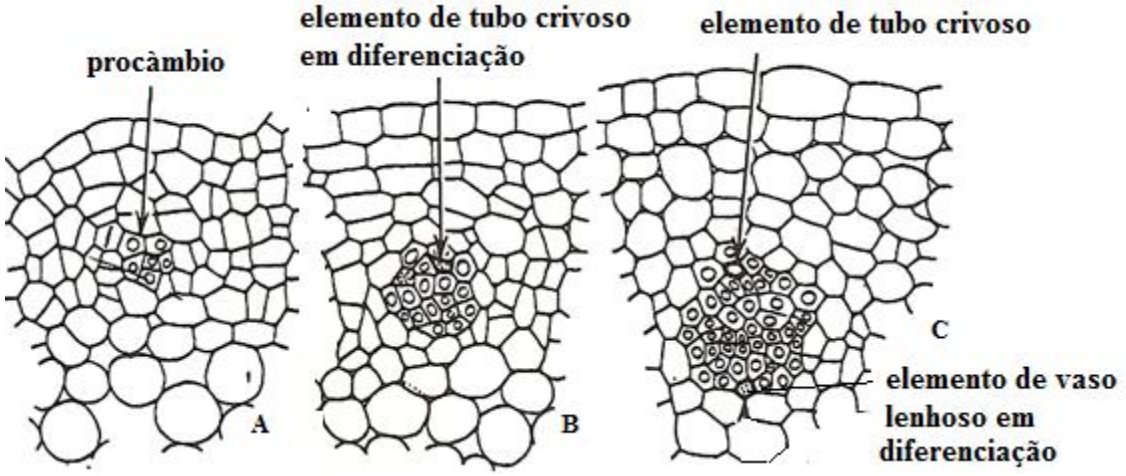



**FIGURA** 32 – A-C, fases progressivas da diferenciação de um cordão de procambial em xilema e floema primários. Notar que o protofloema se diferencia primeiro do que o protoxilema, ou seja, em C, os primeiros elementos de floema já se encontram diferenciados enquanto os primeiros elementos xilémicos ainda estão em fase de diferenciação. DICKISON (2000).

Na generalidade das monocotiledóneas todo o procâmbio se esgota na formação de tecidos vasculares primários, ou seja, todas as células derivadas do procâmbio se diferenciam em xilema e floema primários. Pelo

contrário na maioria das eudicotiledóneas e gimnospérmicas, uma parte do procâmbio, o **procâmbio residual**, mantém a sua condição meristemática contribuindo mais tarde para a formação do anel cambial.

Mais tarde, quando o câmbio atinge a forma de um anel contínuo importa distinguir as porções de **câmbio intrafasciculares** (ou seja, localizadas no interior dos feixes) que tiveram origem no procâmbio residual e que são em rigor meristema primário pois não houve **quebra de continuidade meristemática,** de outras porções de **câmbio interfasciculares** (localizadas entre cada dois feixes) que tiveram origem na desdiferenciação de parênquima e que são em rigor meristema secundário pois não houve quebra de continuidade meristemática.

# 1.5. MERISTEMAS E ÓRGÃOS MUITO PARTICULARES

Um facto aparentemente incontestável é a grande uniformidade e simplicidade da generalidade das plantas com flor pois durante a sua vida produzem tipicamente três tipos de órgãos vegetativos, raízes, caules e folhas e quatro tipos de órgãos reprodutores, sépalas, pétalas, estames e carpelos. Segundo a **concepção clássica** estes órgãos podem ser sempre identificados, embora recorrendo, por vezes, a homologias e analogias.

Segundo o **modelo do continuum**, os órgãos classicamente considerados admitem formas intermédias, que não são passíveis de classificar, de forma discreta, como sendo, nalguns casos, um órgão em particular (MINELLI & FUSCO, 2008).

O conceito de identidade do órgão está intimamente relacionado com o conceito de homologia. A aquisição de identidade própria acontece frequentemente de forma progressiva, e um dos exemplos clássicos diz respeito ao género *Utricularia* em que a identidade dos órgãos só muito tardiamente pode ser clarificada (MINELLI & FUSCO, 2008).

## MERISTEMAS COM CRISE DE IDENTIDADE QUE HESITAM ENTRE SEREM VEGETATIVOS OU FLORAIS

Entre outros, os ápices vegetativos de *Rosa*, merecem especial atenção. Nalguns casos, após terem sido sujeitos a indução floral, tendo havido alteração na sua natureza, transformando-se em ápices florais e depois de terem formado diversos verticilos de peças florais (em geral sépalas e pétalas), em vez de terminarem a sua actividade com a conclusão da flor, ou seja, originando os carpelos e os estames, retomam a actividade vegetativa originando um lançamento folhoso. Tais flores anómalas são conhecidas por flores prolíferas e desde sempre têm mantido os investigadores intrigados sobre o controlo da natureza dos ápices, nomeadamente, os porquês da sua capacidade ou não de reversão. Segundo alguns a capacidade de reversão é o melhor argumento de que não existe uma diferença fundamental entre um ápice vegetativo e um ápice floral.

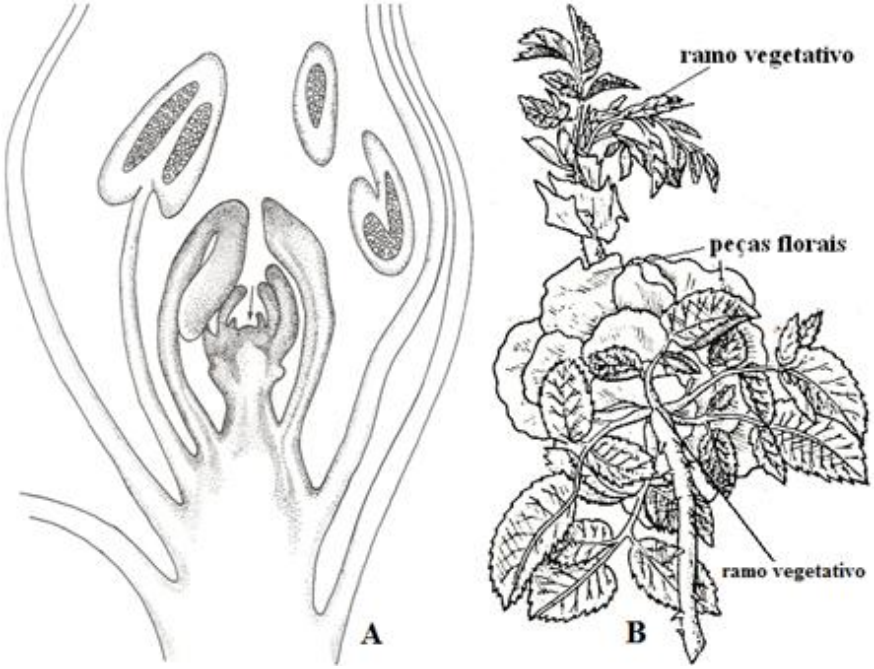



**FIGURA** 33 – A, corte longitudinal do meristema floral apical de *Impatiens balsamina*, que depois de ter formado várias peças florais, inclusive estames cujas anteras apresentam pólen viável, reverteu à condição vegetativa. A seta aponta aquilo que deveria ser a base do ovário se o funcionamento do meristema floral tivesse progredido normalmente mas que agora é um meristema vegetativo; B, Flor prolífera de *Rosa* sp. Adap. STEEVES & SUSSEX (1989).

# ÓRGÃOS COM CRISE DE IDENTIDADE

É bem conhecida, no género *Nymphaea*, a existência de formas intermédias entre o estame e a pétala numa mesma flor (**FIGURA** 400). Será, como questionam MINELLI & FUSCO (2008) que o órgão apresenta uma crise de identidade?

## Aparente indistinção caule-folha

As folhas compostas de *Chisocheton* apresentam crescimento apical indeterminado e ramificação tridimensional, já que os folíolos não se dispõem como é habitual num mesmo plano. As folhas com crescimento apical indeterminado de *Chisocheton* e *Guarea* relançam a discussão sobre a sua verdadeira natureza, já que elas continuam a crescer durante vários anos e produzem, como os caules, anualmente, novos folíolos (MINELLI & FUSCO, 2008).

## Aparente indistinção caule-raiz

Nas Podostemaceae, existem inúmeros casos em que a natureza dos órgãos envolve alguma polémica. Nalguns géneros podem observar-se "raízes", verdes, fotossintéticas com simetria dorsiventral e não radial. Algumas, não apresentam coifa e têm ramificação exógena. Muitos botânicos têm optado por designá-las por *tallus* evitando o termo raiz. A dificuldade em fundamentar a natureza caulinar ou radicular de órgãos é também classicamente referida nas Lentibulariaceae (*Utricularia e Pinguicula*) (MINELLI & FUSCO, 2008).

# CAPACIDADE DE CERTAS FOLHAS DESENVOLVEREM MERISTEMAS APICAIS CAULINARES E RADICULARES

As estacas caulinares constituem sem dúvida os propágulos mais utilizados em multiplicação vegetativa. No entanto, as folhas de certas espécies podem também ser utilizadas com êxito para tal fim. É o que se passa, por exemplo, com as **estacas foliares** de certas *Begonia* spp., muito utilizadas em multiplicação vegetativa. Os meristemas apicais do caule e da raiz de um indivíduo obtido por essa via, resultam da desdiferenciação de tecidos maduros (diferenciados) da folha pelo que são, em rigor, meristemas secundários. Trata-se verdadeiramente de um caso excepcional, já que é muito raro, sobretudo no caso dos meristemas apicais caulinares, estes terem origem secundária. Nas estacas caulinares os meristemas apicais das plantas obtidos por essa via, têm origem nas gemas da estaca e já que mantêm a continuidade meristemática são, em rigor, meristemas primários. O mesmo não se pode dizer dos meristemas apicais radiculares que têm origem na desdiferenciação dos tecidos maduros da base da estaca.

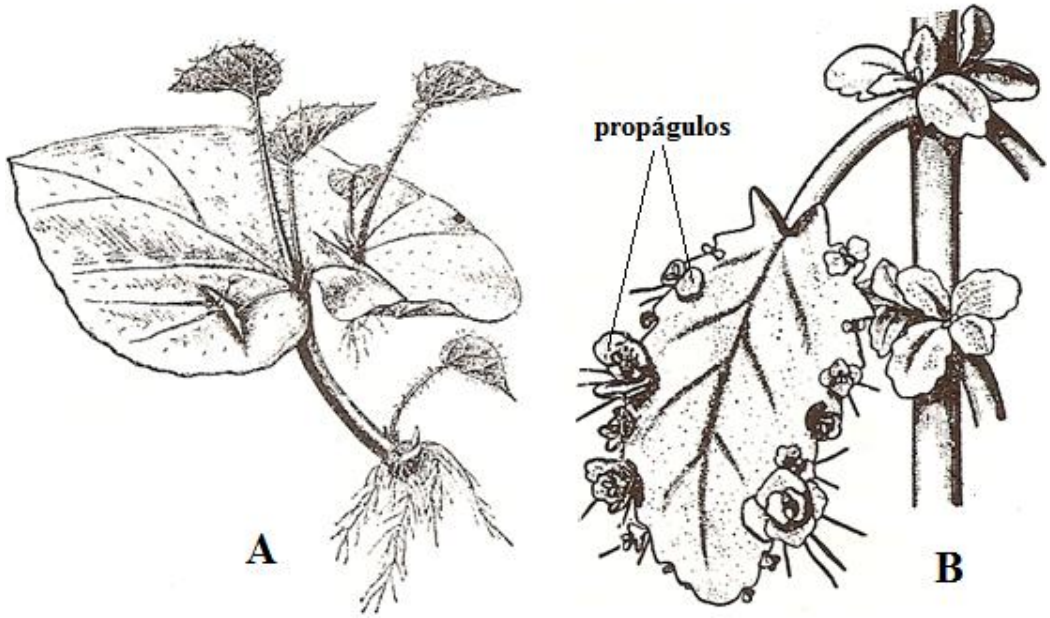



**FIGURA** 34 – A, estaca foliar de *Begonia* sp., podendo observar-se o desenvolvimento de vários indivíduos sobre o pecíolo e nervuras principais da folha; B, multiplicação vegetativa por propágulos originados na margem da folha em *Bryophyllum calycinum*. FONT QUER (1979).

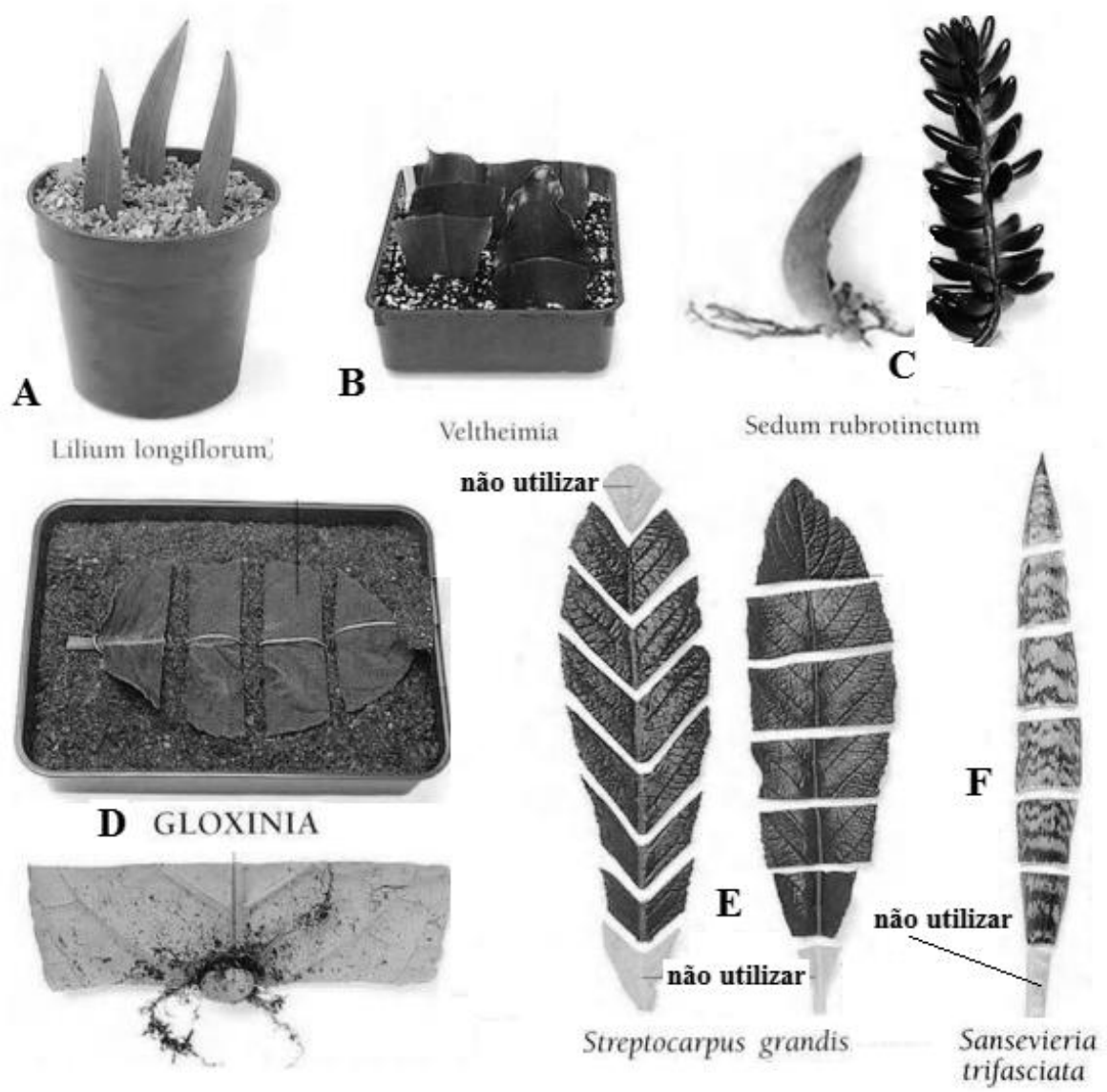



**FIGURA** 35 - Estacas foliares de diversas espécies utilizadas em multiplicação vegetativa. Os meristemas apicais do caule e da raiz de indivíduos obtidos por essa via, resultam da desdiferenciação de tecidos maduros (diferenciados) da folha pelo que são, em rigor, meristemas secundários. Trata-se verdadeiramente de casos excepcionais, já que é muito raro, sobretudo no caso dos meristemas apicais caulinares, estes terem origem secundária. A, *Lilium longiflorum;* B, *Veltheimia;* C, *Sedum rubrotinctum*, à esquerda uma das folhas e à direita um raminho de um indivíduo; D. *Gloxinia*, em baixo pode observar-se um propágulo em formação junto à nervura principal da folha; E, *Streptocarpus grandis;* F, *Sansevieria trifasciata.*

## RAIZES CAPAZES DE DESENVOLVEREM MERISTEMAS APICAIS CAULINARES

As raízes de algumas espécies têm a capacidade de facilmente emitirem rebentação caulinar servindo, por isso, com relativa eficácia para a multiplicação vegetativa por **estaca radicular**, tal é o caso, por exemplo, das raízes de *Linaria vulgaris, Coronilla varia, Cirsium arvense, Rumex* spp. Os caules adventícios têm **origem endógena**, normalmente, no **pericíclo** da raiz.

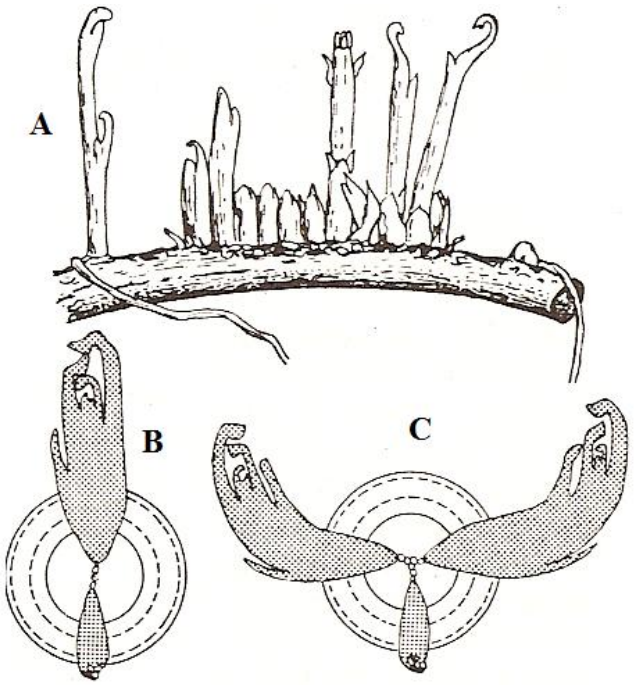



**FIGURA** 36 – Caules com origem radicular. Aspecto geral da formação de vários rebentos caulinares a partir de uma estaca radicular de *Coronilla varia:* A, aspecto geral; B, raiz diarca; C. raiz triarca. Em ambos os casos os caules adventícios têm origem endógena, no periciclo, por fora dos feixes lenhosos. STRASBURGER *et al. (1994).*

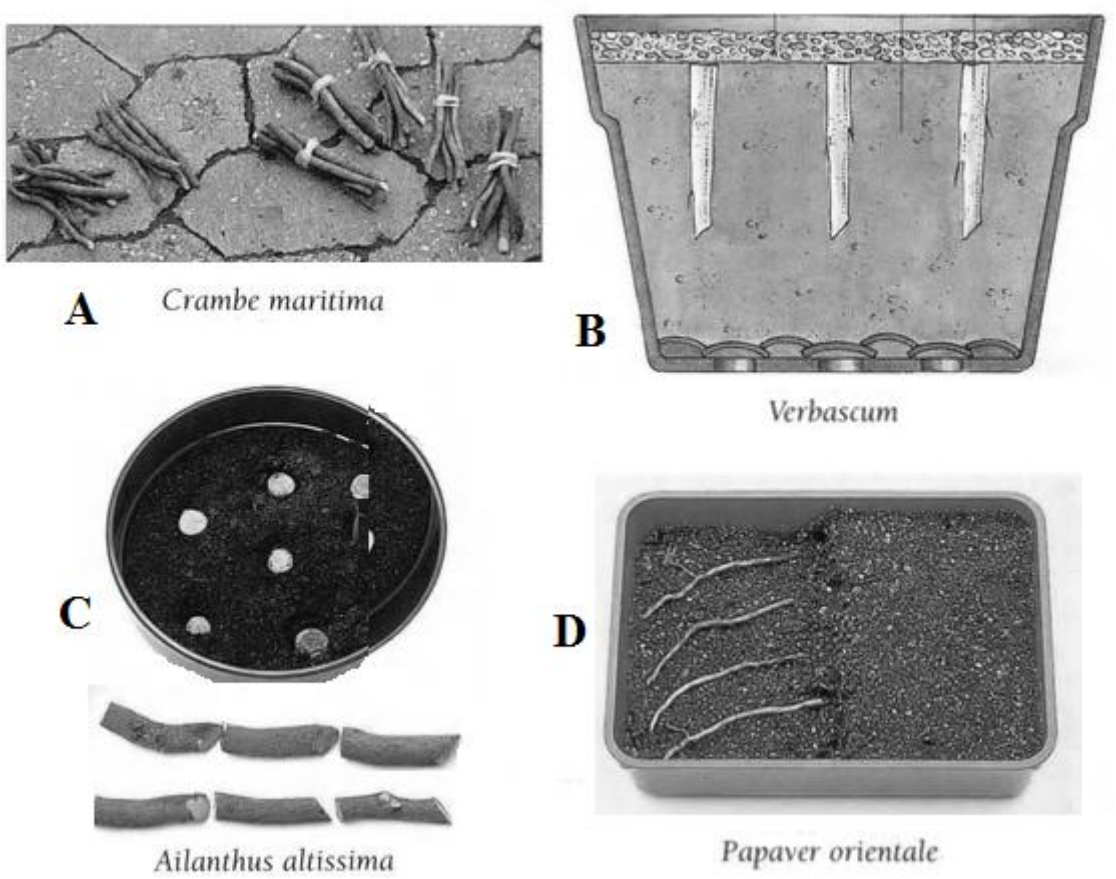



**FIGURA** 37 - Estacas radiculares de diversas espécies utilizadas em multiplicação vegetativa. Os meristemas apicais do caule e da raiz de indivíduos obtidos por essa via, resultam da desdiferenciação de tecidos maduros (diferenciados) da raiz pelo que são, em rigor, meristemas secundários, o que é particularmente raro no que respeita aos meristemas apicais caulinares: A, *Crambe maritima;* B, *Verbascum;* C, *Ailanthus altissima;* D, *Papaver orientale.*

## OUTROS MERISTEMAS PARTICULARES

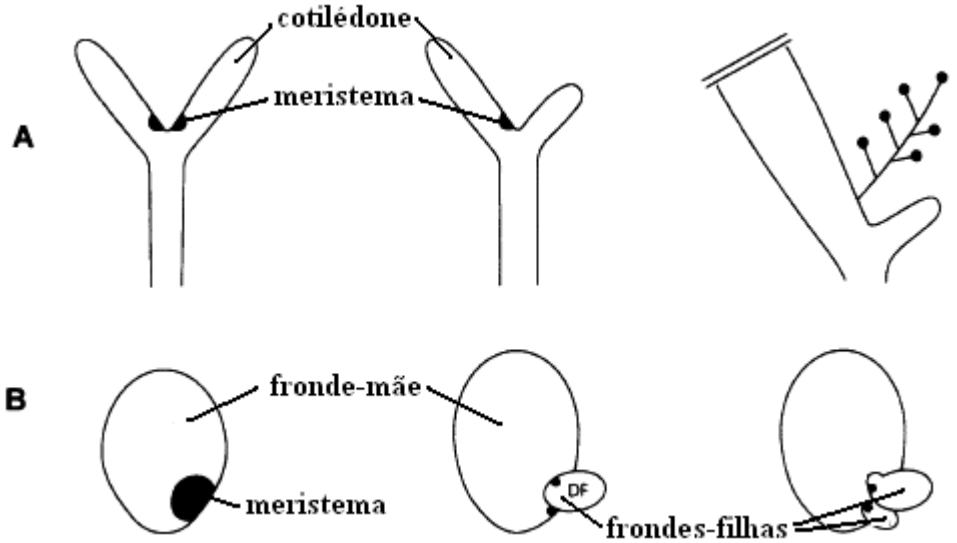



**FIGURA** 38 – A, embrião com dois cotilédones de *Monoplyllaea horsfeldii*, que não apresenta meristema apical caulinar. Inicialmente ocorrem células meristemáticas nas axilas dos dois cotilédones. Posteriormente, um cotilédone desenvolve-se muito mais do que o outro e é o único a reter as iniciais meristemáticas. Mais tarde este conjunto de células meristemáticas sofre indução floral e origina a inflorescência que nesta espécie se forma na axila do cotilédone; B, *Wolffia borealis*, cuja fronde (caule taloso) apresenta um grupo de células meristemáticas que se desenvolvem para originar uma fronde-filha, num processo que faz lembrar a gemulação. Mais tarde, o mesmo acontece com a fronde-filha e assim por diante. O género *Wolffia* inclui a menor planta com flor conhecida (*Wolffia arrhiza*) e igualmente a menor flor. (MINELLI & FUSCO, 2008).

Em certas espécies, na sua generalidade tropicais e subtropicais (e.g., *Cercis siliquastrum*, olaia ou árvore-de-Judas; *Ceratonia siliqua*, alfarrobeira e *Theobroma cacao*, cacaueiro), as flores formam-se a partir de gemas florais que se mantêm latentes ao longo de vários anos, no tronco e ramos principais. Ao evoluírem muito mais tarde torna-se muito invulgar a localização das flores e, mais tarde, logicamente dos frutos, já que estes nascem directamente dos ramos grossos, idosos, ou mesmo na base do tronco. Este fenómeno designa-se por **caulifloria**.

# 1.6. DO EMBRIÃO À PLANTA ADULTA

## EMBRIÃO

As células e os tecidos da planta adulta resultam do zigoto (oosfera fecundada) passando por inúmeras etapas, as primeiras das quais têm a ver com o desenvolvimento do embrião.

A primeira ideia a reter é que, **no início todas as células se dividem**. Com o passar do tempo, com o crescimento e desenvolvimento da planta as divisões vão ficar restritas apenas a determinadas regiões do corpo do vegetal. Estas células que mantêm características embrionárias, ou seja, conservam capacidade de divisão e multiplicação, continuarão a existir apenas em tecidos ditos meristemáticos, ou **meristemas**, cuja localização está confinada às extremidades das raízes e dos caules.

A **embriogénese** trata do desenvolvimento de um embrião a partir de um zigoto diplóide mas unicelular, permitindo conhecer a origem das partes vegetativas da planta e o início da organização dos tecidos. Ocorre durante o desenvolvimento da semente e conduz normalmente à formação de embriões viáveis perfeitamente diferenciados. Uma das excepções, diz respeito às sementes das orquidáceas que nunca chegam a desenvolver embriões totalmente diferenciados e cuja viabilidade germinativa passa indispensavelmente pelo estabelecimento de simbioses com fungos do solo.

O desenvolvimento do embrião varia consideravelmente nos vários grupos vegetais e existem algumas discordâncias quanto às divisões iniciais do embrião jovem e igualmente quanto à interpretação de algumas partes do embrião em estados mais avançados de desenvolvimento.

Algumas fases do crescimento inicial do embrião foram esclarecidas através da cultura de embriões *in vitro*. As divisões que ocorrem durante o desenvolvimento do embrião parecem seguir uma sequência ordenada, apresentando características específicas para os diversos grupos de plantas. O seu padrão tem sido utilizado em estudos taxonómicos e filogenéticos (STERN *et al.* (2010).

Após a fecundação, o zigoto é submetido a uma divisão celular assimétrica, originando-se duas células, uma célula apical mais pequena, que irá originar o **próembrião** e uma grande célula basal que estará na origem do **suspensor**. Durante muito tempo atribuiu-se ao suspensor uma função passiva na embriogénese; manter o embrião numa posição fixa e profunda, em contacto íntimo com o albúmen. Estudos mais recentes têm indicado que o suspensor desempenha um papel bastante activo na embriogénese inicial, ajudando a promover a nutrição e o desenvolvimento contínuo do embrião.

Após a primeira mitose do zigoto, as **duas células-filhas apresentam desde logo polaridade**, por isso se diz que a **polaridade é embriogénica** e que se encontra pré-definida no próprio zigoto.

A partir de um certo número de divisões torna-se evidente a distinção entre o corpo do embrião e o suspensor e é com toda a propriedade que se lhe aplica a designação de embrião, já que em estados de desenvolvimento mais precoces é preferível falar-se em **próembrião**.

Existem cinco tipos principais de embriogénese inicial: onagráceo, asteráceo, solanáceo, cariofiláceo e quenopodiáceo, consoante os planos de divisão celular durante a formação do próembrião e quais as células que contribuem para a formação do embrião e do suspensor.

Na **fase globular**, o embrião desenvolve, através de uma série de divisões celulares, expansão no sentido radial, com a camada mais externa originando a **protoderme**. O embrião apresenta **simetria radial**.

Na fase seguinte, designada **fase cordiforme**, dá-se o desenvolvimento dos cotilédones que é acompanhado de alterações da estrutura interna que dão início à **organização dos sistemas de tecidos**. A vacuolização de um grupo de células indica o desenvolvimento do **meristema fundamental,** enquanto o tecido do eixo hipocótilo-radicular e dos cotilédones que permanece menos vacuolizado, constitui o meristema que estará na origem dos tecidos condutores primários, o **procâmbio**. Através de divisões longitudinais e alongamento, as células do procâmbio tornam-se longas e estreitas. Mais tarde, o sistema vascular da plântula será uma réplica diferenciada e aumentada do sistema procambial do embrião. É a emergência dos cotilédones que confere o aspecto de coração ao embrião e que denomina portanto esta fase da embriogénese. Devido à emergência dos cotilédones, a simetria axial é perdida e o embrião passa a ter **simetria bilateral**, que será mantida até ao final do seu desenvolvimento. A transição da simetria axial para a bilateral marca também o início da **organogénese**.

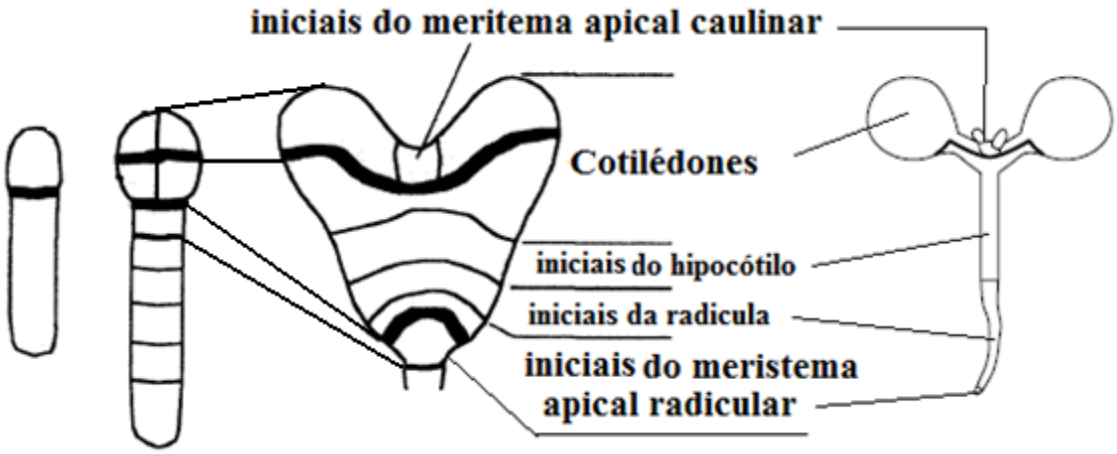



**FIGURA** 39 – Desenvolvimento do embrião em *Arabidopsis* sp., observando-se na fase cordiforme as iniciais dos vários órgãos. Adap. LERSTEN (2006)

Após o estádio cordiforme, o corpo do embrião, localizado abaixo dos cotilédones alonga-se, originando o eixo hipocótilo-radicular. Este estádio é conhecido como **fase de torpedo**. Os cotilédones continuam a expandir-se e as células iniciais da coifa fixam-se entre o primórdio da radícula e o suspensor. As células localizadas em ambas as extremidades (subapical e sub-basal) do eixo hipocótilo-radicular permanecem indiferenciadas, originando, em estádios posteriores, os **meristemas apicais da raiz** e do **caule**. Nos estádios subsequentes, o tecido vascular começa a diferenciar-se a partir do procâmbio. A emergência do epicótilo pode iniciar-se, ou não, até ao final do desenvolvimento da semente. Quando presente, o epicótilo pode apresentar alguns primórdios foliares, e a radícula, frequentemente, contém vários primórdios de raízes laterais no periciclo. Antes da semente alcançar a maturidade, o embrião passa normalmente por um período de acumulação de substâncias de reserva e torna-se latente (dormente) desidratando-se significativamente.

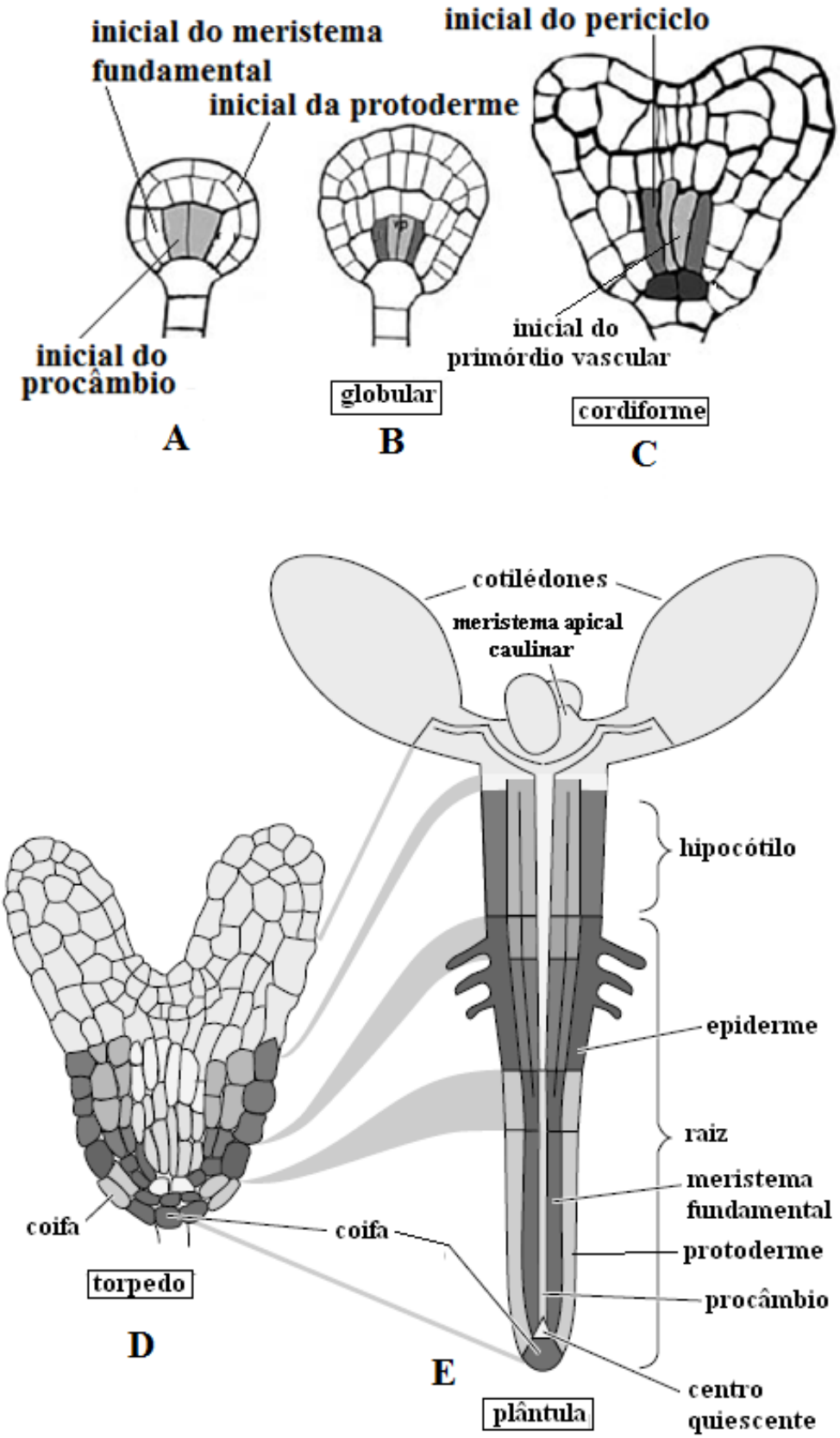



**FIGURA** 40 – Desenvolvimento do embrião e esquema de uma jovem plântula; cortes longitudinais. A-B, fase globular, em que as iniciais precursoras dos três sistemas de tecidos já podem distinguir-se; C, fase cordiforme, torna-se discernível a inicial do periciclo assim como o primórdio do tecido vascular; D, fase de torpedo da embriogénese em que os cotilédones se desenvolvem e a organização do cilindro central começa a ganhar forma; E, jovem plântula. Adap. LERSTEN (2006)

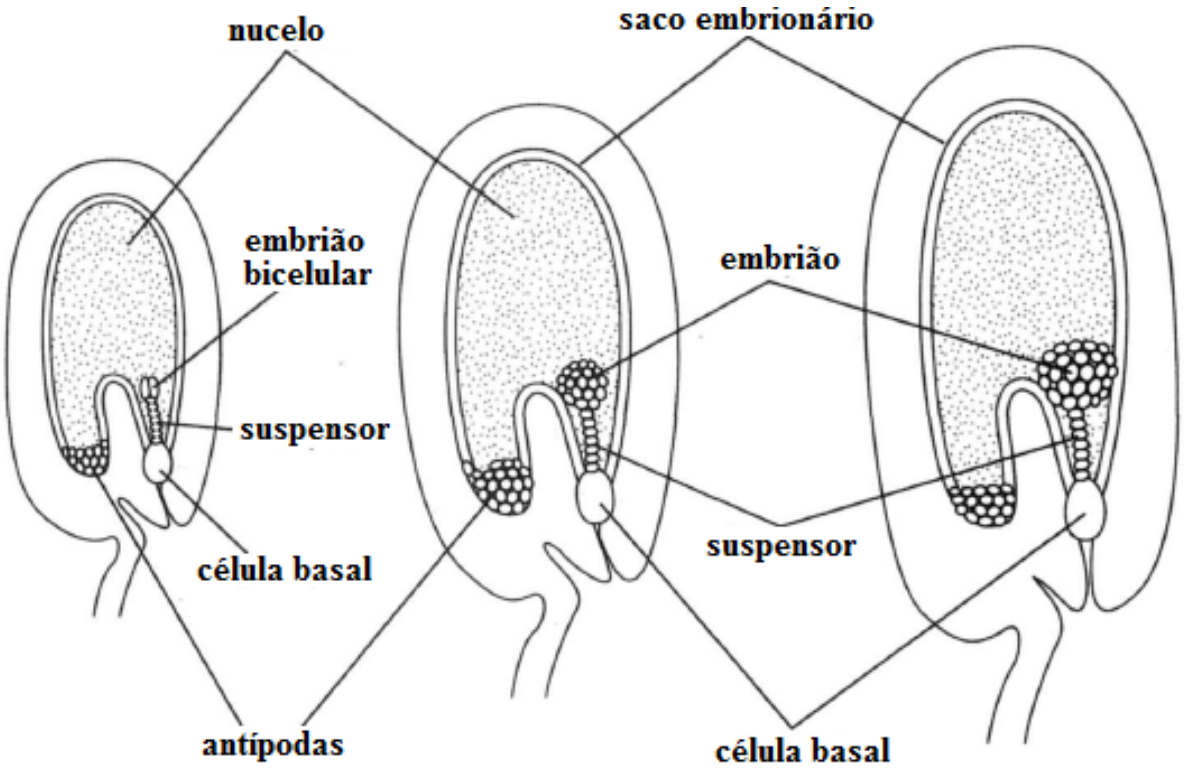



**FIGURA** 41 – Desenvolvimento do embrião no interior do óvulo, por sua vez no interior do ovário, tratando-se de uma angiospérmica. BECK (2009).

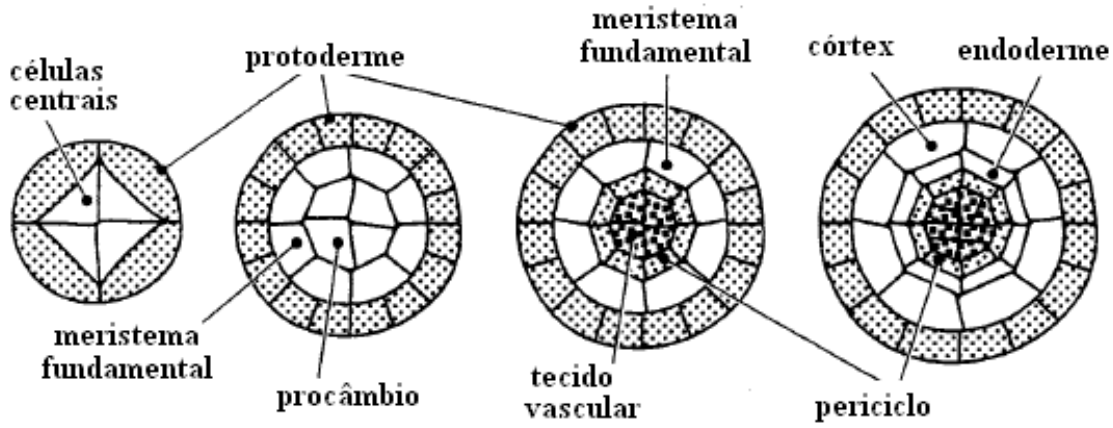



**FIGURA** 42 – Desenvolvimento do embrião em *Arabidopsis*; cortes transversais, ilustrando o padrão radial de formação dos tecidos. JOHRI (1984).

O desenvolvimento da plântula a partir do embrião é possível devido à organização dos meristemas apicais do caule e da raiz. Estes meristemas encontram-se localizados nos dois pólos opostos do eixo embrionário, mais concretamente, o ápice radicular, no pólo proximal e o ápice caulinar, no pólo distal.

O meristema apical do caule deve ser encarado como uma continuidade do tecido embrionário localizado na plúmula entre os dois cotilédones, nas eudicotiledóneas.

O meristema apical da raiz embrionária, deve igualmente ser interpretado como uma evolução na continuidade do tecido embrionário localizado na extremidade da radícula e apresenta a respectiva coifa.

Nas monocotiledóneas o meristema embrionário apical do caule pode ser observado ao lado do único cotilédone (escutelo) a formar-se. O embrião maduro apresenta protoderme, meristema fundamental um tanto vacuolizado e procâmbio constituído por células menos vacuolizadas. O procâmbio estende-se desde o ápice radicular até à base do cotilédone, onde se amplia, formando um ramo curto que se dirige ao ápice do epicótilo enquanto a sua ramificação mais alongada atravessa o cotilédone.

Durante o seu desenvolvimento, na semente imatura, o embrião pode ou não conter clorofila. Aparentemente, os embriões que apresentam clorênquima desenvolvem-se nas sementes desprovidas de albúmen e perisperma, quando maduras.

Menos frequentemente, os embriões maduros consistem num número muito reduzido de células e mostram pouca ou nenhuma diferenciação nos órgãos habituais. Esses embriões rudimentares caracterizam muitos grupos de plantas parasitas ou altamente especializadas, como acontece nas Orchidaceae, Apostasiaceae e Burmanniaceae.

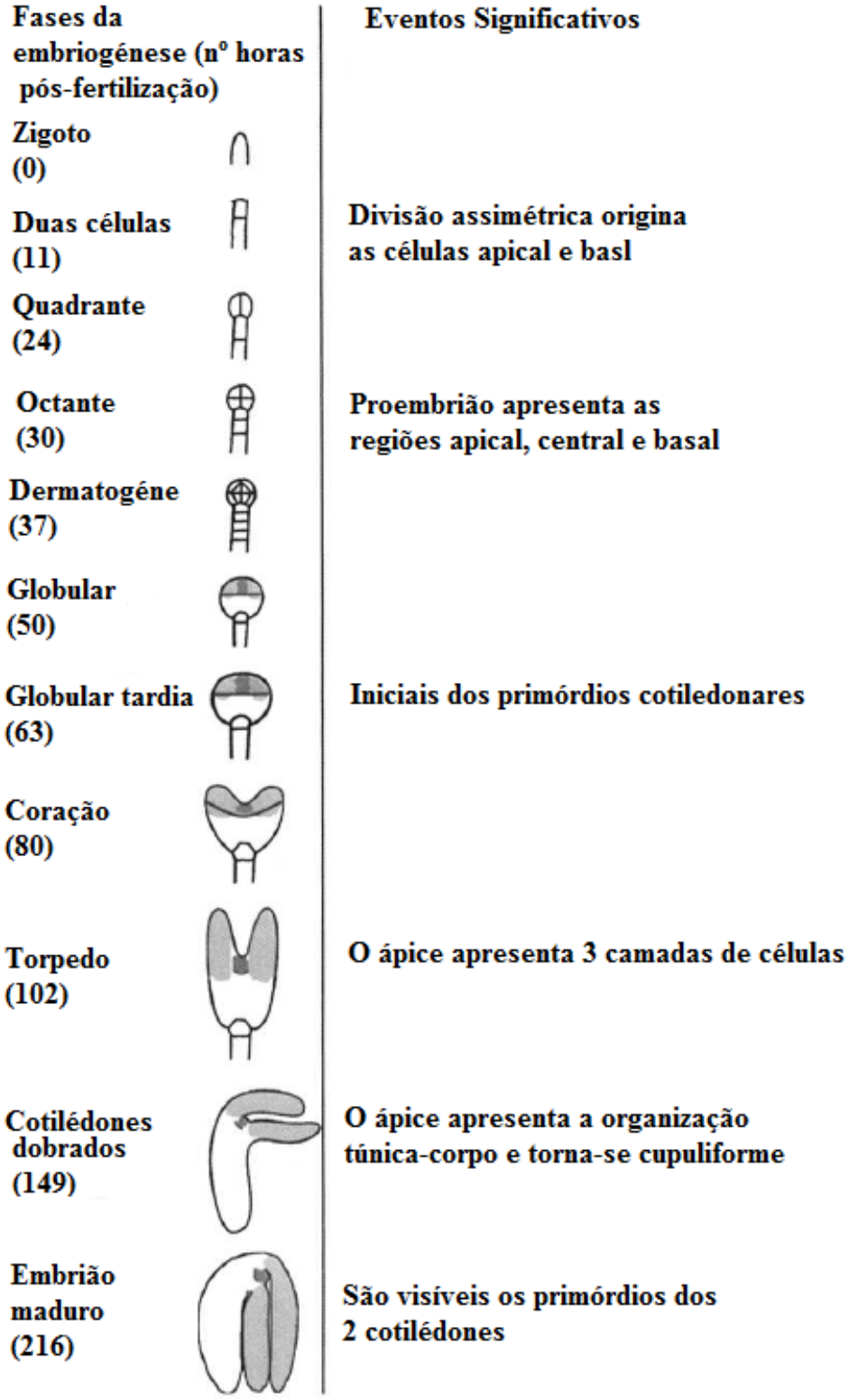



**FIGURA** 43 – Desenvolvimento do embrião em *Arabidopsis* sp. Adap. LERSTEN (2006).

Relativamente ao desenvolvimento embrionário nas plantas superiores consultar SINGH (1978), JOHRI (1984) e STEEVES & SUSSEX (1989), NELS (2006), LERSTEN (2006).

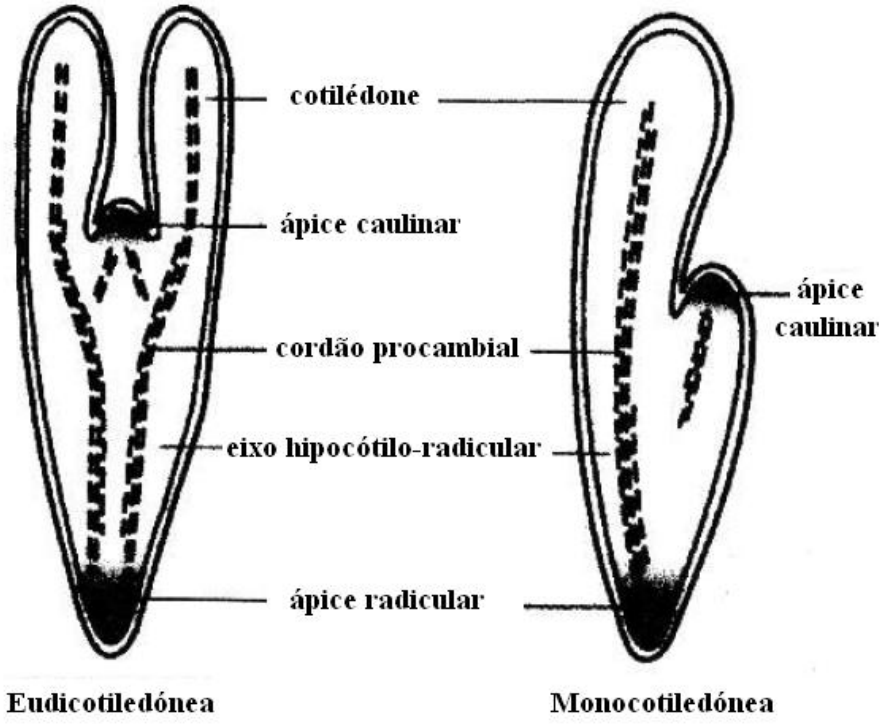



**FIGURA** 44 – Cortes longitudinais de embriões de uma monocotiledónea e de uma eudicotiledónea. APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006).

## A QUESTÃO DA TOTIPOTENCIALIDADE

No desenvolvimento do corpo de uma planta, uma única célula, o zigoto, é capaz de expressar todas as potencialidades genéticas do indivíduo. O zigoto é assim uma célula que exibe sempre **totipotencialidade**.

Todas as restantes células, em condições normais, como regra, apenas expressam aquelas potencialidades de forma incompleta. E, quanto maior for o seu grau de diferenciação (ou especialização) uma menor parte daquelas potencialidades pode ser expressa. No limite, tal redução é total, no caso de células cuja diferenciação é irreversível, como sejam os elementos traqueais maduros ou mesmo as células crivosas quando desprovidas de núcleo.

Em células com um menor grau de diferenciação, em condições naturais ou artificiais, perante certos estímulos pode verificar-se uma maior expressão das potencialidades do indivíduo do que aquela que era inicialmente compatível com o seu grau de diferenciação.

Em princípio toda a célula viva, diferenciada ou não, é totipotente. No entanto, no corpo organizado e integrado da planta não existem normalmente condições que possibilitem a expressão desta totipotencialidade. As células diferenciadas tendem a manter-se mais ou menos estáveis e inactivas do ponto de vista mitótico. O desenvolvimento e a manutenção de uma estrutura organizada estável por parte da planta assim o exigem.

Quando tal equilíbrio é alterado e estão criadas as condições naturais ou artificiais favoráveis para que tal aconteça, então as células diferenciadas podem exprimir a sua totipotencialidade de forma parcial ou total.

A **expressão da totipotencialidade é parcial**, em condições naturais, no caso da desdiferenciação de células de parênquima e/ou colênquima quando estas readquirem a condição meristemática e originam os meristemas laterais, câmbio e felogene, que estão na origem do engrossamento secundário. È igualmente parcial quando há necessidade da planta diferenciar um tecido de cicatrização a partir de tecidos maduros ou promover a continuidade entre os tecidos do porta-enxerto e do garfo no caso de um enxerto.

A **expressão da totipotencialidade é total**, em condições naturais, nos casos da **regeneração**, fenómeno da maior importância na multiplicação vegetativa de certas espécies.

Na orquídea *Malaxis paludosa*, as células maduras do ápice foliar, após desdiferenciação, exprimem uma totipotencialidade total pois são responsáveis pela formação de pequeníssimos "embriões" ovóides envoltos numa bainha multisseriada. Estes embriões facilmente se destacam da folha e uma vez no solo constituem uma importante forma de multiplicação vegetativa desta espécie.

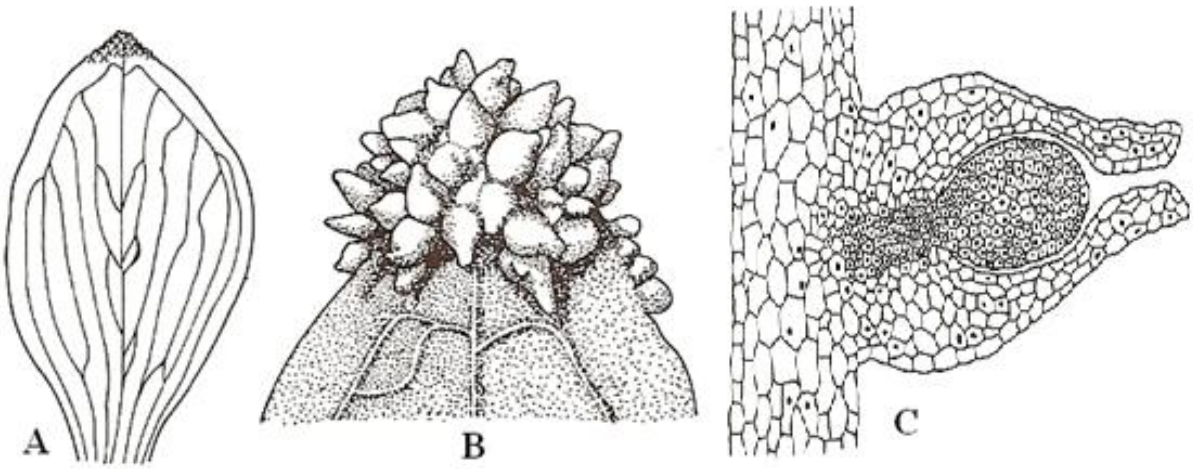



**FIGURA** 45 - Embriões foliares com origem no ápice das folhas de *Malaxis paludosa*: A, aspecto geral da folha com um grupo de embriões na sua extremidade; B, pormenor dos "embriões" ovóides regenerados na extremidade da folha a partir de células totipotentes; C, pormenor de um dos "embriões" ovóides envolto na sua bainha multisseriada. STEEVES & SUSSEX (1989).

Na crassulácea *Bryophyllum calycinum*, grupos de células meristemáticas residuais, totipotentes, que persistem ao longo das margens da folha, e não células maduras desdiferenciadas como em *Malaxis paludosa*, são responsáveis pela formação de pequenas plântulas e não de simples "embriões". Estas plântulas constituem uma importante forma de multiplicação vegetativa da espécie (**FIGURA** 34).

A capacidade de regeneração tem sido largamente explorada pelo homem em hortofloricultura e em fruticultura, no enraizamento de estacas caulinares e menos frequentemente a partir de estacas foliares (e.g., *Begonia* spp.) ou radiculares (*e.g.*, *Rumex* spp., *Populus tremuloides*, *Viola* spp.).

É conhecido que a regeneração de eixos caulinares e de raízes a partir dos tecidos maduros da estaca é um processo que pode ser controlado através de hormonas. No entanto, trata-se de um fenómeno bastante complexo e cuja interpretação carece de aprofundamento (STEEVES & SUSSEX, 1989).

Em condições artificiais a totipotencialidade das células começou por ser aproveitada na investigação científica, mas a sua existência encontra já hoje aplicação industrial.

Os progressos efectuados no domínio da cultura de tecidos permitem hoje, em diversas espécies, a partir de células de diversos tecidos definitivos (*e.g.*, parênquimas, floema) passando frequentemente pela indução à formação de um *callus*, reconstituir embriões, ditos **embriões somáticos**, capazes de se desenvolverem em plântulas perfeitamente viáveis. Conforme referem STEEVES & SUSSEX (1989) está hoje demonstrado que em certos casos os embriões somáticos têm origem numa única célula diferenciada, totipotente.

As diferenças entre o desenvolvimento dos embriões somáticos e dos embriões zigóticos, dizem geralmente respeito, apenas à fase inicial, em particular ao desenvolvimento ou não de um suspensor evidente, já que o desenvolvimento dos embriões somáticos passa igualmente pelas fases, globular e cordiforme.

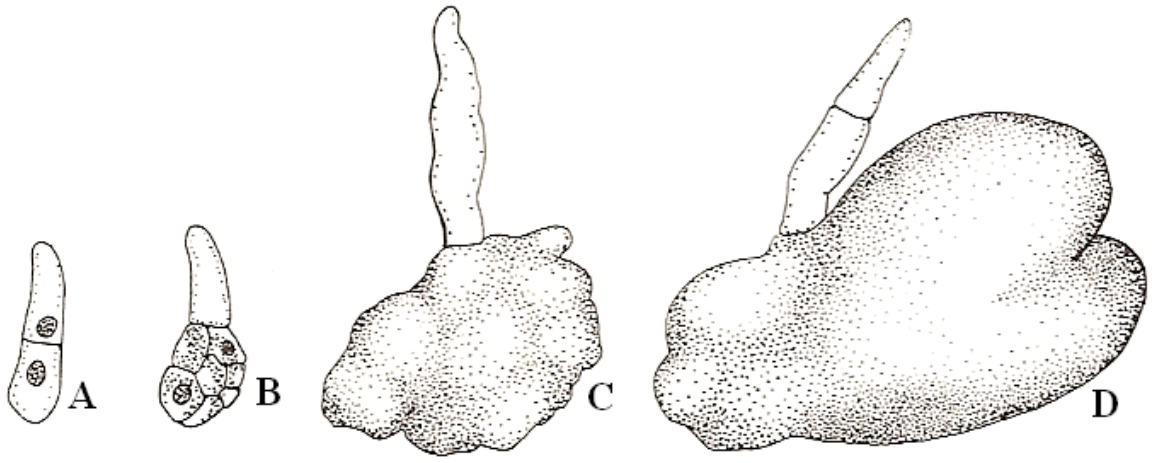



**FIGURA** 46 – Desenvolvimento de um embrião somático obtido por cultura de tecidos a partir de uma célula de cenoura (*Daucus carota*): A, primeira divisão celular; B-C, uma das células continua a dividir-se para originar uma massa indiferenciada de células, o *callus*; D, o embrião somático começa a formar-se a partir da massa indiferenciada de células, observando-se o início da formação dos cotilédones. STEEVES & SUSSEX (1989)

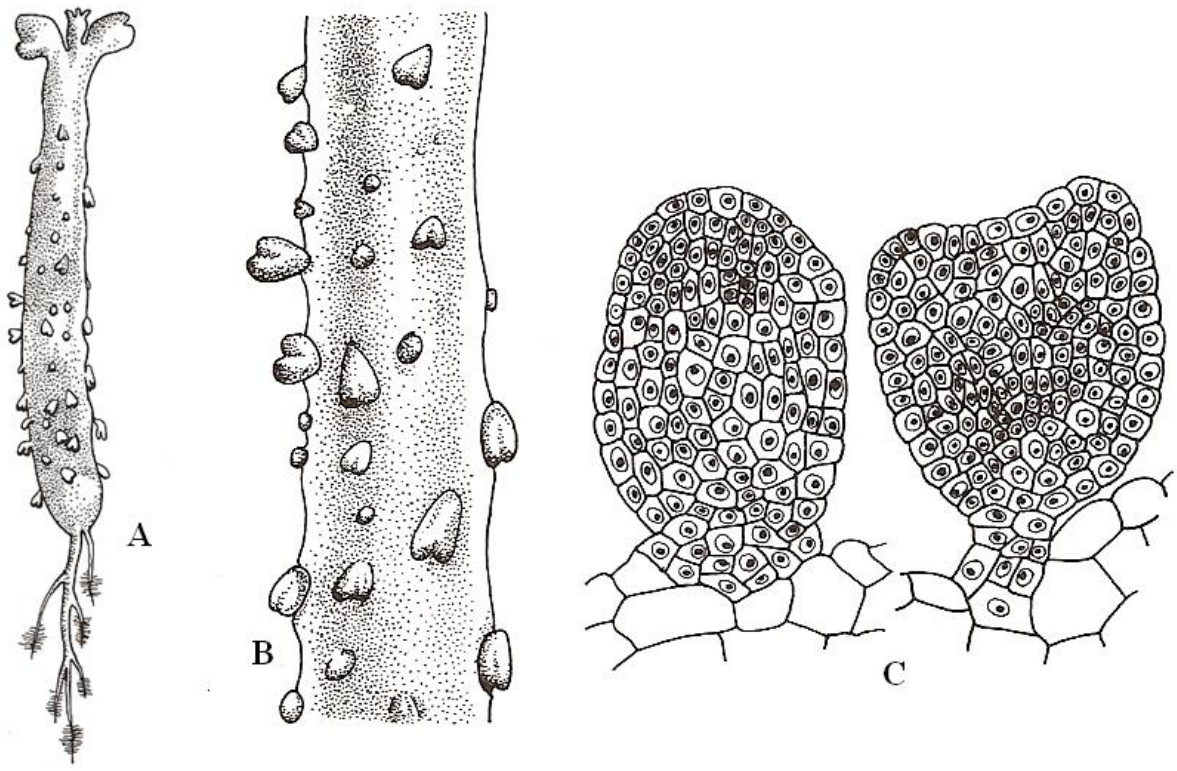



**FIGURA** 47 – Desenvolvimento de embriões somáticos a partir da epiderme caulinar de *Ranunculus scleratus*: A, plântula cultivada em meio estéril, com um mês, apresentando inúmeros embriões somáticos à volta do caule; B, aspecto de pormenor da inserção dos embriões no caule; C, corte longitudinal de dois embriões, mostrando a sua origem epidérmica, sendo que o embrião mais à direita se apresenta já na fase cordiforme. STEEVES & SUSSEX (1989).

# GERMINAÇÃO E DESENVOLVIMENTO DA PLÂNTULA

O início da germinação da semente é marcado pela embebição, ou seja, hidratação de seu conteúdo, que produz aumento de volume da semente e o rompimento dos seus envoltórios. Em geral, o ápice radicular é geralmente o primeiro a ser activado, a radícula cresce dando origem à raiz primária, que rapidamente penetra no solo. Simultaneamente, produz-se um crescimento do caulículo que eleva a plúmula, colocando-a em condições de luminosidade adequadas ao seu desenvolvimento.

Na organização do ápice radicular, a zona meristemática constitui um conjunto de células iniciais protegidas pela coifa. Segue-se a zona de alongamento celular composta pêlos tecidos meristemáticos primários: protoderme, meristema fundamental e procâmbio, que darão origem à epiderme, ao córtex e ao cilindro central, respectivamente. A estrutura primária característica raiz começa a estar definida (diferenciada) na região da raiz designada por **zona pilosa**.

Do desenvolvimento do ápice radicular resulta a formação da **raiz primária** ou **raiz seminal** da planta. As suas ramificações (**raízes secundárias**), apenas se formam mais tarde a distância considerável do ápice radicular e a partir de tecidos internos.

Enquanto nas gimnospérmicas e eudicotiledóneas a raiz primária geralmente permanece durante toda a vida da planta, nas monocotiledóneas o sistema radicular da planta adulta é geralmente inteiramente constituído por **raízes adventícias**, com origem no caule, já que as raízes seminais apresentam uma longevidade muito curta. Em algumas monocotiledóneas, essas raízes adventícias iniciam o seu desenvolvimento já no próprio embrião.

Nas eudicotiledóneas, localizado entre os cotilédones, ou seja, na extremidade do caulículo encontra-se a plúmula de cujo alongamento resulta o caule da plântula com as primeiras folhas verdadeiras.

O alongamento do hipocótilo pode ser mais ou menos pronunciada elevando ou não os cotilédones acima do solo (**germinação epígea** e **hipógea**, respectivamente). Nos casos em que os cotilédones permanecem ao nível do solo, como em algumas leguminosas, as plântulas são classificadas como **semi-hipógeas**.

Mais recentemente foram introduzidos os termos **plântulas criptocotiledonares**, quando após a germinação os cotilédones permanecem encerrados no interior dos envoltórios da semente; e **fanerocotiledonares**, quando os cotilédones se libertam dos envoltórios, sejam eles foliáceos ou carnudos. Como, na maioria dos casos, o carácter epígeo está associado à fanerocotiledonia e o carácter hipógeo, à criptocotiledonia, esses termos quase que podem ser considerados equivalentes.

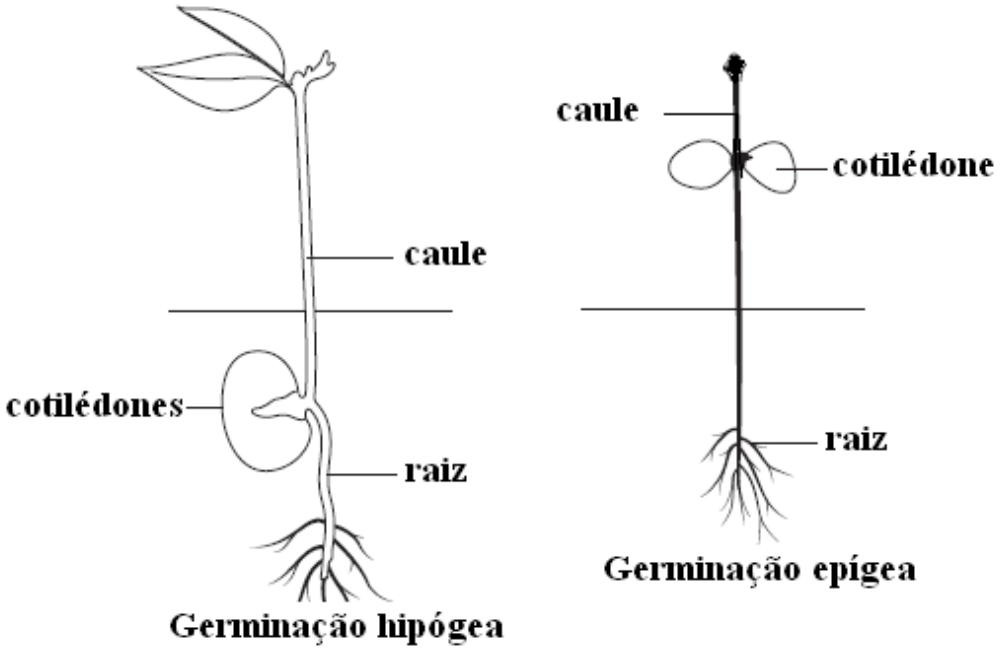



**FIGURA** 48 – Representação da germinação hipógea em *Vicia faba* (ervilheira) e germinação epígea em *Arabidopsis*.

O desenvolvimento da plântula prossegue por meio da actividade dos meristemas apicais, caulinar e radicular Durante todo o processo de crescimento, estas duas regiões terminais vão-se progressivamente afastando uma da outra.

O meristema apical do caule caracteriza-se por apresentar um promeristema contendo células meristemática iniciais e suas derivadas imediatas (que não se diferenciam) e uma porção inferior formada pela actividade dessas células, representada pelos tecidos meristemáticos primários: protoderme meristema fundamental e procâmbio. À medida que o crescimento prossegue, as regiões mais afastadas do promeristema tornam-se progressivamente mais diferenciadas, ou seja, a protoderme origina a epiderme, o meristema fundamental forma os tecidos fundamentais (parênquima, colênquima e esclerênquima) e o procâmbio origina floema e xilema primários.

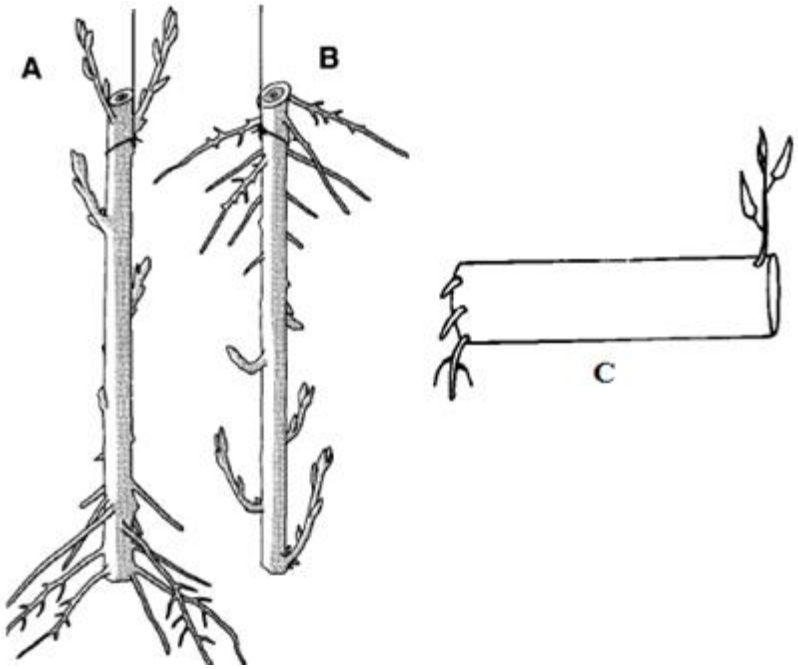



**FIGURA** 49 – A polaridade dos eixos caulinar e radicular fica evidente depois de suspender estacas de *Salix*, em posição normal (A) e invertida (B). Na estaca colocada em posição invertida, as raízes continuam a partir da porção proximal da estaca e crescem com o geotropismo positivo que lhes é característico enquanto os jovens caules partem da porção distal da estaca e crescem com o geotropismo negativo que lhes é característico. C, estabelecimento da polaridade numa estaca em posição horizontal. Adap. CUTTER (1987).

Caule e raiz apresentam, na estrutura primária, padrões de distribuição de tecidos muito distintos que têm de ser compatibilizados na região de interligação, o colo.

Uma das expressões claramente dominantes e reveladoras da organização que existe no corpo das plantas é a existência de polaridade que se começa a manifestar já no embrião e se mantém durante toda a vida da planta.

Durante a fase vegetativa, o meristema apical caulinar vai formando com regularidade (periodicidade), folhas, nós, entrenós e primórdios de ramificações. Ele pode sofrer indução floral e transformar-se num meristema apical floral responsável pela formação de flores e inflorescências. Á fase vegetativa, segue-se assim, a fase reprodutora.

## 1.6.1. CRESCIMENTO PRIMÁRIO E CRESCIMENTO SECUNDÁRIO

O desenvolvimento da planta adulta a partir da plântula e esta por sua vez a partir do embrião, envolve antes do mais o funcionamento (a produção de células) nos meristemas apicais (radiculares e caulinares) e depois o aumento de tamanho e a diferenciação destas células.

Os meristemas apicais, agrupam um certo número de **iniciais**, que provêm dos **meristemas embrionais** (ápice do caulículo e das radículas) e porque estas iniciais embrionais mantêm ininterruptamente estas características meristemáticas até estarem organizadas, mais tarde, nos cones vegetativos da raiz e do caule das plantas adultas, dizemos que estes são **meristemas primários**.

Os meristemas apicais das raízes e caules produzem indefinidamente células, cujas derivadas se diferenciam em novas partes desses mesmos órgãos.

Esse tipo de crescimento, caracterizado essencialmente por um **alongamento dos eixos** é considerado **crescimento primário**, porque resulta da actividade de meristemas primários. Os tecidos são igualmente considerados **tecidos primários** e o seu arranjo dá lugar a uma **estrutura primária**.

A estrutura primária do caule compreende, além dos tecidos primários do caule propriamente ditos, os primórdios foliares e os primórdios das ramificações formados pela actividade da região periférica do meristema apical. Na raiz, a situação é algo diferente já que os primórdios das suas ramificações têm origem não exógena mas endógena.

O conjunto dos tecidos primários da planta constitui o seu **corpo primário**.

A maioria das espécies de monocotiledóneas e algumas eudicotiledóneas herbáceas completam todo o seu ciclo de vida apenas com o corpo primário.

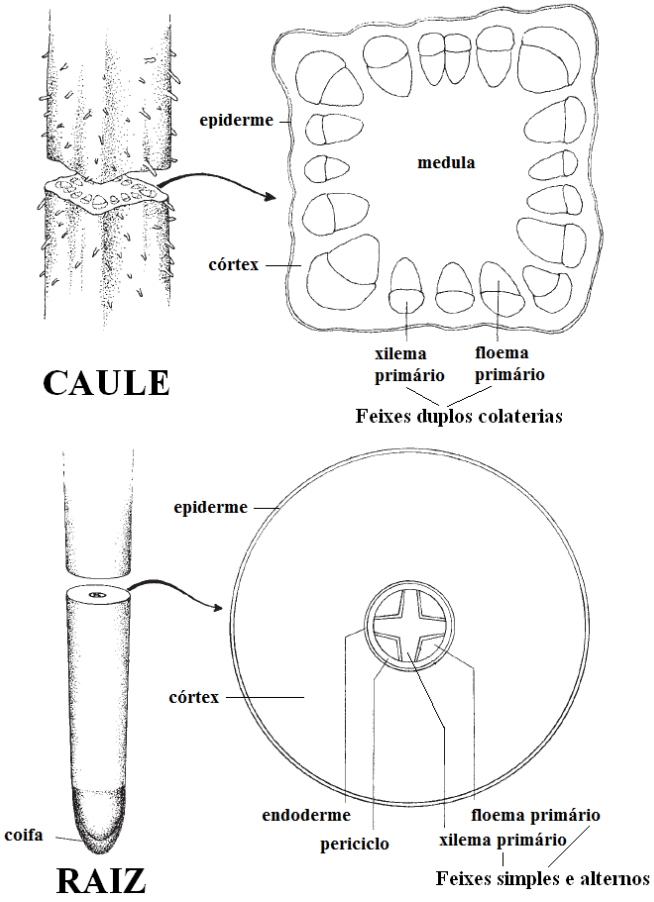



**FIGURA** 50 – Introdução à diferente organização dos tecidos na raiz e caule primários.

A maioria das eudicotiledóneas e as gimnospérmicas apresentam além de crescimento primário, crescimento adicional, o chamado **crescimento secundário,** caracterizado essencialmente por um **aumento de diâmetro dos eixos acompanhado do desenvolvimento de novos tecidos de protecção**. Dado que este crescimento se faz em espessura ele também é designado por **engrossamento secundário** e pode ocorrer tanto na raiz como no caule. Os tecidos são considerados **tecidos secundários** porque resultam da actividade de **meristemas secundários** e o seu arranjo dá lugar a uma **estrutura secundária**.

O conjunto dos tecidos secundários da planta constitui o seu **corpo secundário**.

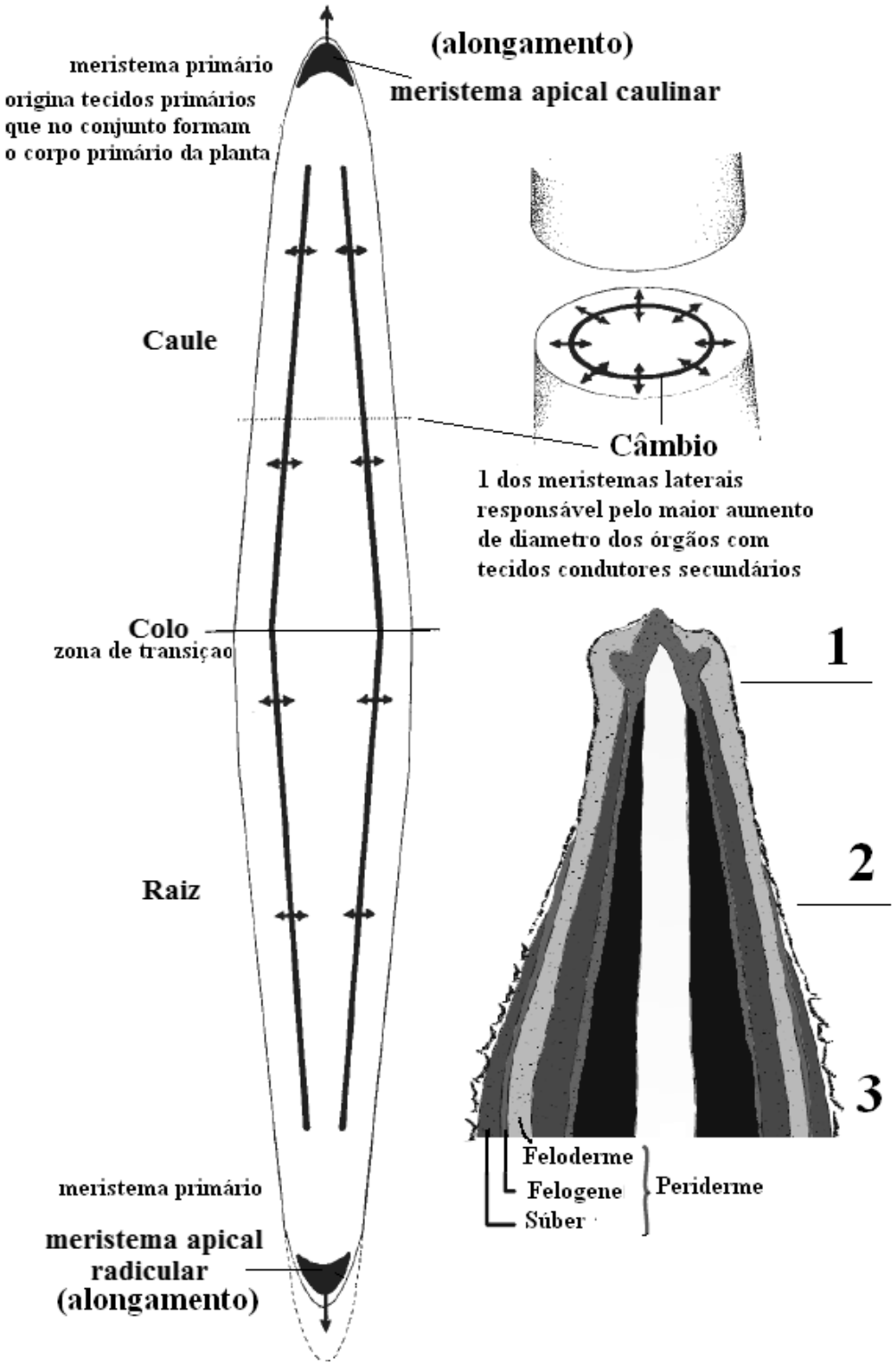



**FIGURA** 51 – Esquema que ilustra a localização dos meristemas e o seu padrão de funcionamento.

1, apenas estão presentes tecidos primários; 2; já se formou um dos meristemas laterais, o câmbio que deu origem a tecidos condutores secundários; 3, já se formou o outro meristema lateral a felogene responsável pela formação da periderme (novos tecidos de protecção). Adap. MACADAM (2009).

Enquanto para o crescimento primário concorrem **meristemas apicais**, no caso do crescimento secundário dois **meristemas laterais** (com disposição paralela à superfície do eixo) estão envolvidos:

- o **câmbio**, responsável pela formação de tecidos vasculares secundários. Normalmente como resultado da sua actividade centrípeta é produzido muito xilema secundário, enquanto em direcção ao exterior é produzido algum floema secundário.
- a **felogene**, responsável pela formação da **periderme**.

A abundante produção de tecidos condutores secundários (em particular xilema) por parte do câmbio leva à necessidade de formação de novos tecidos de protecção já que a epiderme, não conseguindo acompanhar o aumento de diâmetro do órgão, é destruída. Trata-se da periderme que inclui além do próprio meristema que está na sua origem, a felogene:

- um tecido que resulta da actividade centrífuga (em direcção ao exterior) da felogene, o **súber** ou **felema**, constituído por células mortas na maturação, suberizadas, com função de protecção mecânica e impermeabilização;
- um tecido que resulta da actividade centrípeta da felogene, a **feloderme** ou **córtex secundário**, constituído por células parenquimatosas, de reserva.

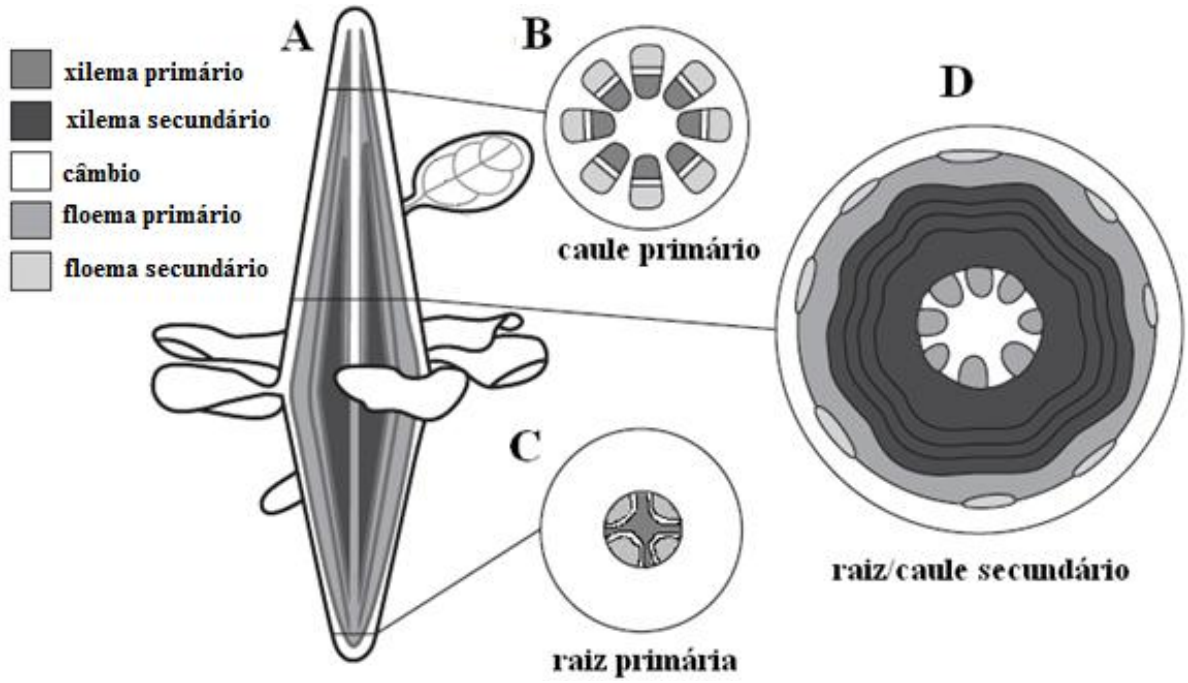



**FIGURA** 52 - Esquema representando o arranjo dos principais tecidos numa eudicotiledónea; (A) corte longitudinal; (B-D) cortes transversais. Adap. MACADAM (2009).

# FASES DE DESENVOLVIMENTO

A maioria das espécies passa por diversas fases de desenvolvimento a seguir à germinação:

## FASE DE PLÂNTULA

O crescimento é normalmente mais acelerado na fase de plântula.
As plântulas são mais sensíveis a factores abióticos adversos além de que a sua mortalidade é também maior por via de uma maior exposição à herbivoria, doenças e pragas. Há por isso, toda a vantagem em que esta fase seja, o mais curta possível, daí as taxas de crescimento geralmente mais elevadas.
Além de factores externos, o tamanho das sementes tende a ser o principal factor que condiciona o ritmo de crescimento das plântulas.

## FASE VEGETATIVA

Os meristemas apicais do caule e da raiz promovem a formação de novos caules folhosos e raízes e o seu alongamento. Os meristemas laterais, nos casos em que se formam, são responsáveis pelo aumento de diâmetro dos eixos.

## FASE REPRODUTORA

O meristema apical caulinar sofre indução floral e deixa de produzir folhas e passa a produzir flores; perde a sua natureza indeterminada e passa a meristema determinado. As flores, originam frutos e estas sementes, fechando-se o ciclo.

## FASE DE SENESCÊNCIA: A MORTE CELULAR PROGRAMADA

A degenerescência e morte de órgãos ou da planta no seu todo é geralmente antecipada e preparada pela própria planta.

O processo através do qual, as células individuais activam um programa de senescência intrínseco é denominado **morte celular programada** e ao contrário das plantas tem sido largamente estudado nos animais. Quem não apreciou já as belas mudanças de cor que precedem a perda de folhas das árvores caducifólias? As folhas mudam de cor porque as alterações no fotoperíodo e as temperaturas baixas, desencadeiam processos de desenvolvimento que levam a senescência foliar. Trata-se de um processo de desenvolvimento controlado pela própria planta já que as folhas estão geneticamente programadas para morrer e sua senescência é desencadeada por factores ambientais e controlada hormonalmente.

As folhas mais velhas frequentemente vão perdendo parte da sua eficiência para desempenhar a fotossíntese. A senescência recupera uma parte significativa dos recursos valiosos que a planta investiu na formação das folhas. Hidratos de carbono, ácidos nucleicos, aminoácidos diversos minerais são, transportados de volta para a planta via floema, para o corpo principal da planta, para poderem ser reutilizados mais tarde TAIZ & ZEIGLER (2002).

O processo mais conhecido de senescência de órgãos vegetais é sem dúvida a abscisão, que abordaremos em detalhe mais adiante quando tratamos da folha. Existem, no entanto, várias outras formas de senescência.

As plantas anuais (e.g., trigo, o milho, feijoeiro) morrem após a produção dos frutos, mesmo que sejam mantidas em condições óptimas de crescimento. A senescência de uma planta monocárpica anual (após produzir, flores, frutos e sementes) é designada **senescência monocárpica**. Outros órgãos senescentes são: a) cotilédones, caules aéreos de plantas vivazes e flores; b) folhas com periodicidade anual (espécies caducifólias); c) folhas de forma gradual e progressiva à medida que vão atingindo uma certa idade (espécies perenifólias); d) frutos na sequência de sobre-amadurecimento; e) células altamente especializadas (e.g., traqueídos, elementos de vaso, elementos crivoso, parênquima lenhoso).

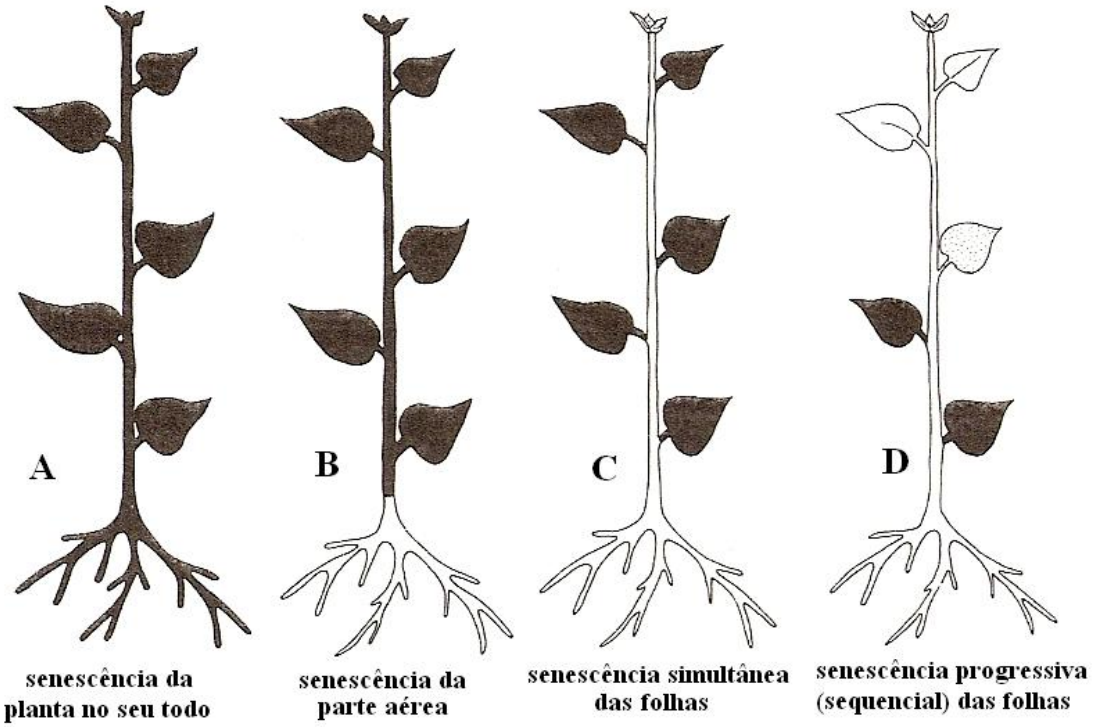



**FIGURA** 53 – Senescência de plantas e folhas: A, espécie anual ou bienal. Na fase final que antecede a senescência da planta na sua totalidade todo o investimento é feito na produção de sementes que se constituem como órgãos de perenização da espécie. A senescência da totalidade da planta ocorre passados vários anos, logo após a primeira produção de frutos e sementes (espécies monocárpicas plurianuais) ou depois de vários ciclos reprodutivos (espécies pluricárpicas plurianuais) B, espécie vivaz, que anualmente tem de renovar a parte aérea; C e D, espécies perenes, caducifólia (C) e perenifólia (D). WAREING (1990)

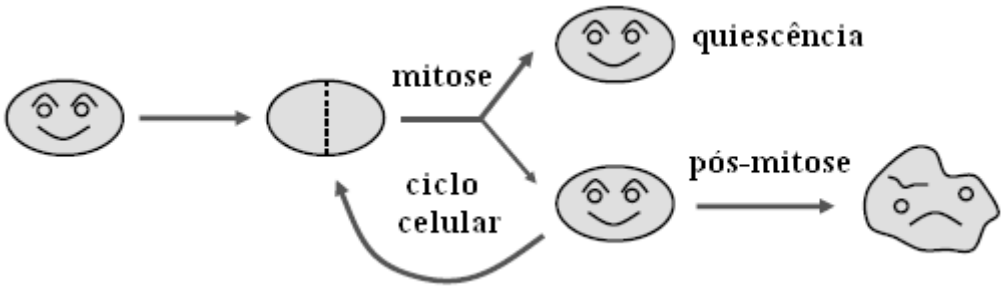



**FIGURA** 54 – Diagrama que ilustra a vida das células nas suas duas principais componentes, mitoses e processos pós-mitose. Quando uma célula após inúmeras divisões deixa de ser capaz de continuar a dividir-se, diz-se que apresenta **senescência mitótica, replicativa ou proliferativa**. A degenerescência de células maduras, diferenciadas, é considerada **senescência pós-mitótica.** Finalmente, se uma célula deixa de se dividir devido a condições climatéricas adversas (como acontece com os meristemas apicais e laterais das árvores desenvolvendo-se em climas frios, no inverno) mas retoma a actividade de divisão assim que as condições se tornam de novo favoráveis, diz-se que apresenta **quiescência**. GAN (2007)

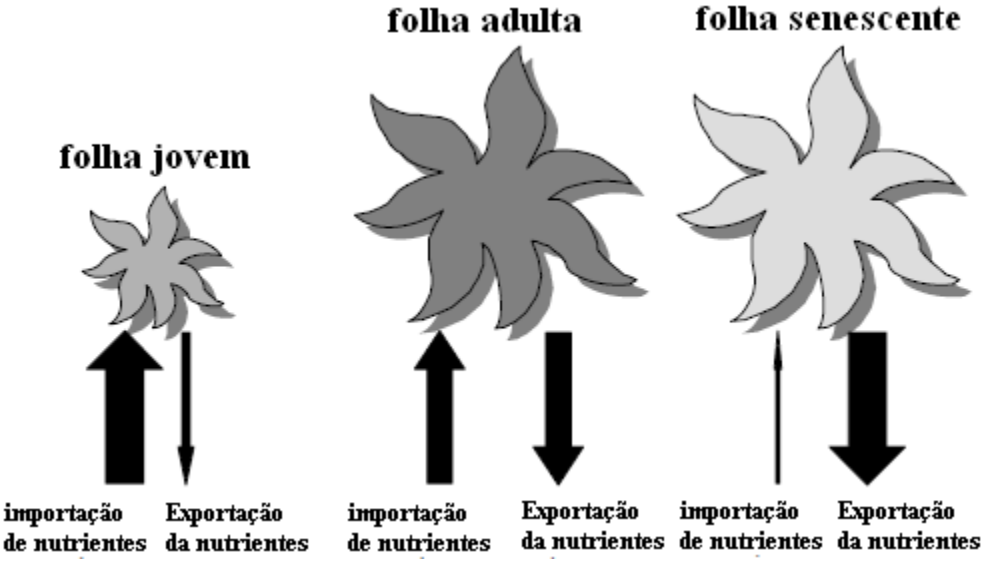



**FIGURA** 55 – Diagrama que ilustra a reciclagem de nutrientes que deriva da senescência. Nas folhas jovens as importações de nutrientes superam claramente as exportações o que é o inverso do que se passa nas folhas senescentes. A senescência recupera uma parte significativa dos nutrientes que a planta investiu na formação das folhas. Hidratos de carbono, ácidos nucleicos, aminoácidos diversos minerais são, transportados de volta para a planta via floema, para o corpo principal da planta, para serem reutilizados mais tarde. GAN (2007)

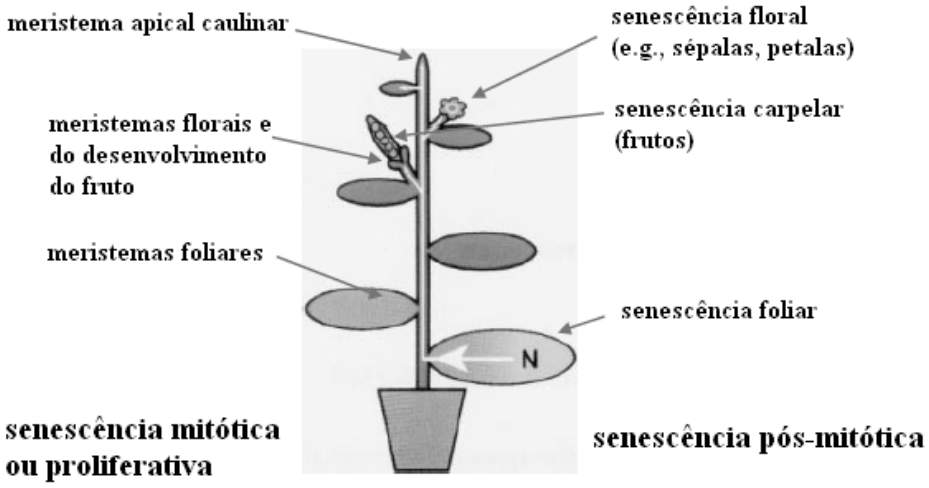



**FIGURA** 56 – Diagrama que ilustra as várias formas de que se reveste a **senescência mitótica, replicativa ou proliferativa** e a **senescência pós-mitótica.**. GAN (2007)

A senescência é caracterizada por uma serie ordenada de eventos bioquímicos, citológicos e anatómicos. Por ser codificada geneticamente, ela segue um curso previsível de eventos celulares. O cloroplasto é o primeiro organito celular a deteriorar-se no início da senescência foliar.

Na senescência a nível celular o caso mais paradigmático diz respeito aos elementos traqueais cuja diferenciação conduz à sua morte na maturação. E é só quando estes elementos se encontram mortos e totalmente desprovidos de conteúdo que desempenham eficazmente a sua função de transporte, apoplástico (entre elementos não vivos).

Uma função importante da morte celular programada pode ser a protecção contra organismos patogénicos. As células vegetais, no sítio da infecção, podem acumular concentrações demasiado elevadas de compostos fenólicos e morrerem formando uma lesão necrótica que isola e impede a expansão da infecção para os tecidos vizinhos saudáveis. O agente patogénico é isolado num ambiente tóxico e esgotado nutricionalmente. Esta morte celular rápida e localizada devido ao ataque de agentes patogénicos é denominada **resposta de hipersensibilidade** TAIZ & ZEIGLER (2002).

## COMO PODEM AS PLANTAS VIVER 5000 ANOS?

Como todos os organismos vivos as plantas, mesmo as lenhosas, estão sujeitas a um processo de envelhecimento que conduz inexoravelmente à sua morte. As células do floema normalmente não vivem mais do que dois a três anos; as do xilema conseguem manter-se funcionais por algumas décadas e no entanto algumas árvores mantêm-se vivas por mais de 5 000 anos (e.g. *Pinus longaeva*, no deserto alpino do Nevada a 4000 de altitude). Como é que tal é possível? Entre outros, há três requisitos que têm que ser preenchidos para atingir idades muito avançadas (SCHWEINGRUBER *et al.*, 2006):

1) Apresentar meristemas apicais e sobretudo um câmbio vascular que continue activo, ou seja, com capacidade funcional, apesar de algumas das suas células eventualmente morrerem.
2) A manutenção de um balanço de carbono positivo. A relação entre a assimilação, levada a cabo pelas folhas, e a respiração que tem lugar essencialmente nos caules e raízes (mas também nas folhas) deve prevalecer em favor da assimilação. Para atingir este objectivo é muito importante a morte de tecidos internos do caule e raiz, ou seja a formação de cerne. Em *Pinus longaeva*, grande parte do anel cambial morre por forma a ajustar o balanço entre assimilação e respiração. Apenas estreitos sectores do câmbio permanecem vivos e activos. Na realidade a grande maioria do corpo de uma árvore idosa está morta e nalguns casos apenas uma parte dos tecidos externos se mantém viva.
3) A prevenção da decomposição dos tecidos mortos através da sua impregnação com substâncias tóxicas para os fungos e outros microrganismos.

# 1.7. PLANTAS, ANATOMIA E INIMIGOS NATURAIS

## INTRODUÇÃO

No meio natural as plantas enfrentam um grande número de inimigos potenciais: bactérias, vírus, fungos, nemátodos, ácaros, insectos e animais herbívoros.

É habitual considerarem-se as defesas das plantas contra herbívoros e microrganismos como sendo de dois tipos:

- **defesas constitutivas**, que já estão presentes na planta independentemente da presença ou não de agentes patogénicos ou herbívoros.
- **defesas induzidas**, que são produzidas ou translocadas somente numa situação de stress, depois das plantas serem atacadas pelos herbívoros ou microrganismos. Têm sido objecto de um número considerável de estudos recentes. Alguns investigadores constataram que ocorre um substancial aumento de inibidores de proteínas em folhas do tomateiro, quando estavam a ser atacadas por besouros. Quarenta e oito horas após terem ocorrido danos severos sobre as folhas, os inibidores de proteínas alcançaram cerca de 2% do total das proteínas solúveis nas folhas. E, outros investigadores mencionam as chamadas "**árvores falantes**"; o caso de algumas plantas com galhos danificados por herbívoros e que são capazes de produzirem substâncias que, uma vez libertadas no ar, induzem defesas em outros indivíduos localizados na sua vizinhança (TAIZ & ZEIGLER (2002).

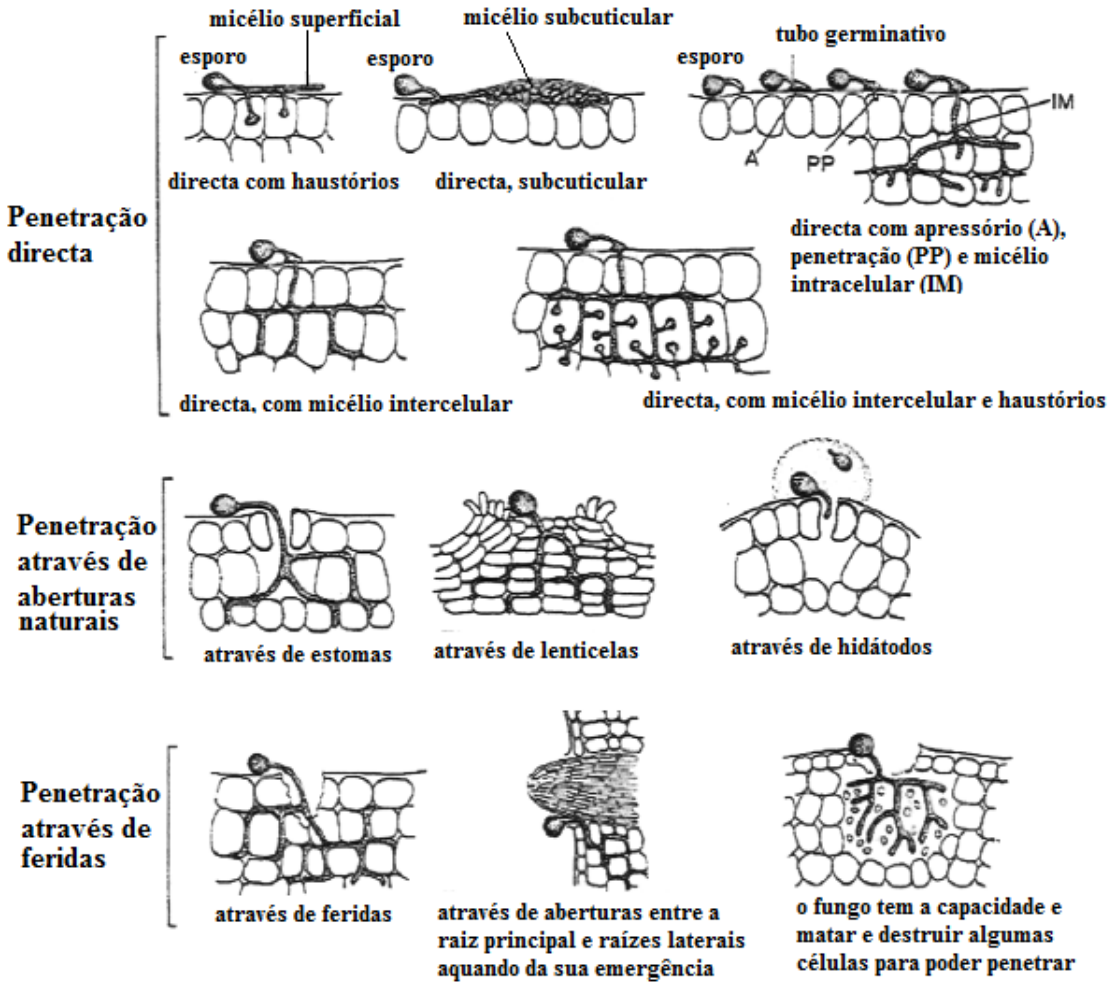



**FIGURA** 57 - Representação esquemática que ilustra os vários métodos de penetração e invasão do mesófilo foliar pelos fungos. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

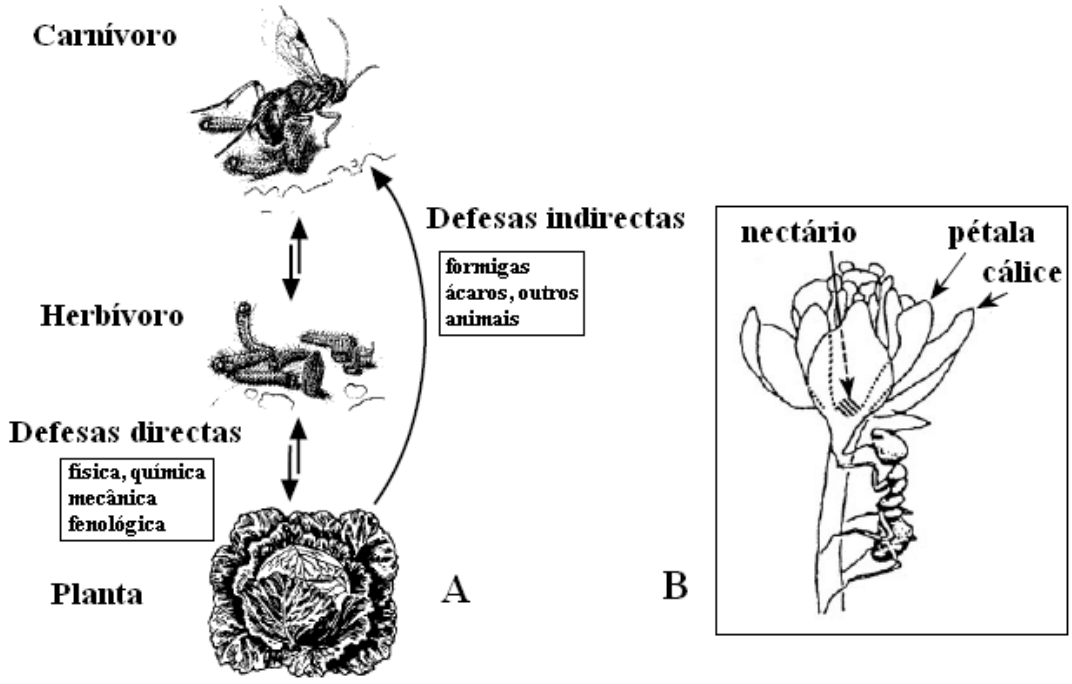



**FIGURA** 58 - A, representação esquemática que ilustra os tipos de defesa das plantas face aos herbívoros; B, a formiga *Lasius niger*, recolhe o néctar de uma flor de *Rorippa indica*, tendo sido possível demonstrar que a presença destas formigas reduz significativamente a herbivoria. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

# DEFESAS MECÂNICAS/MORFOLÓGICAS

Essas defesas constam de obstáculos para a inserção de aparelho bucal, para a realização de oviposição ou para a simples fixação e permanência do herbívoro. Exemplos de adaptações estruturais são:

- o enrijecimento de tecidos; sobre acumulação de lenhina normalmente na forma de uma maior produção de fibras). Essa estratégia é considerada geralmente bastante eficaz mas não é compatível com órgãos jovens, em expansão, uma vez que isso prejudicaria o seu desenvolvimento. A redução da digestibilidade é considerada uma defesa quantitativa, metabolicamente "cara", pois exige grandes investimentos energéticos por parte da planta, mas eficiente para os herbívoros em geral.
Folhas com um mesófilo mais rico em fibras, ou seja com um maior desenvolvimento de esclerênquima, além de uma hipoderme com células de parede espessada (lenhificadas) apresentam maior dureza, menor palatabilidade e digestibilidade e tornam-se menos interessantes para os herbívoros.

**FIGURA** 59 - Folha cerosa, coriácea e espinhosa nas margens, do azevinho, *Ilex aquifolium*. Nem todos os herbívoros têm capacidade para utilizá-la na sua dieta alimentar.

- desenvolvimento de tricomas, pêlos, espinhos que representam obstáculos físicos para o estabelecimento de herbívoros. Alguns tricomas desenvolvem grossas paredes secundárias, algumas vezes impregnadas com sílica e carbonato de cálcio, funcionando como espinhos. Alguns tricomas, além de representarem obstáculos físicos, podem estar associados a defesas químicas (*e.g.*, pêlos urticantes). Os espinhos (caules modificados) apoiam igualmente a redução da herbivoria. Geralmente o seu impacto é maior em herbívoros de grande porte.
Uma elevada densidade de tricomas pode interferir na continuidade do filme de água sobre a superfície da planta, dificultando a germinação dos esporos, a multiplicação de bactérias, a oviposição de insectos adultos, a nutrição e a mobilidade de larvas.
Tricomas em forma de gancho ou anzol podem contribuir como resistência aos insectos nocivos. Estes podem ficar aprisionados e ao tentarem libertar-se terminam por enroscar-se noutros pêlos, e, normalmente perecem devido à desidratação. Exsudados de tricomas glandulares podem matar microrganismos ou insectos por envenenamento, ou repeli-los ou simplesmente aprisioná-los, tratando-se de mucilagens ou gomas.

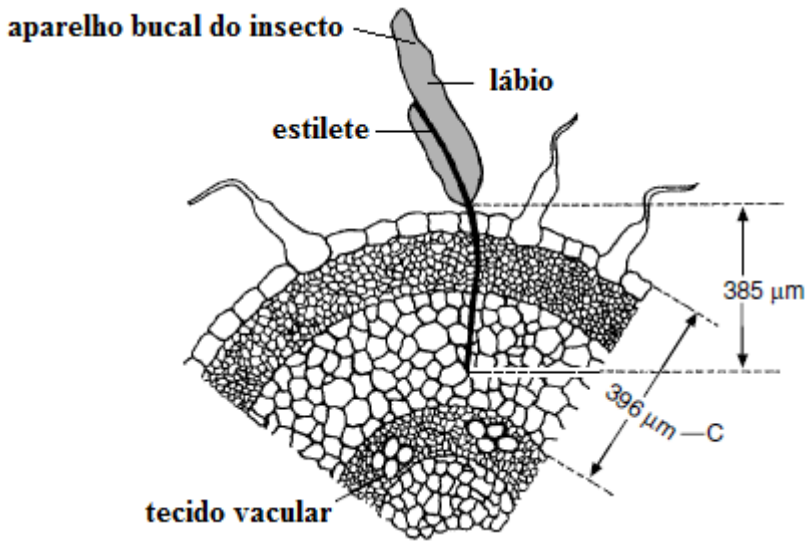



**FIGURA** 60 - Corte transversal do caule de *Lycopersicon hirsutum*. Um dos exemplos de resistência aos insectos devido a características anatómicas diz respeito ao desenvolvimento de um córtex mais espesso fazendo com que o aparelho bucal dos afídeos não consiga atingir o cilindro vascular. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

As ceras epicuticulares podem proporcionar maior resistência a agentes patogénicos que dependem da água para germinação ou multiplicação, pois às vezes, impedem a formação de um filme de água contínuo sobre a superfície foliar.
A deposição de ceras pode conferir às folhas uma estrutura mais rígida, tornando-as mais difíceis de digerir, além de fechar possíveis portas de entradas para microrganismos. Algumas plantas, produzem resinas.
A presença de cristais diversos em particular, as ráfides (cristais aciculares) que se formam por deposição de oxalato de cálcio ou de carbonato de cálcio no protoplasma de células especializadas, idioblastos, é muito importante contra a herbivoria, pelas suas propriedades altamente irritantes. Estes cristais podem formar-se quer no mesófilo, quer na epiderme e infligem micro-lesões nas mucosas ou na pele dos animais que esmaguem ou ingiram a planta.

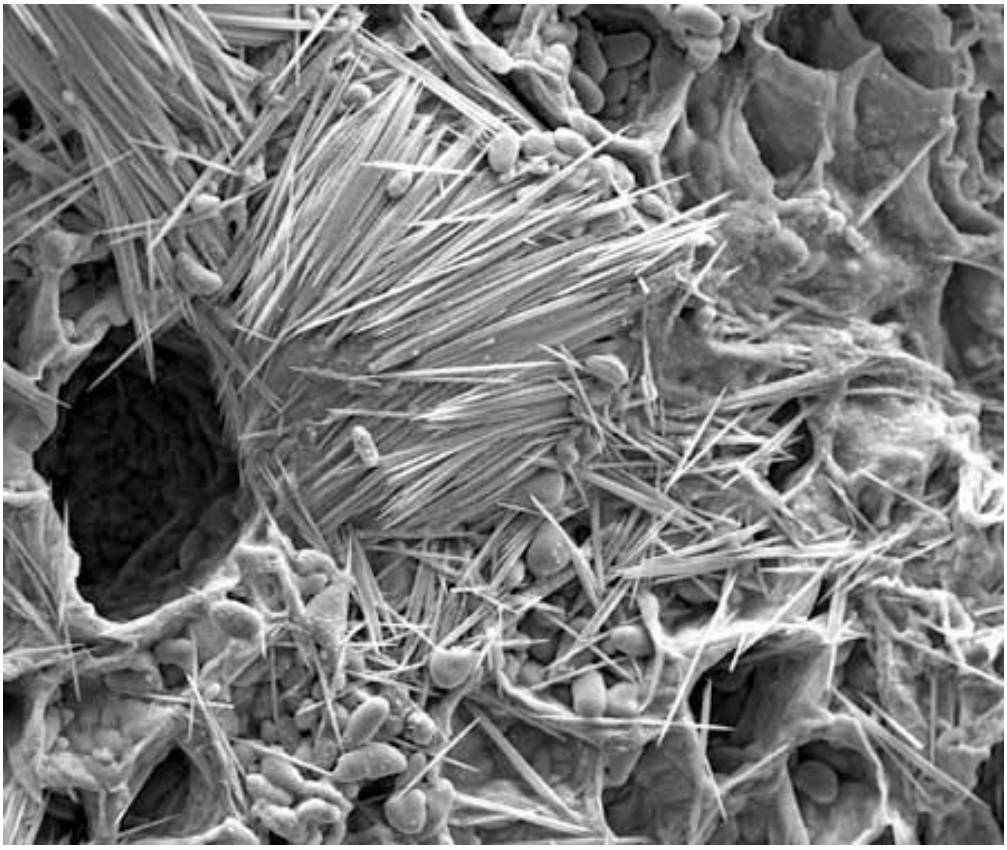


**FIGURA** 61 - Corte transversal da folha de *Cryptocoryne usteriana*, observando-se um grupo compacto de cristais em forma de agulha (ráfides) altamente desincentivadores da herbivoria. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

Muitas espécies africanas do género *Acacia*, apresentam-se densamente cobertas de espinhos sobretudo na região externa da copa o que a torna menos interessante para as girafas. Os indivíduos jovens, teoricamente mais vulneráveis devido à sua menor estatura, possuem maior quantidade de espinhos, que se vão reduzindo gradualmente com a idade das plantas (SCHOONHOVEN *et al.*, 2005).

As folhas das espécies do género *Ilex* (azevinhos), são coriáceas e além disso muito lisas e escorregadias, tornando a alimentação difícil.

Algumas angiospérmicas, caso das plantas carnívoras, produzem nas suas folhas, substâncias viscosas, mucilagens, que aprisionam os insectos que passam a constituir a sua principal fonte de nutrientes.

## DEFESAS FENOLÓGICAS

Algumas plantas evitam a herbivoria, particularmente sobre folhas jovens, pela produção de tecidos em períodos menos favoráveis aos inimigos. Outras, optam por uma mais rápida expansão foliar reduzindo o período de tempo em que as folhas estão mais susceptíveis a danos.

Nalgumas espécies o desenvolvimento de cloroplastos é retardado para depois das folhas terem completado a sua expansão foliar e se apresentarem enrijecidas, encontrando-se por isso, melhor protegidas dos herbívoros

# DEFESA ECOLÓGICA. ATRACÇÃO DE INIMIGOS NATURAIS

As plantas atraem os inimigos naturais dos herbívoros libertando substâncias químicas que funcionam como sinalizadores ao serem atacadas, ou formando estruturas que favorecem determinados organismos, como nectários extraflorais e domácias.

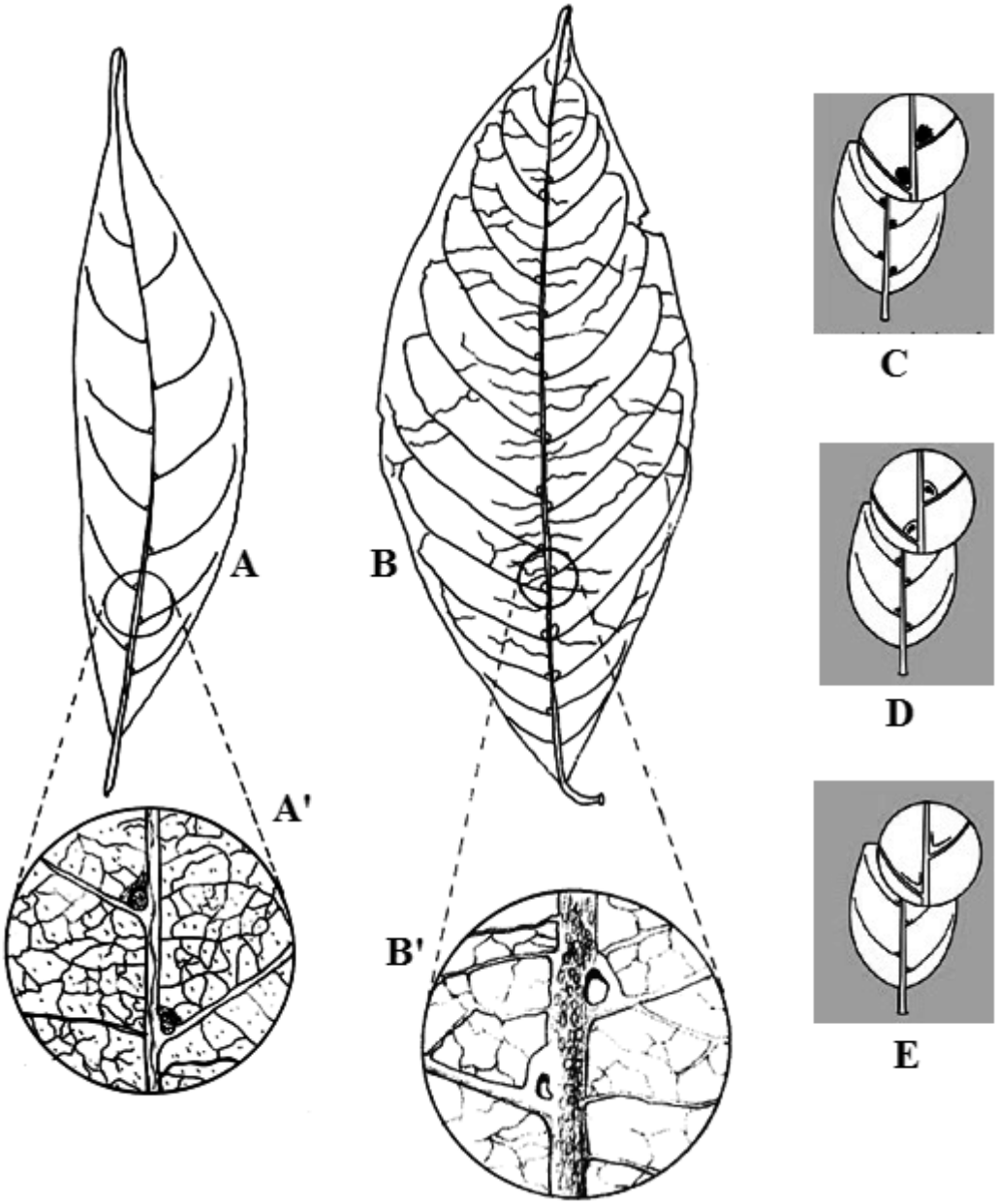



**FIGURA** 62 - A-A', Representação da página inferior de *Coussarea nodosa* e pormenor das domácias constituídas por tufos de pêlos nas junções da nervura principal com as nervuras secundárias; B-B', Representação da página inferior de *Coussarea meridionalis* e pormenor das domácias constituídas por pequenas cavidades nas junções da nervura principal com as nervuras secundárias C-E, representação de três tipos de domácias; C) tufos de pêlos; D) pequenas cavidades; E) pequenas bolsas. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

As domácias são estruturas foliares que se localizam nas junções da nervura principal com as nervuras secundárias, na página inferior das folhas. Ocorrem sobretudo em eudicotiledóneas e podem ser de três tipos; a) tufos de pêlos; b) pequenas cavidades (com ou sem pêlos); c) pequenas bolsas.
O termo domácia também tem sido aplicado a outros tipos de cavidades presentes nalgumas plantas e que são utilizadas por formigas como local de nidificação. Tais estruturas são consideravelmente maiores do que aquelas

habitadas por ácaros e ocorrem noutras partes da planta, como seja, o caule. Quando se trata da associação entre ácaros e pequenos locais de abrigo, o termo refere-se geralmente apenas a domácias foliares.
A presença de domácias nas plantas favorece a permanência de ácaros (predadores e fungívoros) nas suas folhas, porque lhes proporcionar um local seguro para reprodução (oviposição) e protecção contra predadores. As plantas têm como beneficio uma redução dos ataques de herbívoros e microrganismos. Trata-se assim de uma associação mutualística entre a planta e os ácaros que procuram abrigo nas domácias.

A manutenção de domácias pelas plantas, ao longo do processo evolutivo, reforça a existência de mutualismo entre plantas e ácaros predadores, em que os ácaros tiram beneficio alimentar e abrigo proporcionados por essas estruturas, ao passo que as plantas, ao contribuírem para a manutenção e proliferação dos ácaros, beneficiam da defesa proporcionada por esses organismos – redução de doenças e dos níveis de herbivoria.

As domácias não apresentam qualquer função fisiológica conhecida.

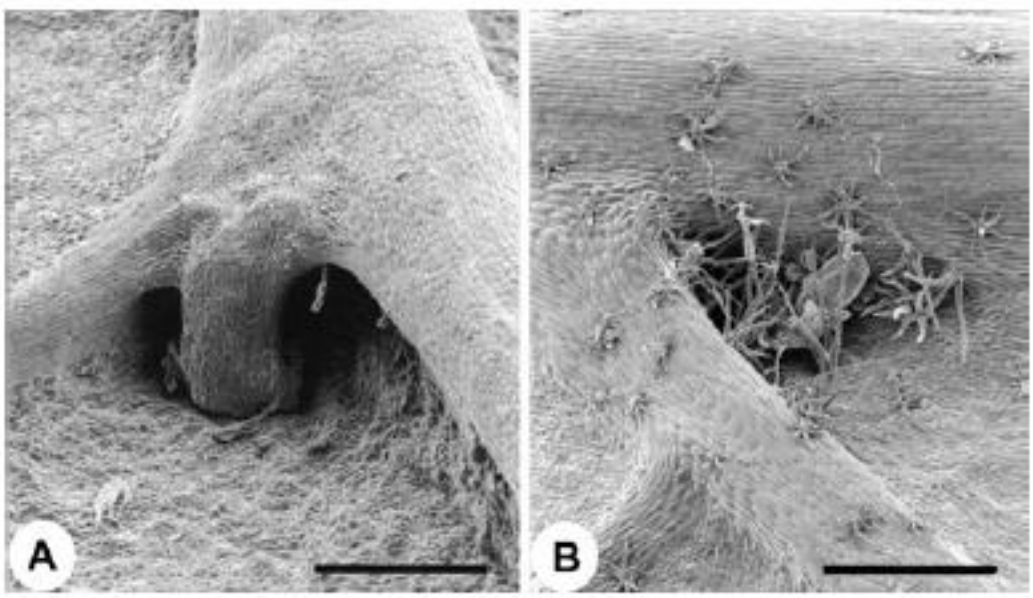



**FIGURA** 63 - Aspecto externo de domácias em folhas de *Acer tegmentosum* (A) e *Styrax japonica* (B). SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

A interacção entre acácias e formigas, mirmecocoria, é considerada um exemplo clássico de co-evolução e é uma boa ilustração da manutenção de inimigos naturais como forma de defesa. As acácias oferecem abrigo às formigas e estas em troca protegem-nas da herbivoria, ajudam à dispersão das suas sementes e, colaboram na polinização das suas flores.

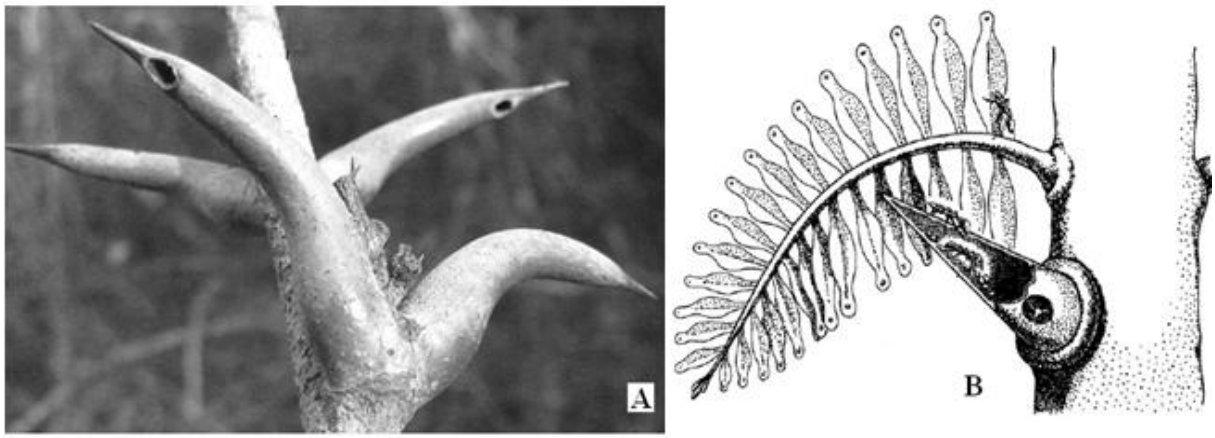



**FIGURA** 64 - *Acacia collinsii*: A, aspecto externo das estípulas transformadas em espinhos ocos que fornecem abrigo às formigas e nódulos ricos em glicogénio para a sua alimentação. Como contrapartida as formigas protegem a planta contra herbívoros; B, pormenor de um dos espinhos em corte longitudinal. Adap. GARTNER (1995).

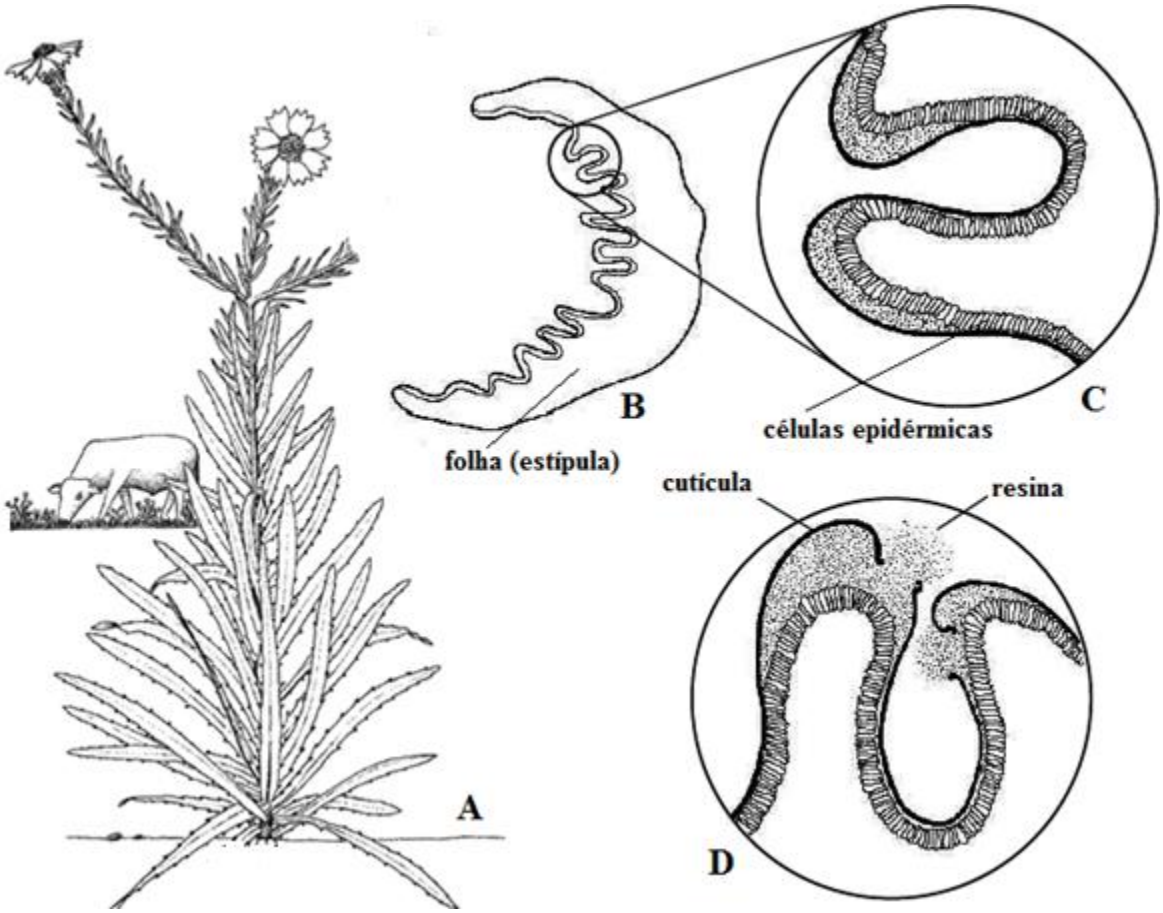



**FIGURA** 65 - A, aspecto geral de *Holocarpha macradenia*, uma das raras espécies anuais com tecidos secretores de resinas, importante infestante das pastagens na Califórnia e que é totalmente evitada pelo gado assim como por insectos e outros herbívoros; B-D, cortes transversais de uma folha de *Populus pyramidalis*; B, aspecto geral; C, pormenor das células epidérmicas especializadas na produção e libertação de resinas; D, ruptura da cutícula e libertação da resina que é fica a recobrir parcialmente s folhas constituindo um importante repelente de herbívoros. Adap. LANGENHEIM (2003).

As grandes estípulas transformadas em espinhos de *Acacia collinsii* são ocas e fornecem abrigo às formigas, que em troca, protegem a planta contra herbívoros. Os espinhos produzem ainda corpos ricos em lípidos e proteínas nas extremidades das folhas jovens e que são apreciados pelas formigas na sua alimentação.

Algumas plantas vasculares possuem **microrganismos endófitos**, que vivem no interior das plantas e as protegem de herbívoros e agentes patogénicos. É o caso, por exemplo, de alguns fungos que vivem no interior de certas gramíneas e produzem alcalóides protectores.

# 1.7.1. TECIDOS SECRETORES E DEFESAS QUÍMICAS

As defesas químicas, como seja a produção de toxinas, são consideradas qualitativas, e metabolicamente mais "baratas" que outros tipos de defesa.

As defesas químicas podem excepcionalmente ser superadas por herbívoros especialistas, por via de desintoxicação.

Três compostos lipídicos muito importantes, cutina, suberina e ceras, conferem protecção à parte aérea das plantas auxiliando a impedir a entrada de fungos, bactérias e vírus patogénicos. A cutina é encontrada na epiderme sendo o principal constituinte da cutícula, a suberina está presente no súber dos órgãos com crescimento secundário lenhosos e nos ferimentos cicatrizados, enquanto as ceras podem ocorrer associadas tanto à cutina como à suberina.

Muitos fungos e bactérias penetram directamente através da superfície da planta por meios mecânicos ou pelas entradas naturais (estomas). Outros produzem cutinase, uma enzima que hidrolisa a cutina, facilitando, a entrada no corpo da planta.

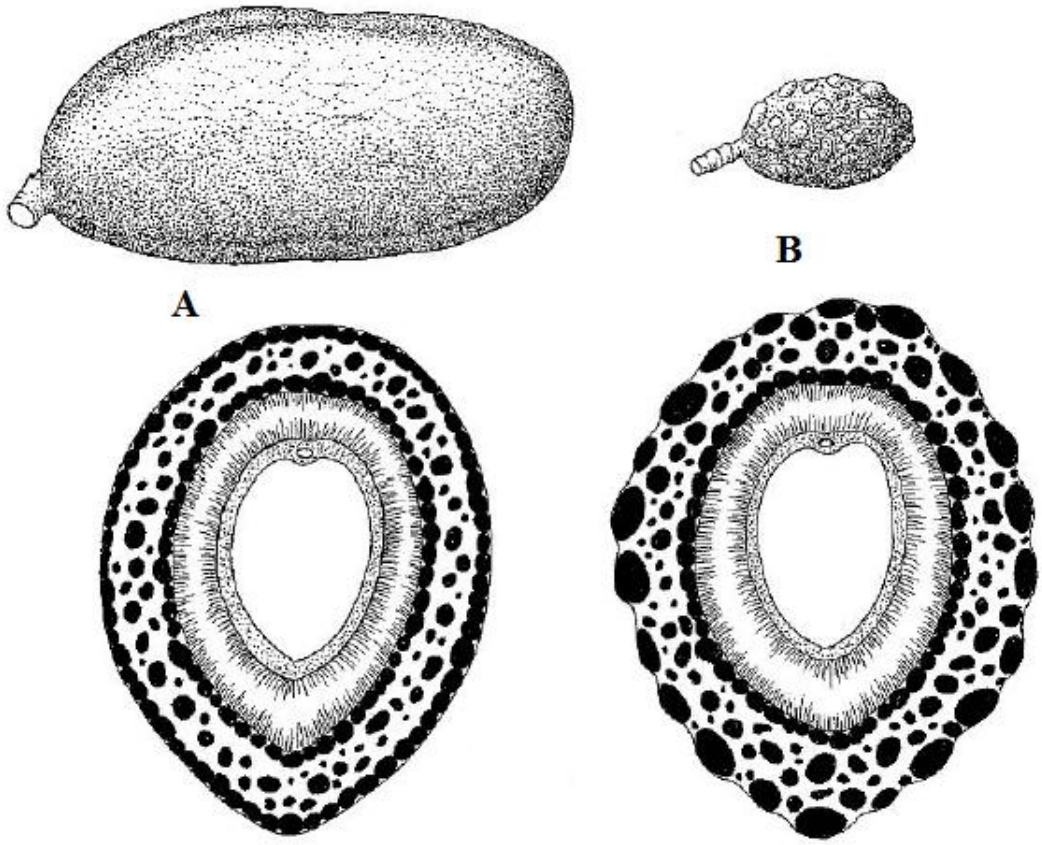



**FIGURA** 66 – Aspecto externo e corte transversal de frutos (vagens) de *Hymenaea courbaril* (A) e *Hymenaea verrucosa* (B). O pericarpo revela a presença de imensas bolsas resiníferas cuja presença desencoraja o consumo dos frutos pelos herbívoros podendo a maturação das sementes prosseguir com sucesso. LANGENHEIM (2003).

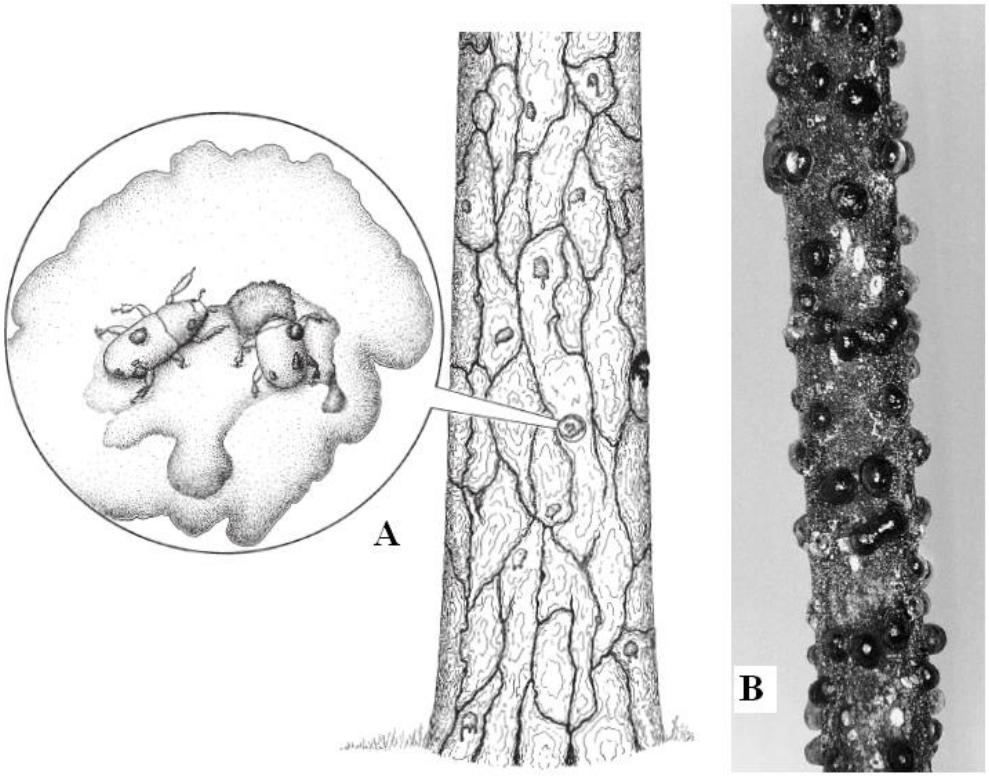



**FIGURA** 67 – A, aspecto externo do ritidoma de *Pinus ponderosa* responsável pela exsudação de resinas que repelem os insectos. À esquerda, pormenor de uma das bolsas de resina excretada com alguns insectos aprisionados; B, pormenor de um pêlo secretor de *Betula pendula*, repleto de inúmeras gotículas de resina. LANGENHEIM (2003).

Os vegetais produzem uma grande variedade de compostos orgânicos que parecem não ter função directa no seu crescimento e desenvolvimento, os metabolitos secundários. Eles diferem dos metabolitos primários (aminoácidos, nucleotidos, açúcares e lípidos) por apresentarem uma distribuição geralmente bastante restrita (uma espécie vegetal ou um grupo de espécies relacionadas) enquanto os metabolitos primários são encontrados em todo o reino vegetal.

Durante muitos anos, a importância adaptativa da maioria dos metabolitos secundários vegetais permaneceu desconhecida, sendo estes considerados como meros resíduos ou produtos de excreção, em relação aos quais as plantas queriam ver-se livres. Só mais recentemente as suas funções ecológicas foram postas em evidência:

- protegem as plantas contra os herbívoros e contra microrganismos patogénicos.
- podem ser importantes agentes alelopáticos na competição entre plantas.
- podem ajudar a atrair animais polinizadores e dispersores de diásporos,.

E, como adquiriram as plantas tais defesas? Acredita-se actualmente que as defesas vegetais são produto da evolução, ou seja da selecção natural e mutações herdadas.

Os metabolitos secundários pertencem a três grupos de compostos químicos distintos:

# A) TERPENOS

Certos terpenos são metabolitos primários desempenhando importantes funções no crescimento e no desenvolvimento vegetal (e.g., giberelinas, carotenóides, ácido abcísico).

A grande maioria dos terpenos produzidos pelos vegetais é resultante do metabolismo secundário, e estão relacionados com a defesa vegetal.

Os terpenos, denominados piretróides encontrados em folhas e flores de espécies de *Chrysanthemum*, apresentam grande actividade como insecticida. Os piretróides natural e sintéticos são ingredientes populares nos insecticidas **comerciais** devido a sua baixa persistência no ambiente e á sua pequena toxicidade para os mamíferos Em muitas gimnospérmicas, os monoterpenos são acumulados nos tecidos secretores de resinas, encontrados nas folhas, nos ramos e nos troncos. Esses compostos são tóxicos para um grande número de insectos, incluindo os pertencentes ao género *Ips*, importante praga das coníferas. Várias coníferas respondem à infestação de insectos produzindo quantidades adicionais de terpenos (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

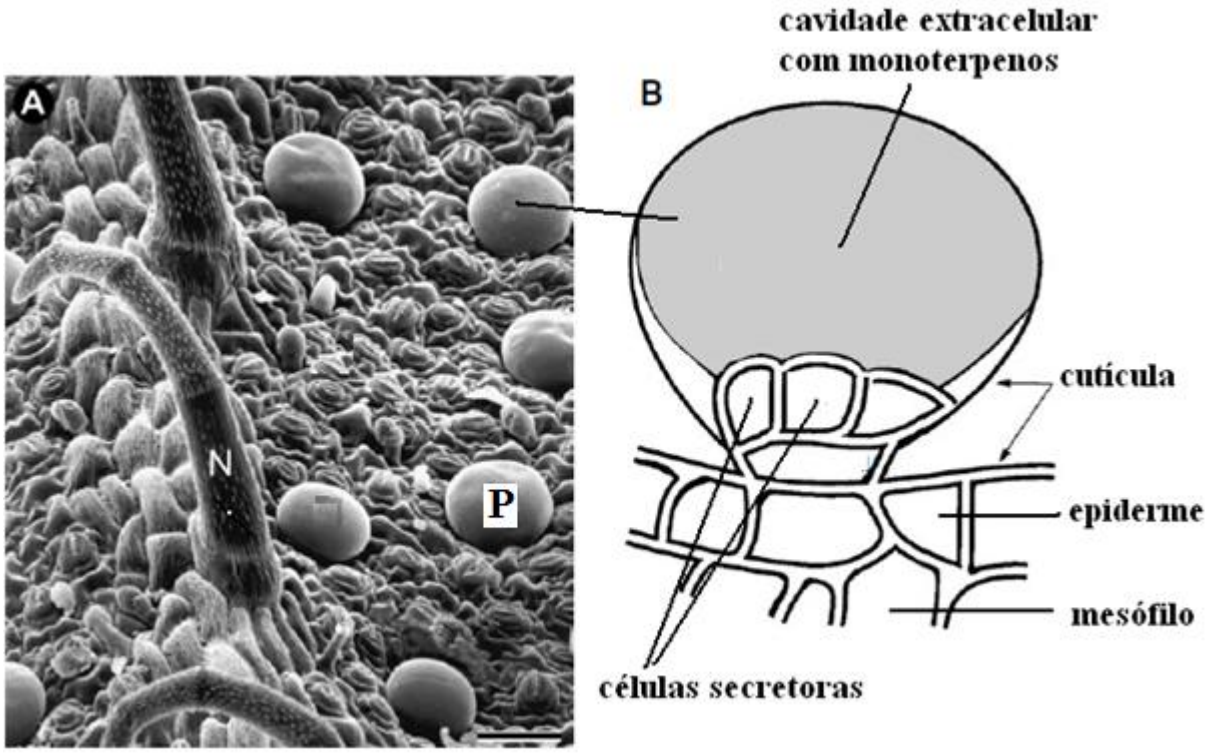



**FIGURA** 68 – A, página abaxial de uma folha de *Mentha piperita*, observando-se tricomas não secretores (N) e tricomas secretores de monoterpenos (P); B, pormenor de um dos tricomas secretores em corte longitudinal, em que se podem observar na sua base as células secretoras e na extremidade a cavidade extra-celular onde são mantidos os monoterpenos como forma de contrariar a herbivoria. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

Muitos vegetais apresentam tecidos secretores de terpenos voláteis, óleos essenciais, os quais conferem aroma característico às suas folhas. Estes compostos voláteis apresentam reconhecidas propriedades como repelentes de insectos, sendo frequentemente encontrados em tricomas glandulares epidérmicos e agem como advertência sobre a toxicidade do vegetal, repelindo potenciais herbívoros. Nos tricomas glandulares, os terpenos são geralmente armazenados num espaço extra-celular modificado da parede celular. Estes óleos essenciais podem ser extraídos por destilação, sendo muito importantes economicamente na indústria de perfumes.

Pesquisas recentes revelaram um aspecto interessante na função protectora dos terpenos voláteis. Em milho, algodão e outras espécies, certos terpenos são produzidos e libertados somente após o insecto ter iniciado a ingestão da planta. Tais substâncias repelem herbívoros ovipositores e atraem inimigos naturais, incluindo insectos predadores e parasitas, que matam os insectos herbívoros e, assim, minimizam danos adicionais. Os terpenos voláteis não só agem directamente na protecção, como também propiciam que os vegetais que os produzem obtenham auxílio de outros organismos para sua defesa. A capacidade das plantas em atrair inimigos naturais de insectos herbívoros surge como uma nova alternativa ecológica para o controlo de pragas TAIZ & ZEIGLER (2002).

Os tecidos secretores de algumas espécies produzem terpenos não voláteis que são importantes repelentes de herbívoros (e.g., fitoecdisonas, produzidas por *Polypodium vulgare).*

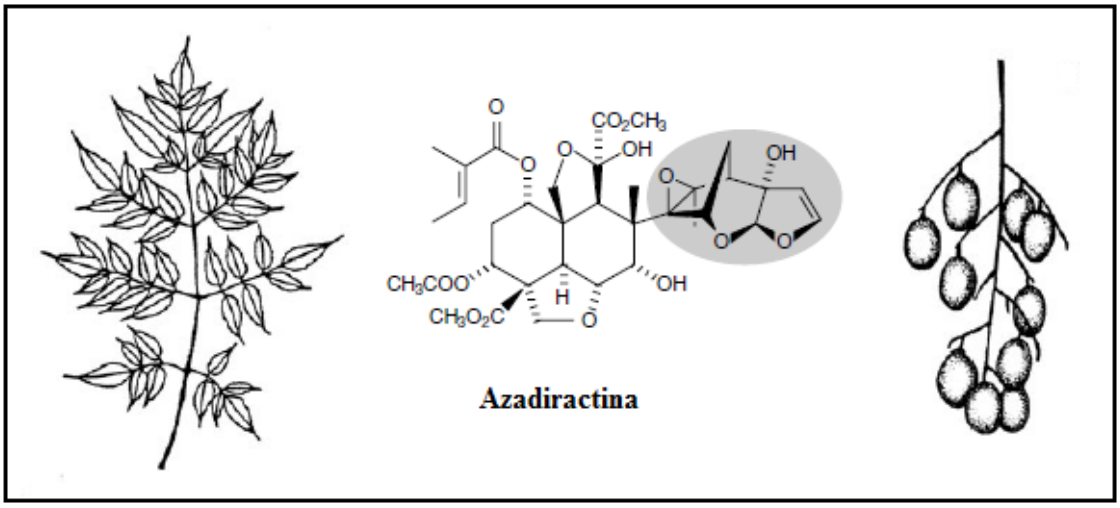



**FIGURA** 69 – Tanto as folhas recompostas como os frutos de *Azadirachta indica*, produzem um potente inibidor do desenvolvimento dos insectos, a azadiractina, do grupo químico dos limonóides (terpenos) que protege a planta da herbivoria. Os extractos desta planta produzem um insecticida com grande valor comercial em agricultura biológica. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

# B) COMPOSTOS FENÓLICOS

Os fenóis vegetais constituem um grupo quimicamente muito heterogéneo (cerca de 10.000 compostos) e apresentam uma grande variedade de funções TAIZ & ZEIGLER (2002):

a) **defesa contra herbívoros e microrganismos por via da toxicidade**;

Alguns compostos fenólicos só se tornam tóxicos depois de activados pela luz, caso das furanocumarinas fototóxicas, especialmente abundantes nas umbelíferas (e.g., aipo, salsa).

Os isoflavonóides são encontrados principalmente em leguminosas e apresentam actividade biológica diversificada. Alguns, como os rotenóides, apresentam potente acção insecticida; outros apresentam actividade anti-estrogénica. Nos últimos anos, os isoflavonóides têm-se tornado conhecidos pela sua acção como ***fito-alexinas***, compostos anti-microbianos sintetizados em resposta à infecção por fungos ou bactérias, que podem limitar a propagação do microrganismo invasor.

Os **taninos** funcionam como toxinas que reduzem significativamente o crescimento e a sobrevivência de muitos herbívoros, quando adicionados às suas dietas. Actuam igualmente como repelentes alimentares para uma grande variedade de animais que evitam plantas, ou partes delas, que apresentem altos níveis de taninos. Frutos imaturos, por exemplo, apresentam altos níveis de taninos, concentrados nas camadas mais externas do pericarpo. Os taninos podem inactivar enzimas digestivas e criar complexos de taninos e proteínas vegetais difíceis de digerir.

Os taninos vegetais também servem como defesa ao ataque de microrganismos. Por exemplo, o cerne de muitas árvores contém altas concentrações de taninos, os quais auxiliam na prevenção da decomposição por fungos e bactérias.

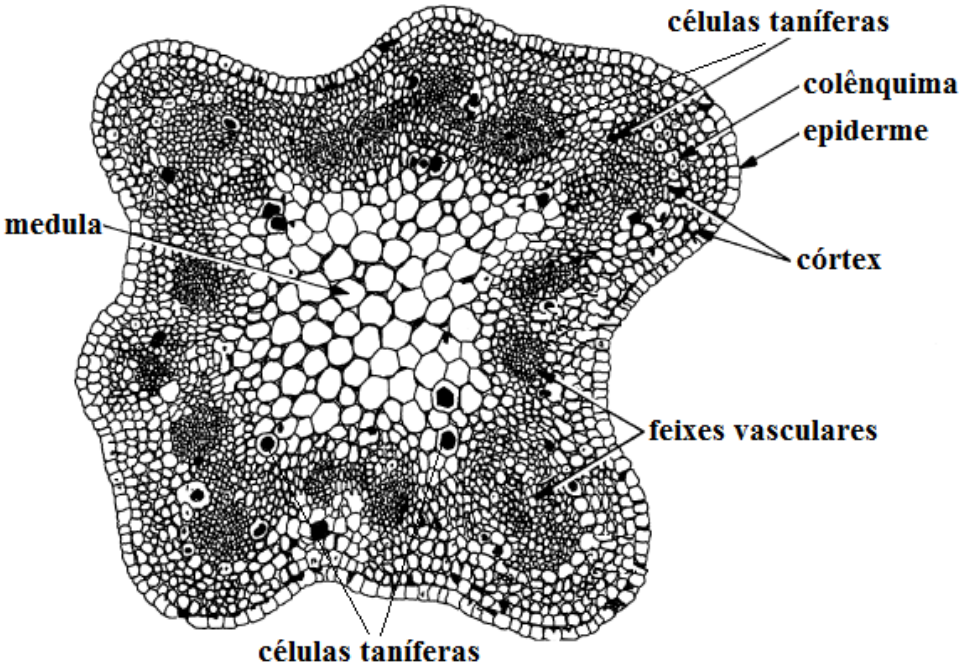



**FIGURA** 70 – Corte transversal do caule de *Lotus corniculatus*, sendo de destacar a presença de células taníferas. CUTLER & BOTHA (2008)

a) **suporte mecânico (lenhina) e diminuição da digestibilidade**;
A lenhina é uma macromolécula fenólica altamente complexa. É o componente essencial do xilema, assim como do estereoma, e a capacidade de produzir lenhina deve ter sido uma das adaptações mais importantes, que permitiu que as plantas colonizassem o ambiente terrestre. Menos conhecidos e discutidos são as funções protectoras ligadas à presença de lenhina. A sua difícil digestibilidade desincentiva o seu consumo pelos herbívoros e dada a sua capacidade de ligação à celulose e às proteínas, a lenhina também reduz a digestibilidade desses compostos.

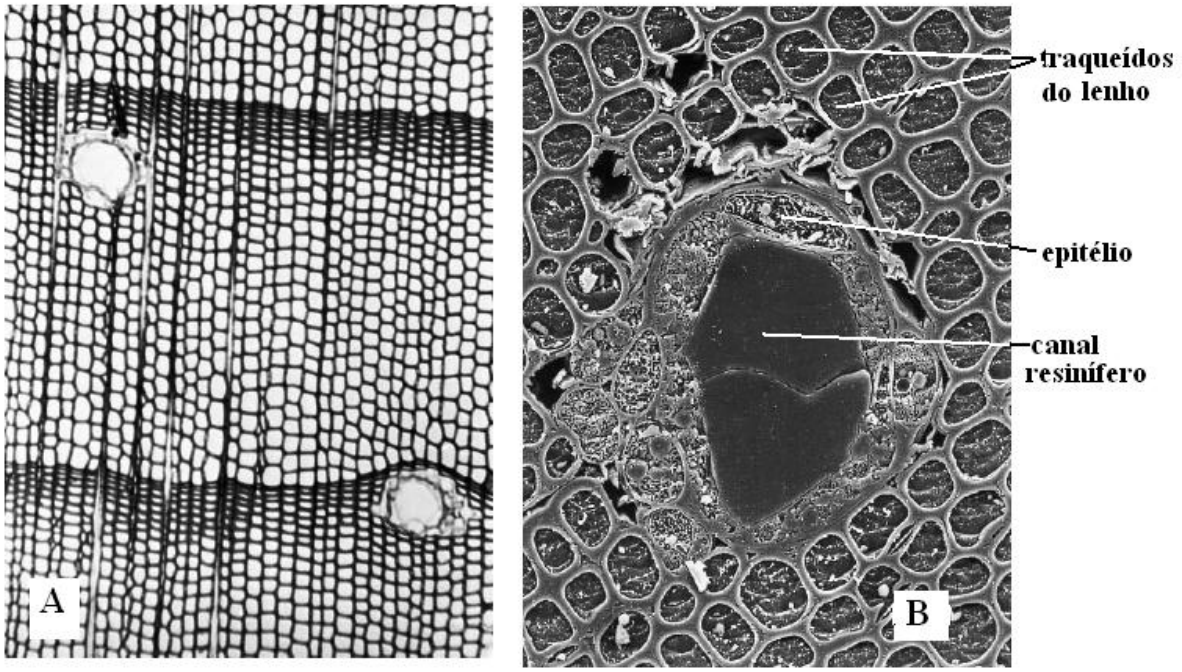



**FIGURA** 71 – A, corte transversal do lenho de *Pinus strobus*, observando-se dois canais resiníferos; B, pormenor de um dos canais resiníferos em que é possível observar as células secretoras de resina que delimitam o canal e que constituem o epitélio. As resinas são compostos químicos resultantes do metabolismo secundário da maioria das gimnospérmicas e que as protegem dos herbívoros.

b) **atracção de polinizadores ou agentes de dispersão de frutos e sementes**;

As **antocianinas**, são responsáveis pela maioria das cores vermelha, rosa, roxa e azul observadas nas pétalas e outros órgãos florais dos vegetais. Têm grande importância na atracção de polinizadores e dispersores de sementes. Outros flavonóides são responsáveis por cores que não sendo visíveis ao olho humano formam padrões simétricos de faixas, pontos ou círculos concêntricos chamados de **guias de nectário,** que auxiliam os insectos na localização do pólen e do néctar.

c) **protecção contra a radiação ultravioleta**;

As flavonas e os flavonóis estão também presentes nas células epidérmicas das folhas de todas as plantas verdes. Desempenham uma função importantíssima na protecção dos tecidos foliares contra o excesso de radiação ultravioleta.

e) **acção alelopática**.

A libertação - pelas raízes das plantas, ou como resultado da decomposição de folhas e caules - de certos compostos fenólicos no solo, pode limitar o crescimento de outras plantas. Alguns compostos fenólicos, com acção alelopática, caso por exemplo do ácido caféico e do ácido ferúlico ocorrem no solo em quantidades apreciáveis e foi demonstrado, em laboratório, que eles inibem a germinação e crescimento de muitas plantas (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

# C) COMPOSTOS AZOTADOS

Alguns compostos azotados bem conhecidos na defesa das plantas contra a herbivoria são os alcalóides e os glicosídeos cianogénicos.

**a) Alcalóides**. Estão presentes em cerca de 20 % das espécies de plantas vasculares e são capazes de provocar efeitos fisiológicos drásticos nos herbívoros.

Acreditou-se durante muito tempo que os alcalóides eram compostos azotados destinados à mera excreção (um pouco à semelhança da ureia e do acido úrico nos animais). Actualmente os alcalóides são tidos como muito importantes na prevenção da herbivoria dada a sua muito elevada toxicidade.

Nem todos os alcalóides que ocorrem nos vegetais são produzidos pela própria planta. Algumas gramíneas abrigam fungos endógenos simbiontes que crescem no apoplasto e sintetizam uma grande variedade de alcalóides.

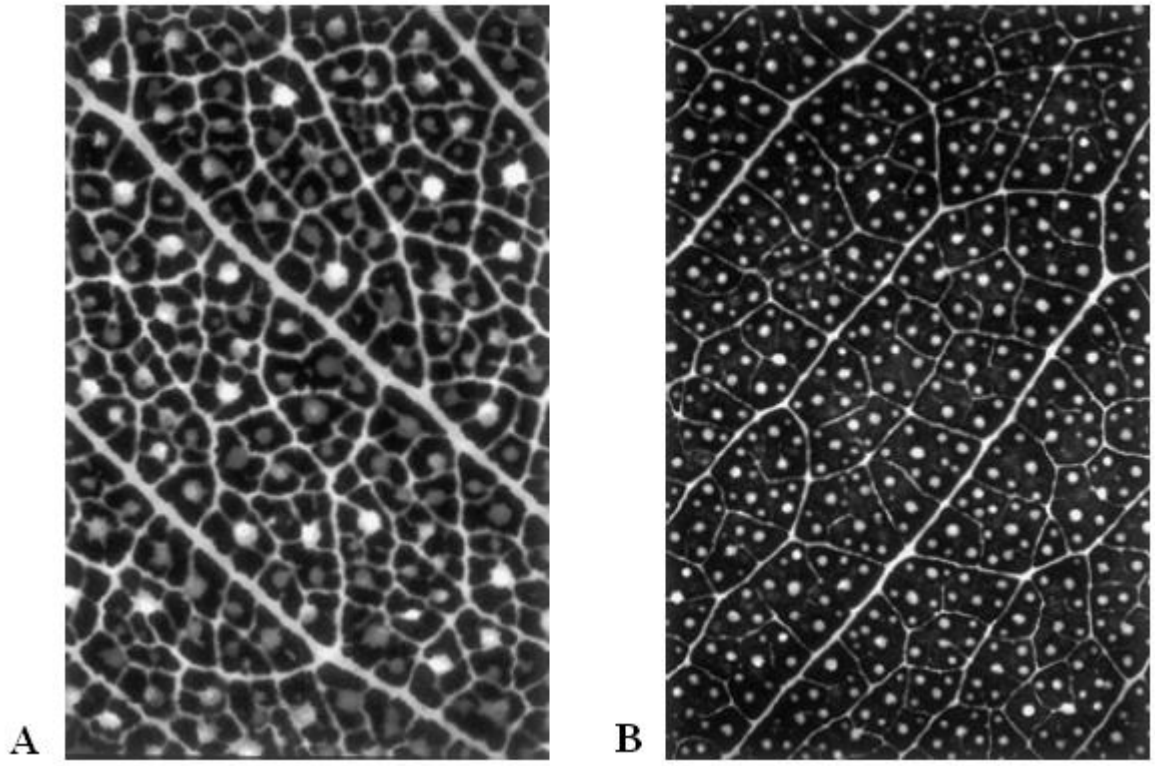



**FIGURA** 72 – Aspecto externo de pormenor da nervação de folhas de *Eucalyptus kochii* (A) *e Eucalyptus globolus* (B) , observando-se as glândulas secretoras epidérmicas com óleos essenciais.

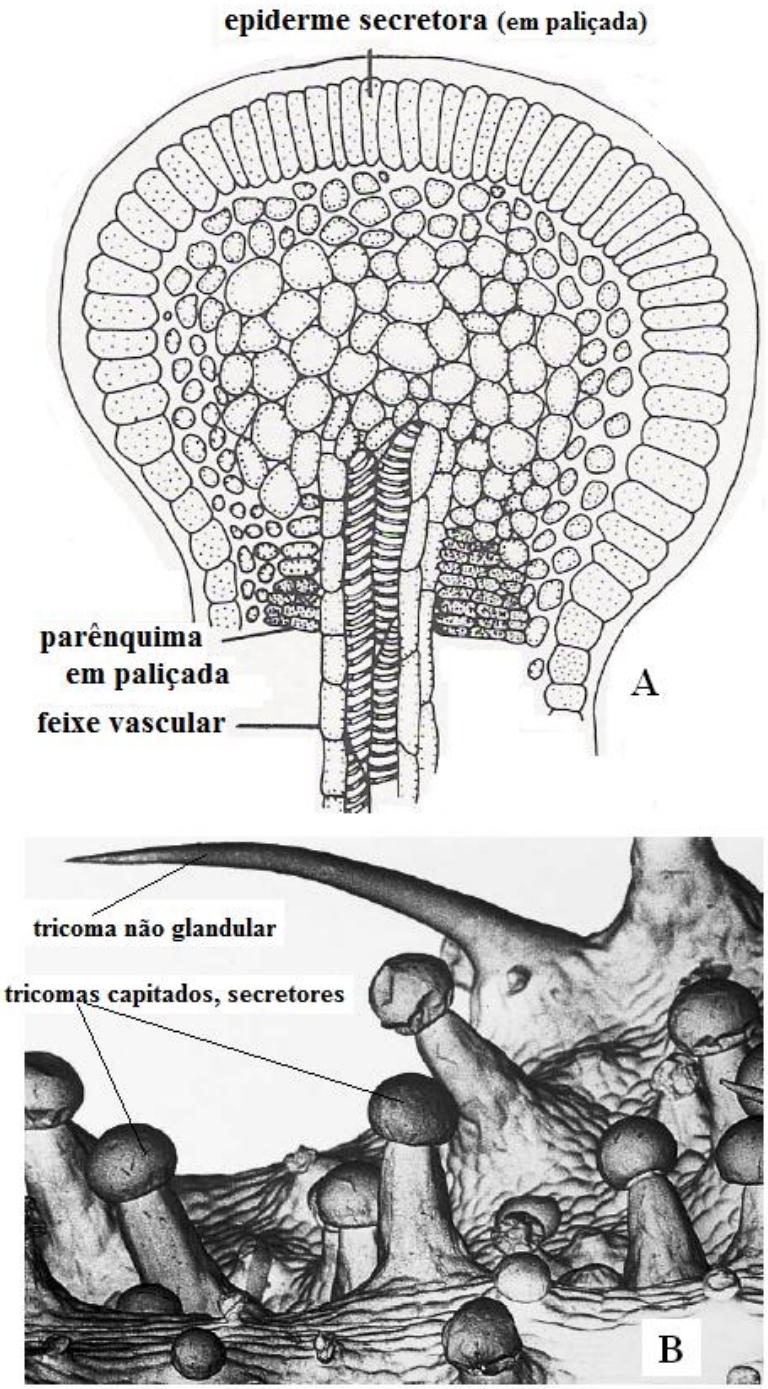



**FIGURA** 73 – A, corte longitudinal de uma glândula secretora peciolar de *Prunus amygdalus*, observando-se uma epiderme secretora cujas células têm um arranjo em paliçada; B, página abaxial de uma folha de *Cannabis sativa*, observando-se um tricoma não glandular e vários tricomas secretores capitados. Adap. Adap. MACADAM (2009).

A produção de alcalóides pode ser aumentada em resposta ao dano inicial provocado pela herbivoria, fortalecendo a planta contra ataques subsequentes. Por exemplo, *Nicotiana attenuata*, produz altos níveis de nicotina após o ataque de um herbívoro. Entretanto, quando a planta é atacada por lagartas tolerantes à nicotina, não há aumento nos níveis desse alcalóide. Em contrapartida, são liberados terpenos voláteis que atraem os inimigos naturais das lagartas. Acredita-se que os herbívoros sinalizem a sua presença pelo tipo de dano que causam ou pelos compostos químicos distintos que libertam (TAIZ & ZEIGLER, 2002).
Excepcionalmente, alguns herbívoros, caso da mariposa, desenvolveram a capacidade de reconverter alcalóides em formas não tóxicas, após passagem destes no trato digestivo. Tais herbívoros podem, então, acumular os alcalóides e usá-los como defesa contra os seus predadores.

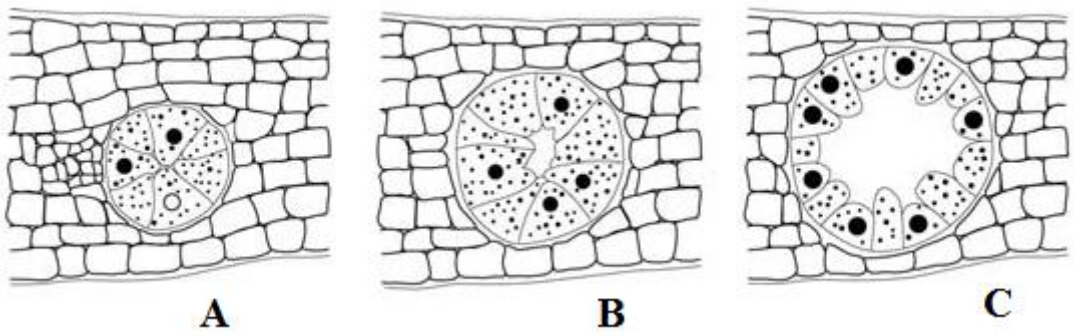



**FIGURA** 74 – A-C, três estádios progressivos do desenvolvimento de uma câmara secretora de óleos essenciais em *Hypericum* sp.; A, divisão celular das iniciais da câmara secretora; B, início da separação das células; C, torna-se possível distinguir um epitélio de células secretoras e um lúmen onde são lançados os produtos de secreção. CUTLER & BOTHA (2008)

**b) glicosídeos cianogénicos e glucosinolatos.**

Não são tóxicos como tal, mas rapidamente se decompõem quando a planta é lesada, produzindo venenos voláteis (ácido cianídrico; glucosinolatos).

Vários estudos indicam que os glicosídeos cianogénicos apresentam função protectora em certos vegetais. Os tubérculos de mandioca *(Manihot esculenta),* um alimento muito importante em vários países tropicais, contêm altos níveis de glicosídeos cianogénicos. Os métodos tradicionais de processamento, moagem, embebição e secagem, levam a remoção ou degradação de grande parte dos glicosídeos cianogénicos. No entanto, o envenenamento crónico por cianeto, levando à paralisia parcial dos lábios ainda é bastante comum nas regiões onde a mandioca constitui a maior fonte de alimento, pois os métodos tradicionais empregados para a remoção dos compostos cianogénicos não são completamente eficientes (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

Procura-se por engenharia genética reduzir o conteúdo de glicosídeos cianogénicos da mandioca. Porém, a eliminação completa de tais compostos pode não ser desejável, pois tais substâncias são provavelmente responsáveis pela propriedade que essa espécie apresenta de permitir a sua conservação por longos períodos, sem ser atacada por pragas.

Entre os diversos componentes do arsenal de defesa das plantas destacam-se as proteínas que interferem no processo digestivo dos herbívoros. Por exemplo, algumas leguminosas sintetizam inibidores de alfa-amilase, que inibem a acção dessa enzima e, portanto, a digestão do amido.

As proteínas anti-digestivas mais conhecidas nos vegetais são as inibidoras de proteases. Encontradas nos legumes, no tomate e em outros vegetais, tais substâncias bloqueiam a acção das enzimas proteolíticas dos herbívoros, impedindo a digestão das proteínas (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

# DEFESAS VEGETAIS CONTRA AGENTES PATOGÉNICOS ESTUDOS MAIS RECENTES

Ao longo da evolução, os vegetais desenvolveram múltiplos mecanismos de defesa contra microrganismos. Além dos metabolitos secundários anti-microbianos, alguns dos quais são formados antes do ataque e outros, induzidos pela infecção, outros modos de defesa incluem a construção de barreiras de polímeros e a síntese de enzimas que degradam a parede celular do agente patogénico. Além disso, os vegetais utilizam sistemas específicos de reconhecimento e sinalização permitindo a rápida detecção do microrganismo e o início de uma resposta de defesa. Uma vez infectadas, algumas plantas desenvolvem imunidade aos ataques subsequentes TAIZ & ZEIGLER (2002); SCHOONHOVEN *et al.* 2005.

Durante milhões de anos, as plantas têm produzido defesas contra a herbivoria e o ataque de microrganismos. As plantas com sistemas de defesa eficientes tendem a deixar maior descendência do que aquelas que apresentam menor protecção, de modo que a capacidade de produzir compostos de defesa efectivos tem-se tomado amplamente estabelecida no reino vegetal. Como resposta, muitos herbívoros e microrganismos têm desenvolvido a capacidade de se alimentar ou de infectar plantas que contenham metabolitos secundários sem serem afectados negativamente.

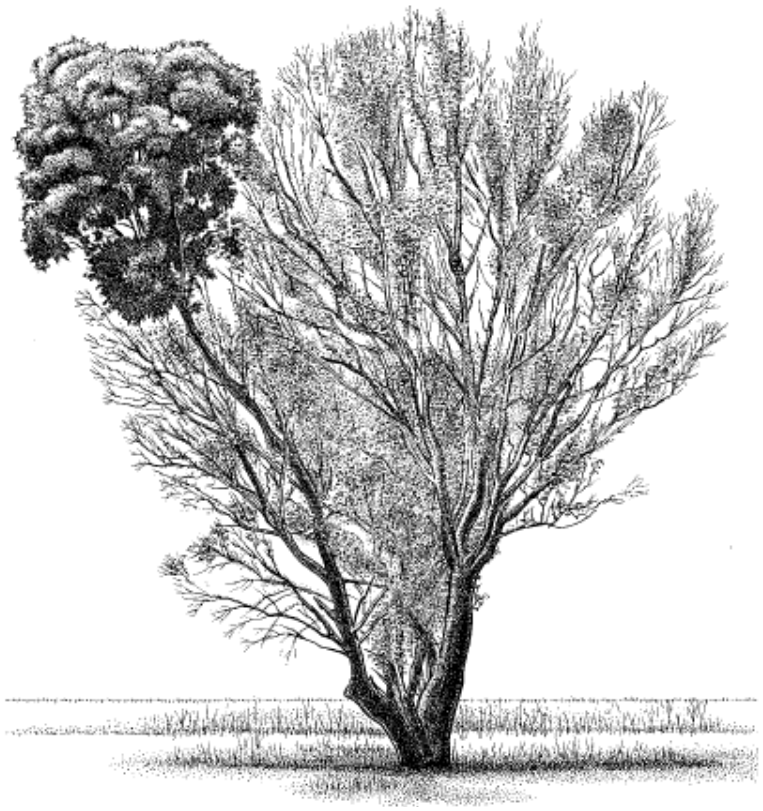


**FIGURA** 75 – As árvores de *Eucalyptus melodora*, quando atacadas pela praga *Anoplognatus montanus*, podem perder quase completamente a totalidade das folhas. Alguns ramos e/ou algumas árvores na globalidade não são atingidas pela esfoliação dado que a composição dos seus óleos essenciais voláteis é diferente. Acredita-se que os ramos resistentes tenham tido origem em meristemas que foram sujeitos a mutações somáticas. Os ramos que apresentaram resistência produzem sementes portadoras dos genes de imunidade. SCHOONHOVEN *et al.* (2005).

Embora os vegetais não apresentem um sistema imunológico, eles são surpreendentemente resistentes a certas doenças provocadas por fungos, bactérias, vírus e nemátodos.

a) **produção de agentes anti-microbianos**;

Várias classes de metabolitos secundários apresentam elevada actividade anti-microbiana. Muitas espécies reagem à invasão de fungos ou bactérias sintetizando lenhina ou calose. Estes polímeros servem como barreiras, separando tais microrganismos do resto da planta e bloqueando fisicamente a sua propagação. Outra resposta de defesa à infecção é a formação de enzimas hidrolíticas que atacam a parede celular do fungo.

A produção de fitoalexinas parece ser um mecanismo comum de resistência a microrganismos patogénicos em muitas plantas. A natureza química destas fitoalexinas é bastante variável (*e.g.*, isoflavonóides nas leguminosas; sesquiterpenos nas solanáceas).

Em geral, as fitoalexinas não estão presentes nas plantas antes da infecção, mas são sintetizadas muito rapidamente após o ataque do microrganismo (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

b) **um tipo de morte celular programada, a resposta de hipersensibilidade.**

Após ser infectada por um agente patogénico, a planta disponibiliza um amplo espectro de defesas contra o microrganismo invasor. Uma defesa comum e a resposta de hipersensibilidade, na qual as células adjacentes ao local de infecção morrem rapidamente, privando o microrganismo de nutrientes e impedindo a sua propagação. E, as células vizinhas do local de infecção podem sintetizar uma grande variedade de compostos tóxicos.

c) um tipo especial de imunidade vegetal, a **resistência sistémica adquirida (SAR).**

Alguns vegetais reconhecem substâncias específicas libertadas pelos agentes patogénicos. Muitas vezes, dentro da espécie, algumas plantas diferem quanto á resistência a microrganismos. Plantas resistentes respondem mais rápida e vigorosamente do que aquelas cuja susceptibilidade é maior. Assim, é importante conhecer os mecanismos que os vegetais utilizam para perceberem a presença dos agentes patogénicos e iniciarem sua defesa.

Um único contacto com o agente patogénico pode aumentar a resistência aos ataques futuros. Quando uma planta sobrevive a um ataque, muitas vezes mostra um aumento na sua resistência. Este fenómeno, é designado de resistência sistémica adquirida (SAR) e embora os mecanismos de indução sejam ainda desconhecidos, um dos sinais endógenos é provavelmente o ácido salicílico e o metil salicilato, que pode agir como um sinal volátil, indutor da SAR, que é transmitido para partes distantes da planta e até para plantas adjacentes (TAIZ & ZEIGLER, 2002). Assim, mesmo na ausência de um sistema imunológico, como aquele presente em muitos animais, as plantas desenvolveram mecanismos elaborados para se protegerem de microrganismos patogénicos.

# 2. ESTRUTURA PRIMÁRIA DA RAIZ

## 2.1. INTRODUÇÃO

A raiz tem normalmente as funções de fixar a planta ao solo e absorver deste a água e os sais minerais necessários à sua sobrevivência. No entanto, ela pode desempenhar muitas outras funções, incluindo a de armazenamento de reservas, a assimilação e as de órgão respiratório.

A profundidade e a superfície que as raízes de uma planta conseguem atingir, é geralmente maior do que aquela que é abrangida pela parte aérea.

Segundo RAVEN *et al.* (2004), um dos estudos mais detalhados sobre a extensão dos sistemas radiculares e caulinares foi realizado com plantas de centeio (*Secale cereale*). Aos 4 meses de idade, a área total de superfície do sistema radicular, incluindo os pêlos radiculares, foi de 639 metros quadrados, ou seja, 130 vezes a área da superfície do sistema caulinar, tudo isto em apenas 6 dm3 de solo.

Ao crescer, a planta deve manter um equilíbrio entre a área total da superfície disponível para a elaboração de metabolitos (superfície fotossintetizadora) e a área disponível para a absorção de água e minerais. Numa planta jovem, a superfície total de absorção de água e minerais geralmente é bem maior do que a superfície fotossintetizadora. Esta relação tende a mudar em favor da superfície fotossintetizadora à medida que a planta envelhece (HOLBROOK & ZWIENIECKI, 2005).

Do ponto de vista da morfologia externa considera-se normalmente dois tipos principais de **radiciação**:

a) o sistema radicular **aprumado (pivotante)**, característico das eudicotiledóneas e gimnospérmicas, em que se pode claramente distinguir uma raiz principal de maiores dimensões e raízes secundárias, de menores dimensões, e;

b) o sistema radicular **fasciculado**, típico das monocotiledóneas, em que não é possível distinguir uma raiz principal. No entanto, existem algumas formas de transição, além de que nas eudicotiledóneas e gimnospérmicas obtidas por multiplicação vegetativa o sistema radicular tende a ser fasciculado.

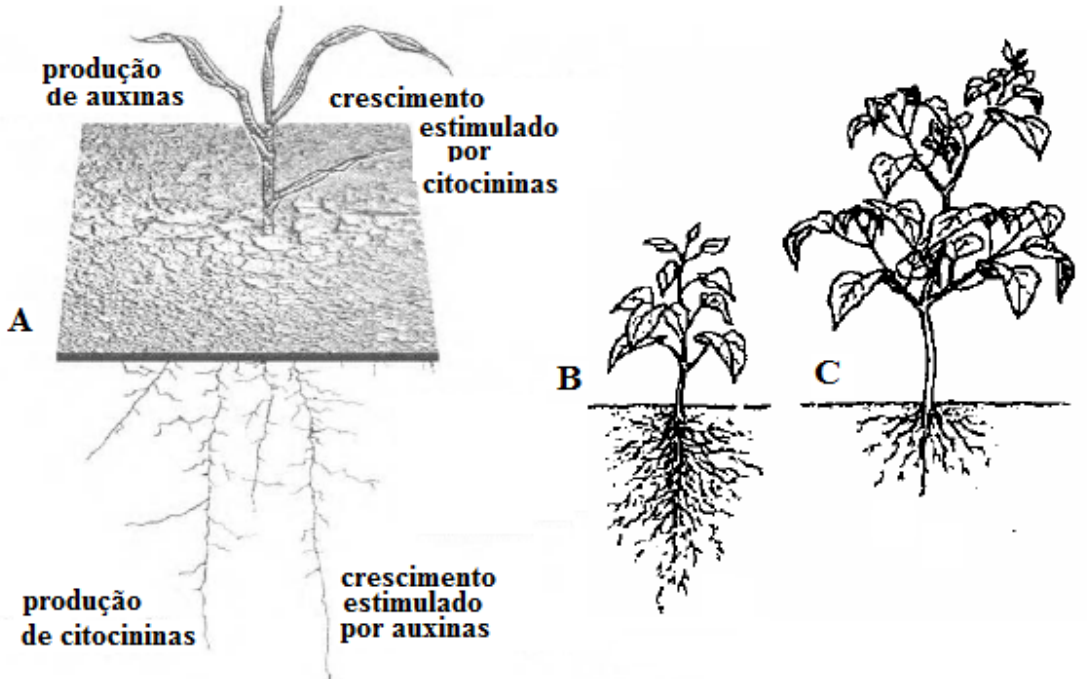



**FIGURA** 76 – A, o equilíbrio entre a parte aérea e a subterrânea é determinado pelos níveis de recursos e controlado via hormonal pela produção de auxinas e citocininas; B-C, mesmo para indivíduos da mesma espécie o equilíbrio entre o desenvolvimento da parte aérea e subterrânea pode ser muito variável consoante o ambiente onde as plantas se desenvolvem. Num solo pobre ou com menores disponibilidades hídricas a planta é obrigada a fazer um maior investimento em massa radicular explorando zonas do solo mais afastadas (B), enquanto num solo onde estas carências não se fazem sentir o crescimento do sistema radicular é menor e mesmo assim consegue assegurar o desenvolvimento de um sistema aéreo bastante vigoroso (C). Adap STERN *et al.* (2010).

Mesmo para indivíduos da mesma espécie o equilíbrio entre o desenvolvimento da parte aérea e subterrânea pode ser muito variável consoante o ambiente onde as plantas se desenvolvem e a sua idade.

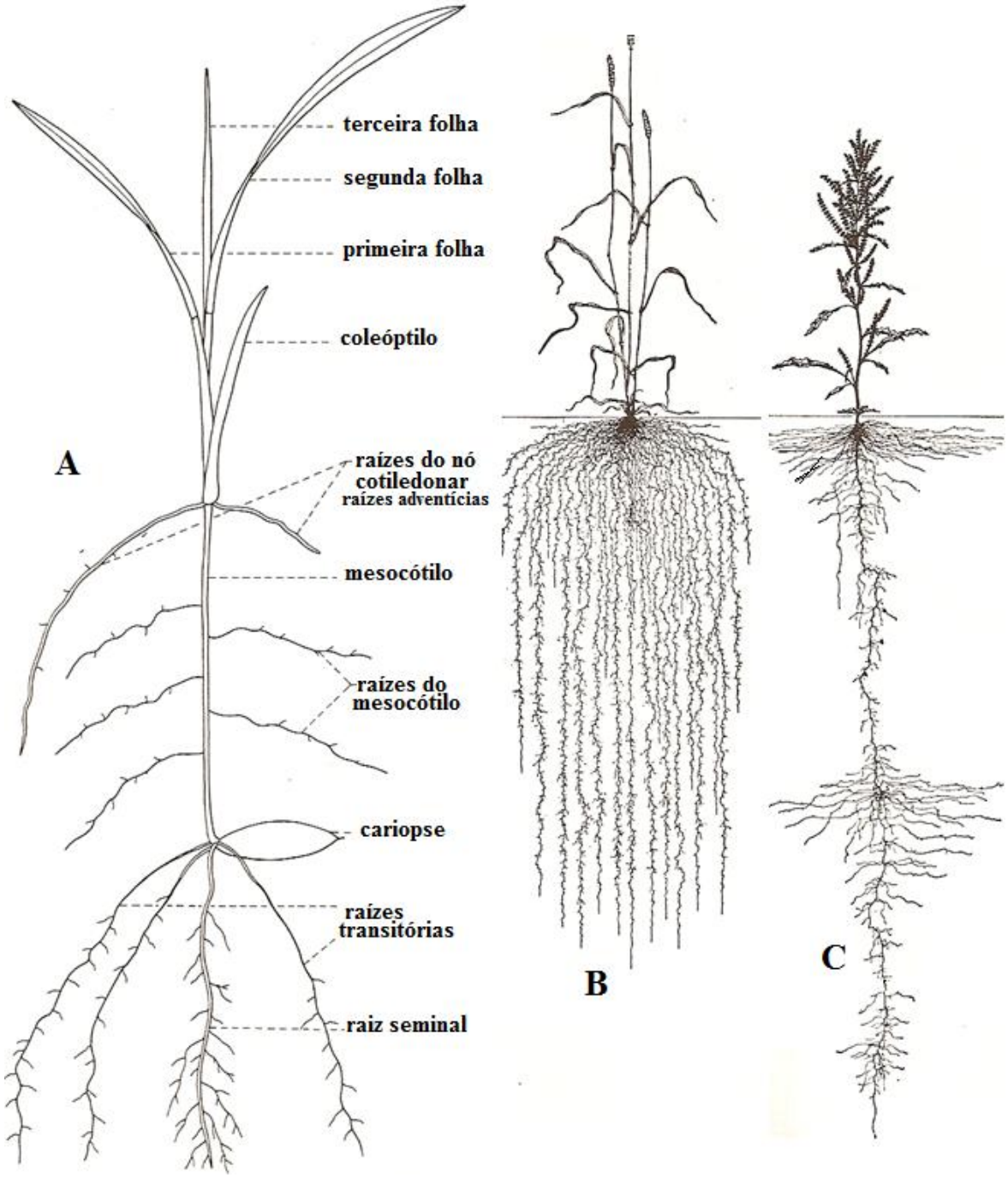



**FIGURA** 77 – Sistema radicular do milho (*Zea mays*), monocotiledónea (A-B) e de uma eudicotiledónea (C): A, evolução do sistema radicular em que o sistema primário de raízes seminais e transitórias, é substituído por um sistema de raízes adventícias que têm origem no nó cotiledonar e no mesocótilo; B, sistema radicular fasciculado, totalmente adventício do milho numa fase mais adiantada em que a planta se encontra plenamente estabelecida; C, sistema radicular de uma eudicotiledónea, aprumado, com uma raiz principal, primária, seminal, que penetra profundamente no solo e outras raízes secundárias. Adap. GOULD & SHAW (1983).

O caminho percorrido pela água através da raiz depende em grande parte do grau de diferenciação dos vários tecidos que formam a raiz. Em cada tecido, a água pode seguir uma ou mais dos três vias possíveis: **( 1 ) via apoplástica** (via paredes celulares), (2) **via simplástica** (de protoplasto para protoplasto via plasmodesmos); (3) **via transcelular** (de célula para célula, passando de um vacúolo para outro). Numa raiz sem exoderme, a água

pode movimentar-se por via apoplástica até à endoderme. Na endoderme, contudo, a água é forçada a atravessar a membrana plasmática e protoplastos de células endodérmicas contíguas arranjadas compactamente devido à presença de espessamentos em bandas de Caspary, impermeáveis à água, nas paredes transversais e radiais dessas células. Nas raízes com exoderme, as estrias de Caspary presentes nas paredes transversais e radiais impedem o movimento apoplástico da água através desta camada celular. A água pode seguir ou pela via simplástica ou pela via transcelular através dessas raízes. Se, entretanto, as paredes tangenciais mais externas das células exodérmicas apresentassem uma lamela de suberina, o movimento seria então limitado ao simplasto e o movimento da água através dessas raízes poderia ser inteiramente simplástico (RAVEN *et al.*, 2004).

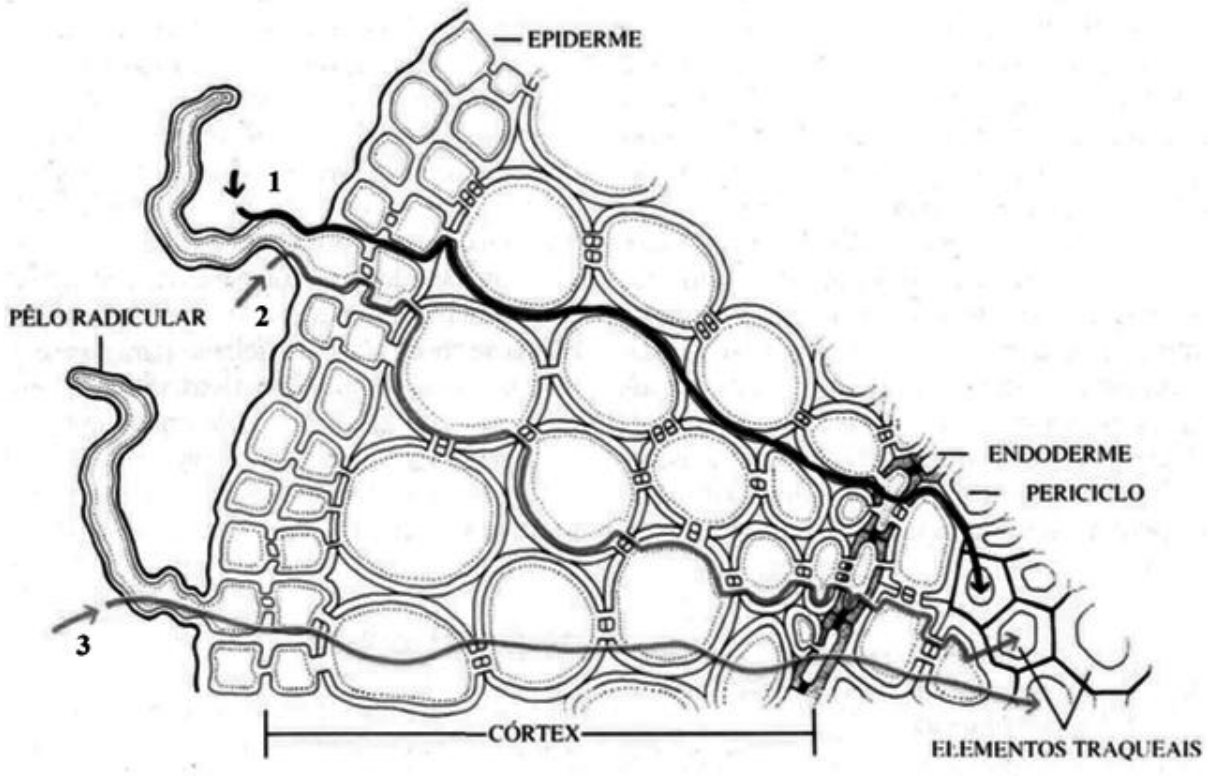



**FIGURA** 78 – Alternativas para o movimento da água a partir do solo, através da epiderme e córtex, até aos elementos traqueais: via **apoplástica** (1), **simplástica** (2) e **transcelular** (3). A raiz esquematizada aqui não apresenta exoderme. A água seguindo uma via apoplástica é forçada, pelas estrias de Caspary das células endodérmicas, a atravessar a membrana plasmática e protoplastos das células endodérmicas no seu caminho para o xilema. Tendo cruzado a membrana plasmática, a água pode novamente entrar na via apoplástica e seguir este caminho até ao lúmen dos elementos traqueais. (RAVEN *et al.*, 2004).

A organização interna da raiz embora admita variações é no geral mais simples e de um tipo mais primitivo que a do caule. O arranjo dos tecidos varia pouco aos diferentes níveis, pelo facto das raízes não apresentarem, como acontece no caule, nós e entrenós e apêndices laterais (folhas). Porém, em grande número de raízes de eudicotiledóneas e gimnospérmicas, que apresentam engrossamento secundário, as extremidades das raízes, em estádio primário de desenvolvimento, são anatomicamente muito distintas das porções mais idosas, já com engrossamento secundário. Em todo o caso a variação estrutural é mínima se considerarmos cada uma daquelas porções de *per si*.

Externamente, é normalmente possível observar nas raízes, partindo da extremidade em direcção ao colo, as seguintes partes constituintes; a coifa, a zona lisa ou de crescimento, a zona pilosa e a zona de ramificação. Anatomicamente são reconhecíveis as seguintes regiões:

i) a região de **divisão celular**, sede do **meristema apical**; corresponde á porção da raiz onde as divisões celulares ocorrem com maior intensidade. Importa ter presente que na extremidade deste meristema apical, se localiza, o **centro quiescente**, cujas células iniciais são relativamente inactivas e apresentam poucas divisões celulares O meristema apical radicular apresenta três sub-regiões, a **protoderme**, o **procâmbio** e o **meristema fundamental**. Ao contrário do que acontece no caule o meristema apical não está localizado mesmo na extremidade da raiz, pois aí encontra-se a coifa que tem a função principal de proteger o ápice.

ii) a região de **alongamento celular**; o aumento de tamanho das células nesta região resulta num aumento muito significativo do comprimento da raiz.

iii) a região de **maturação ou diferenciação**; local em que a maioria dos tecidos primários completa o seu desenvolvimento. É facilmente reconhecível através dos numerosos pêlos radiculares que se formam na rizoderme.

Na estrutura primária da raiz, à semelhança aliás do que acontece no caule, distinguem-se três regiões ou grupos de tecidos: a epiderme ou rizoderme, o córtex e o cilindro central (estela ou cilindro vascular).

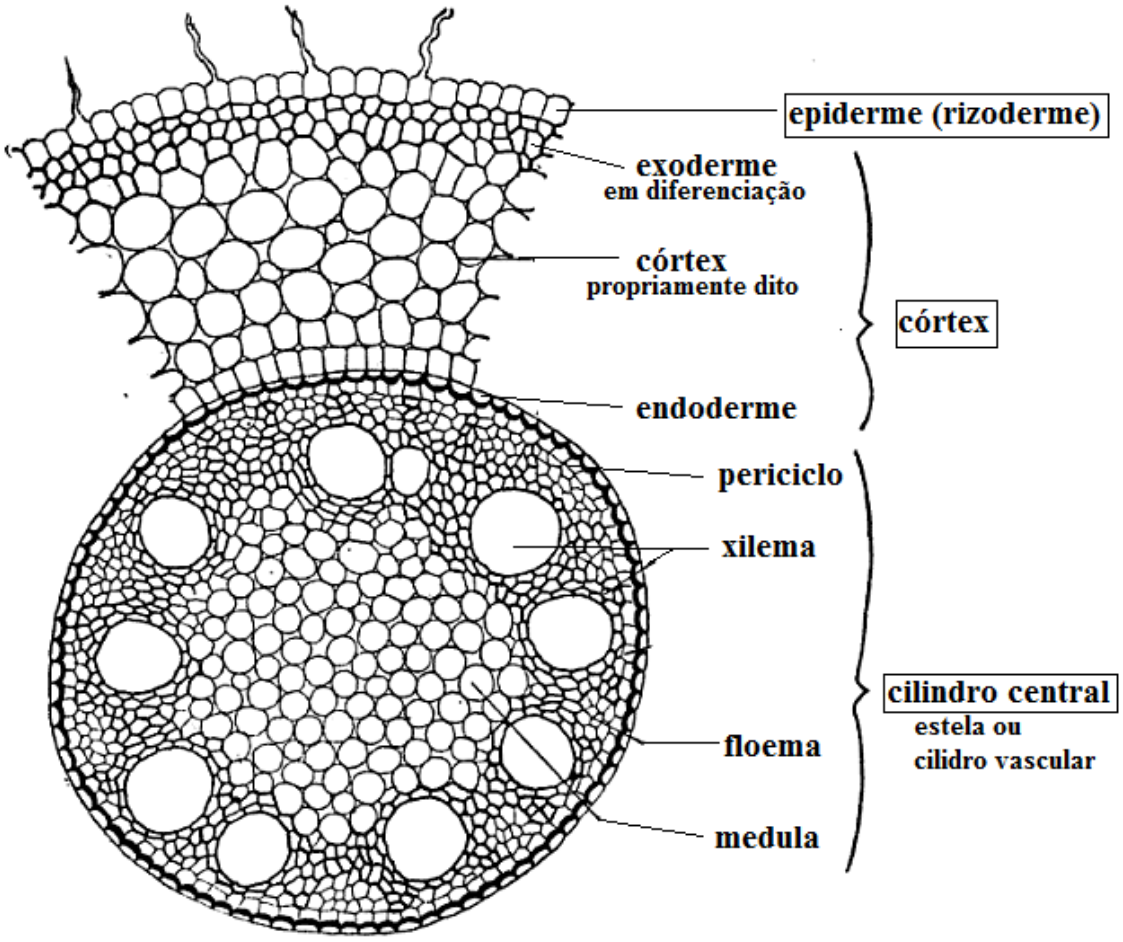



**FIGURA** 79 - Corte transversal de uma raiz do milho (*Zea mays*). Podem observar-se as três regiões tão características da raiz: rizoderme, córtex e estela. VASCONCELLOS & COUTINHO (1960)

# 2.2. DISPOSIÇÃO DOS TECIDOS PRIMÁRIOS NA RAIZ

A função de penetração da raiz no solo condicionou, desde sempre, a sua evolução de forma muito significativa. Desde logo, as raízes apresentam apenas um eixo aerodinâmico já que o meristema apical não origina quaisquer órgãos laterais que iriam dificultar a função de penetração. As raízes laterais apenas são produzidas internamente nas regiões maduras onde o crescimento se encontra concluído. E, os frágeis pêlos radiculares, que ampliam extraordinariamente a capacidade de absorção da raiz igualmente apenas se formam um tanto afastados da região apical (MAUSETH, 2008).
A ausência de folhas e gemas torna as linhagens de células mais fáceis de serem seguidas nas raízes do que nos caules, facilitando os estudos de genética molecular sobre o papel dos padrões de divisão celular no desenvolvimento da raiz.

Na extremidade da raiz localiza-se o **meristema primário apical**, **ápice ou cone vegetativo**, responsável pelo crescimento radicular. Este meristema, que no caule se apresenta protegido por folhas particularmente

adaptadas a esta função (catáfilos dos gomos, nas plantas lenhosas) ou pelos primórdios foliares (no caso das espécies herbáceas), na raiz apresenta-se protegido por uma estrutura sem paralelo que é a **coifa** ou **caliptra**. Esta estrutura tem além da função de proteger a ápice, tanto do ponto de vista físico como contra microrganismos e agentes químicos, a de facilitar a penetração das raízes no solo pela secreção muito abundante de mucilagens. Compete-lhe ainda orientar a raiz no seu crescimento. Segundo WAISEL *et al.* (2002) a mucilagem que é produzida pela coifa tem as seguintes funções:

- facilitar a penetração das raízes no solo;

- inibir o desenvolvimento das raízes de outras plantas, pela presença de determinadas substâncias químicas;

- atrair microrganismos potencialmente benéficos, presentes na rizosfera;

- manter aderentes as partículas do solo, melhorando o contacto entre este e as raízes. Facilitando a absorção de água e contrariando a dessecação.

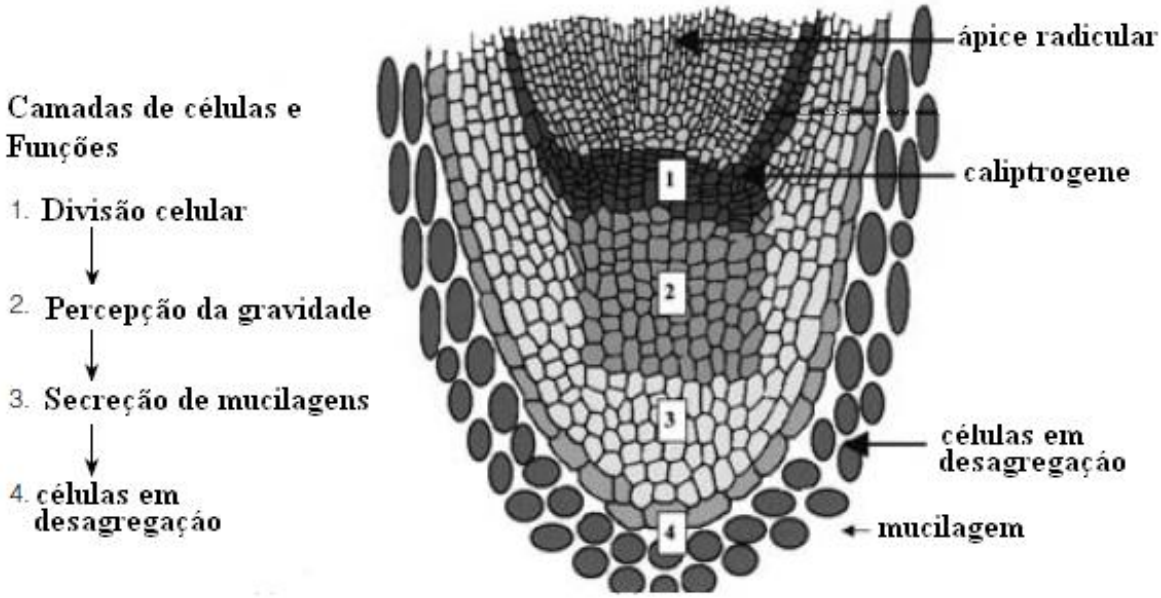



**FIGURA** 80 – Representação do ápice radicular e respectiva coifa protectora. WAISEL *et al.* (2002).

À medida que a raiz cresce e penetra no solo, as células da coifa vão sendo eliminadas e novas células vão sendo continuamente produzidas. As células descamadas e o ápice da raiz em crescimento são cobertos por uma bainha **mucilaginosa,** que lubrifica a raiz durante a sua penetração no solo. A substância viscosa que forma essa "mucilagem" é um polissacarido altamente hidratado, do grupo dos compostos pécticos que é produzido pela camada externa da coifa (WAISEL *et al.*, 2002).

A capacidade da coifa orientar a raiz no seu crescimento fica a dever-se à presença na sua região média de um conjunto de células ricas em grânulos de amido móveis que funcionam como sensores da gravidade, **estatólitos**, e que portanto são capazes de responder ao estímulo da gravidade. Este grupo de células com frequência distingue-se facilmente das restantes células que formam a coifa e designa-se por **columela**. Se uma raiz profundante for colocada na posição horizontal, os amiloplastos, que se encontravam inicialmente junto às paredes transversais da raiz, cujo crescimento se processava mais ou menos na vertical, deslocam-se para baixo, localizando-se agora, próximo da parede lateral. Em consequência, a raiz irá curva-se para baixo e os amiloplastos retomarão mais tarde, as suas posições prévias ao longo das paredes transversais.

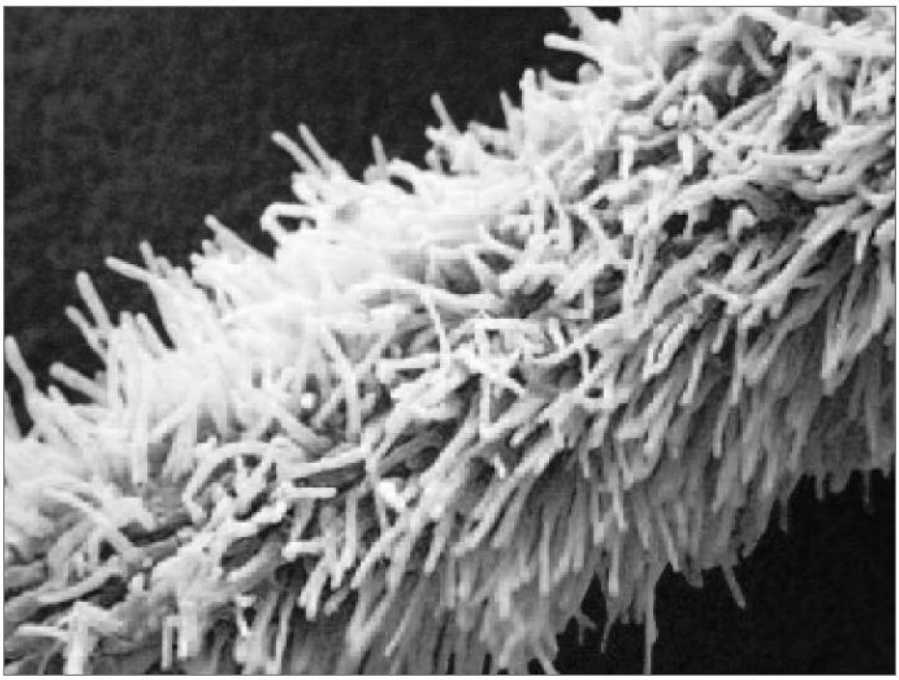


**FIGURA** 81 – Microfotografia que ilustra o extraordinário aumento da superfície de contacto com o solo obtido por via do desenvolvimento de pêlos radiculares na rizoderme. A capacidade de absorção de água e sais minerais por parte da raiz está confinada as regiões próximas das extremidades radiculares onde existem pêlos funcionais, já que a sua longevidade é bastante diminuta. STERN *et al.* (2010).

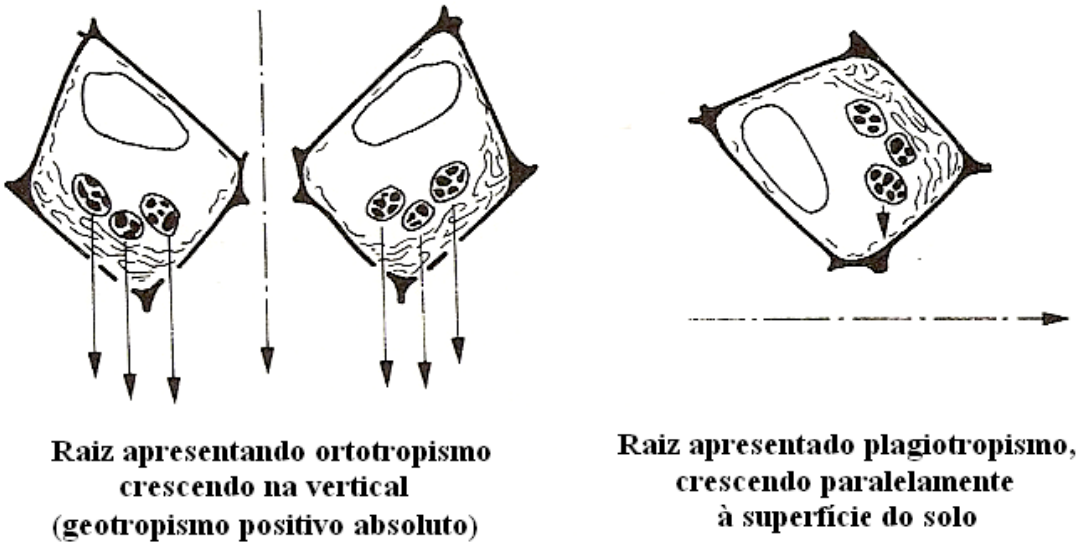



**FIGURA** 82 – Percepção da gravidade em raízes de *Lepidium*. As células representadas pertencem à columela da raiz e apresentam grânulos de amido móveis que funcionam como sensores da gravidade, **estatólitos**. Notar a sua diferente localização nas raízes laterais em relação à raiz profundante, bem como as diferentes localizações do vacúolo e sobretudo do retículo endoplasmático. As setas indicam o sentido do crescimento. WAREING (1990).

A coifa encontra-se presente nas raízes de quase todas as plantas vasculares, excepto em algumas espécies parasíticas, nalgumas espécies providas de micorrizas e em muitas plantas aquáticas. Neste último caso, as coifas formam-se normalmente de início mas degeneram logo a seguir, embora persistam em certos hidrófitos e de forma bastante desenvolvida, como é o caso das espécies de *Eichhornia*, sendo-lhe atribuída a função de proteger o meristema apical radicular do ataque de microrganismos abundantes no meio aquático.

A partir de uma certa distância do meristema apical, a raiz apresenta normalmente bem distintas, do exterior para a parte mais interna, três regiões: a epiderme, o córtex, e o cilindro central.

# RIZODERME, EPIDERME OU CAMADA PILOSA

É constituída por uma camada contínua, normalmente unisseriada de células de parede primária celulósica, delgada. Estas células não deixam entre si espaços intercelulares e são geralmente destituídas de cutícula, embora nalguns casos tenha sido observada a existência duma cutícula delgada ou mesmo noutros casos, em que as raízes se encontram expostas ao ar, ou em que a epiderme é persistente, possa haver uma acentuada cutinização ou mesmo suberização (ESAU, 2002).

Com origem na **dermatogene** ou **protoderme**, a epiderme das raízes encontra-se muito bem adaptada á função de absorção Todas as células jovens da epiderme colaboram normalmente na absorção mas são sobretudo os pêlos (expansões tubulares de algumas células) que ampliando extraordinariamente a superfície absorvente das raízes, melhor realizam esta função. O conjunto destes pêlos absorventes constitui com maior propriedade a **zona ou camada pilosa**. Em certas espécies as células da protoderme que vêm a originar os pêlos são menores que as restantes, tendo-lhes sido atribuída a designação de **tricoblastos**. Os pêlos radiculares possuem vacúolos grandes e parede celular fina, e o núcleo está localizado próximo da região de alongamento do pêlo. São frequentemente unicelulares, podendo, às vezes, apresentar-se de forma pluricelular, como acontece, por exemplo em *Kalanchoe fedischenkoi*. A zona pilosa encontra-se geralmente restringida a uma faixa de poucos milímetros, não muito próxima do ápice da raiz e nas regiões mais velhas estes pêlos vão morrendo e sendo eliminados, enquanto novos pêlos absorventes vão sendo produzidos nas regiões mais jovens, mantendo assim a mesma extensão de zona pilosa. Porém, em algumas plantas, podem permanecer por mais tempo. Nesta situação, as suas paredes celulares desenvolvem espessamentos com súber e/ou lenhina, perdendo a sua capacidade de absorção de água.

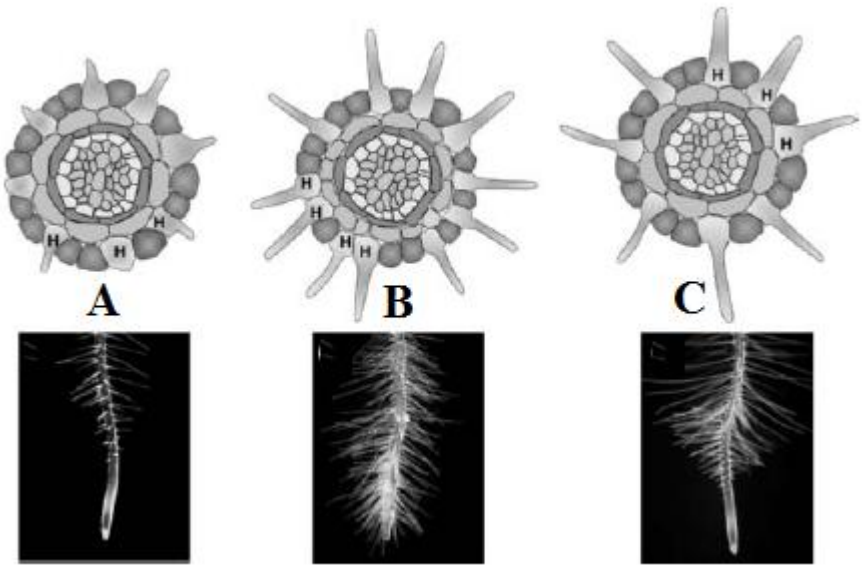
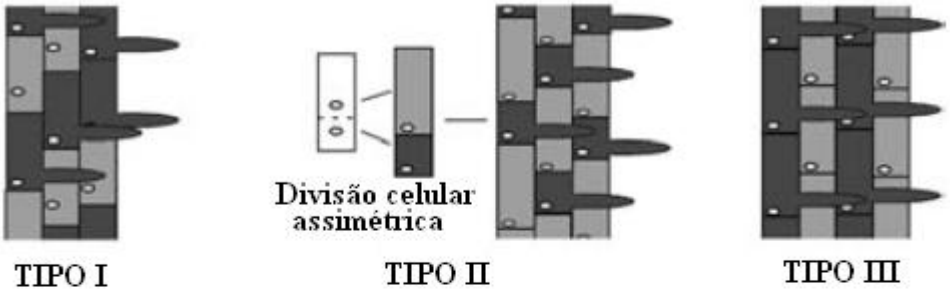



**FIGURA** 83 – Cortes transversais e aspecto externo de diversos padrões de desenvolvimento dos pêlos radiculares em *Arabidopsis* sp.: A, em condições óptimas ambientais; B, numa situação de carência em fósforo; C, numa situação de carência em ferro. Em situações de carência nutricional verificou-se uma sobreprodução de pêlos radiculares numa estratégia de aumentar a área de absorção para tentar extrair os suprimentos necessários naqueles nutrientes. WAISEL *et al.* (2002).

A epiderme das raízes de muitas plantas aquáticas *(e.g., Pistia, Eichhornia)*, não apresenta pêlos radiculares. E, no caso de espécies providas de micorrizas, são as hifas dos fungos que geralmente desempenham a função de absorção de água e sais minerais normalmente reservada à camada pilosa.

Certas orquidáceas e aráceas epifíticas, apresentam uma **epiderme múltipla**, ou seja **multisseriada**, conhecida normalmente pela designação de **velame**, e que é constituída por células mortas, frequentemente com espessamento secundário da parede.

A camada pilosa é constantemente renovada, já que a longevidade dos pêlos absorventes é como regra bastante curta. A região absorvente nas raízes de uma planta perene está assim continuamente a deslocar-se cada vez mais para a periferia, acompanhando o desenvolvimento do sistema radicular. Nalguns casos, *e.g., Gleditschia triacanthos*, tem sido observado que os pêlos radiculares se mantêm funcionais por vários meses apesar de se verificar algum espessamento da sua parede (ESAU, 2002).



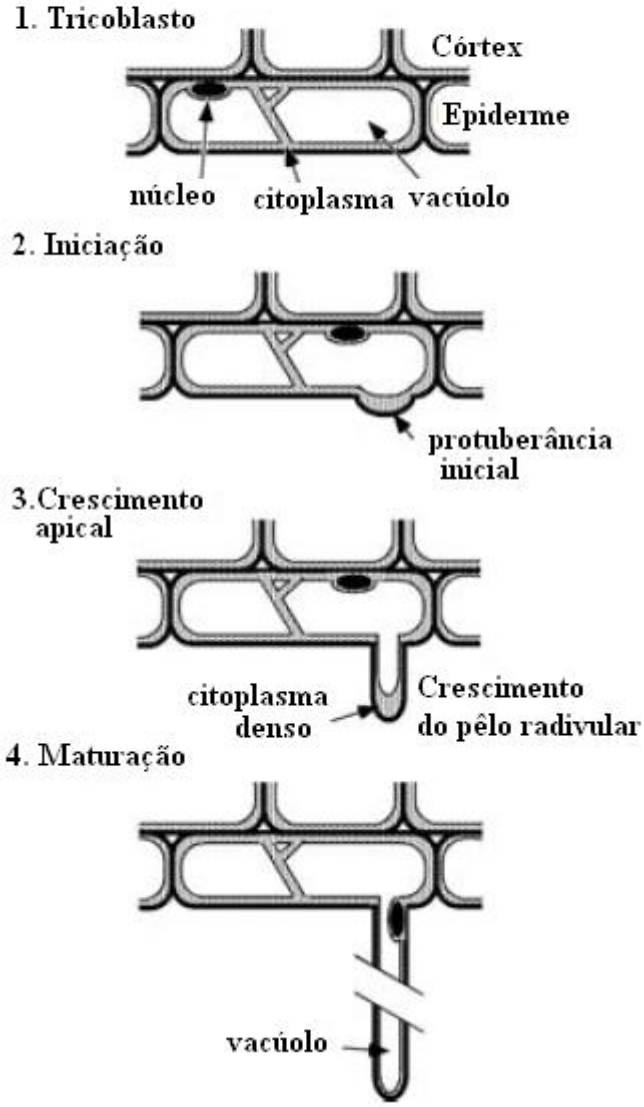




**FIGURA** 84 – Padrões de desenvolvimento dos pêlos radiculares. Três situações podem ser observadas nos espermatófitos. Espécies do tipo I; qualquer célula epidérmica pode originar um pêlo radicular; Espécies com comportamento do tipo II; os pêlos radiculares têm origem apenas em certas células, tricoblastos, que resultam de uma primeira divisão celular assimétrica; Espécies do tipo III; na epiderme desenvolvem-se fiadas longitudinais alternadas de células que originam ou não pêlos radiculares. Os tricoblastos estão representados a negro e as células que não originam pêlos radiculares a cinzento.

Fases 1 a 4 do desenvolvimento dos pêlos radiculares. WAISEL *et al.* (2002).

Na maior parte dos casos, a epiderme é substituída na sua função de revestimento pela camada que lhe é subjacente, a **exoderme**, cujas células apresentam um espessamento com suberina ou então por uma periderme, no caso das espécies com engrossamento secundário. No entanto, em muitas plantas a epiderme radicular constitui-se como o tecido permanente de protecção, apresentando uma cutinização mais ou menos acentuada com a idade.

# CÓRTEX OU ZONA CORTICAL

Com origem no **periblema**, o córtex radicular é geralmente constituído por parênquima de reserva. Ele atinge normalmente uma grande espessura relativamente aos outros tecidos, sendo a relação córtex/cilindro central, como regra, muito maior na raiz do que no caule primário. As suas células têm na maioria dos casos espaços intercelulares evidentes.

Sobretudo em muitas monocotiledóneas, em que o córtex é persistente, podem desenvolver-se a partir deste, anéis de esclerênquima.

Apenas no caso de certas espécies aquáticas ou das raízes aéreas de certos epífitos pode ser encontrado clorênquima no córtex radicular.

Muitos hidrófitos ou plantas desenvolvendo-se em locais pantanosos apresentam a nível do córtex radicular um aerênquima bem desenvolvido para facilitar o arejamento interno dos tecidos.

No caso de plantas resiníferas ou laticíferas, podem ser normalmente observadas estruturas secretoras (canais, vasos, câmaras secretoras) no córtex radicular.

No córtex da raiz diferenciam-se normalmente:

- **EXODERME**, camada mais externa do córtex, de células suberizadas.

Quando a epiderme cessa a sua função de absorção e normalmente se destaca, as células do córtex subjacentes, suberizam na sua maioria, formando um novo tecido de protecção, a exoderme. Noutros casos a exoderme forma-se mais cedo, estando a epiderme ainda intacta.

A exoderme tanto pode ser unisseriada como multisseriada. Ela pode ser considerada um tipo particular de hipoderme e as suas características estruturais e citoquímicas são bastante semelhantes às da endoderme pois as suas células apresentam-se espessamente suberizadas havendo também, em muitos casos, deposição de lenhina.

As raízes dos pteridófitos são geralmente desprovidas de um tecido com as características da exoderme.

As paredes celulares suberizadas da exoderme reduzem aparentemente as perdas de água da raiz e proporcionam uma melhor defesa contra os microrganismos patogénicos.

-**ENDODERME**, camada mais interna do córtex, normalmente unisseriada, que confina com o cilindro central.

As células da endoderme têm a particularidade de apresentarem as suas paredes com **um dos seguintes tipos de espessamento**:

a) paredes desigualmente espessadas com suberina em U, **endoderme em U**, típica das monocotiledóneas;

b) espessamento de suberina e lenhina em forma de fita ligando as paredes transversais e radiais, na forma de **bandas ou tiras de Caspary** — típica das eudicotiledóneas.

c) paredes mais ou menos **uniformemente espessadas**, ou seja, com **espessamento em O –** que ocorrem em algumas monocotiledóneas, em particular nas orquidáceas.

Na realidade, o que acontece é que inicialmente tanto mono como eudicotiledóneas, começam por apresentar uma endoderme com espessamentos em bandas de Caspary. Este espessamento com suberina faz parte da parede primária e enquanto se mantém na generalidade das eudicotiledóneas, até à altura em que por via do crescimento secundário a endoderme é destruída e libertada para o exterior; nas monocotiledóneas (com estrutura primária persistente), assiste-se posteriormente a um espessamento secundário das células da endoderme com suberina (e também com celulose e lenhina) das paredes radiais e das tangenciais internas, tomando o espessamento das células da endoderme a forma de uma ferradura ou seja um U.

Na endoderme com espessamentos em bandas de Caspary a deposição de suberina é contínua desde a lamela média, e nesta região, a membrana plasmática também se encontra fortemente ligada a essas tiras, formando assim, uma região de forte adesão entre o protoplasma das células endodérmicas e as suas paredes, bem como, entre as paredes de células endodérmicas vizinhas. Como as células da endoderme estão justapostas, sem deixar espaços entre si, e ainda se encontram, fortemente ligadas umas às outras pelas estrias de Caspary, fica assegurado que somente as substâncias que passam pela **selectividade da membrana plasmática** cheguem até ao xilema e daí sejam conduzidas até às extremidades dos caules em crescimento (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

Na generalidade das eudicotiledóneas e gimnospérmicas, que apresentam engrossamento secundário, as células da endoderme não desenvolvem nenhum outro tipo de espessamento e são eliminadas com o córtex aquando do crescimento secundário.

Pelo contrário na generalidade das monocotiledóneas que não apresentam crescimento secundário, a endoderme mantém-se e apresenta modificações a nível da parede celular. Nas regiões mais velhas das raízes, acima da região de absorção, as paredes das células endodérmicas vão sendo recobertas por uma banda de suberina e numa fase posterior por uma espessa camada de lenhina. Este espessamento secundário pode dar-se de modo uniforme em todas as paredes da célula. Originam-se assim endodermes constituídas por células com todas as **paredes mais ou menos uniformemente espessadas**, ou seja, com **espessamento em O**, que não são muito frequentes, mas que podemos encontrar, por exemplo, em algumas orquidáceas. Nestas raízes, as células da endoderme em frente aos elementos de protoxilema não desenvolvem aqueles espessamentos adicionais, constituindo-se como **células de passagem.** Estas células continuam a permitir a passagem radial de água e sais minerais através da membrana plasmática, mesmo nestas regiões mais velhas das raízes, o que deixa de acontecer nas restantes células da endoderme que estiveram sujeitas a espessamentos adicionais da parede.

Nalgumas gramíneas, e.g., *Sprorobolus rigens*, uma ou várias assentadas de células corticais contíguas externamente à endoderme apresentam características semelhantes às da endoderme, nomeadamente no que se refere à impregnação das paredes com suberina e lenhina. Alguns autores têm pois descrito estas estruturas como apresentando **endodermes multisseriadas**.

As raízes das **plantas parasíticas**, geralmente, **não apresentam endoderme**, entendendo-se neste caso que a selecção dos materiais a serem transportados já foi efectuada pela endoderme do hospedeiro.

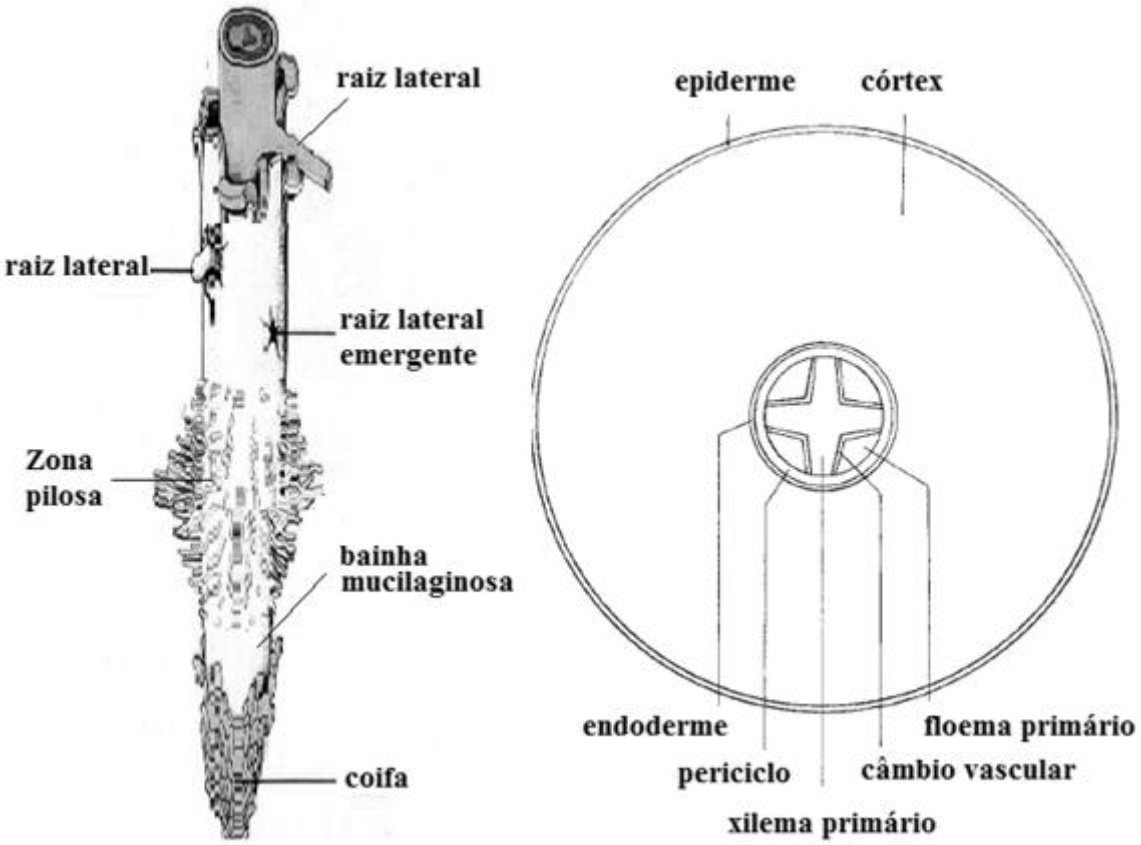



**FIGURA** 85 – Aspecto externo e corte transversal de uma raiz. Notar a origem endógena das raízes laterais, a coifa a proteger o meristema apical e a zona pilosa absorvente. Em termos estruturais ressalta a importância do córtex quando comparado com uma medula inexistente, os feixes simples e alternos, e uma endoderme e periciclo bem distintos. Adap. RAVEN *et al.* (2004).

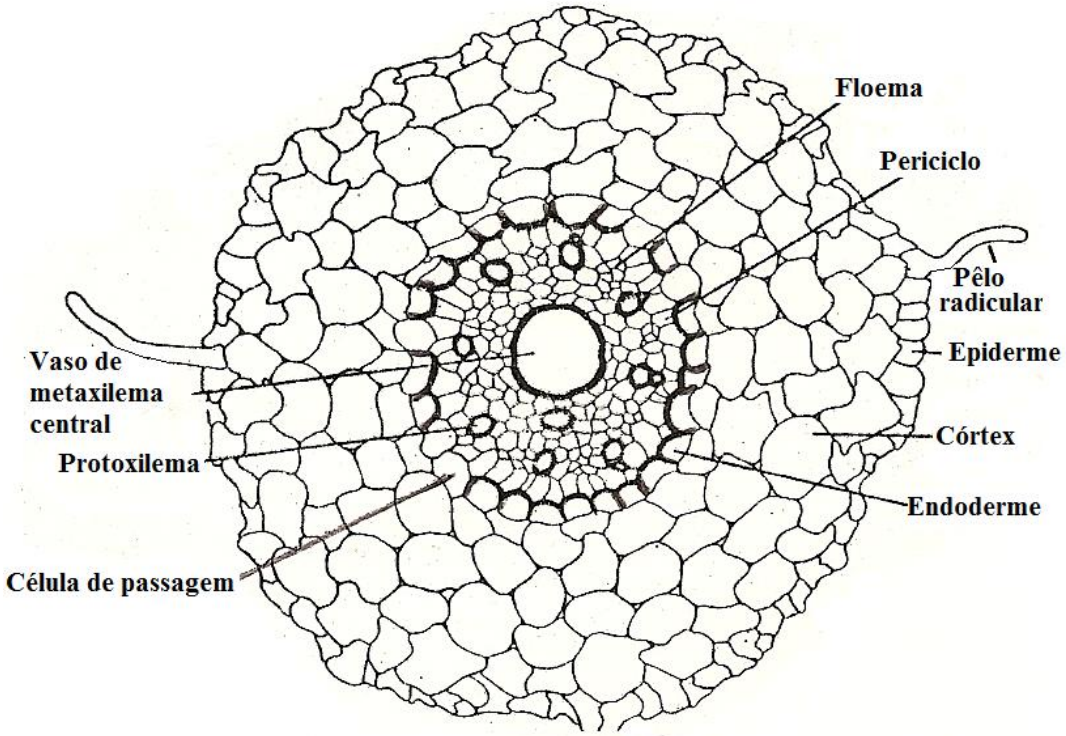



**FIGURA** 86 - Corte transversal de uma raiz do trigo (*Triticum* sp). Pode observar-se a endoderme com espessamento em U e com células de passagem e a disposição endarca dos vasos de metaxilema. FAHN (1990)

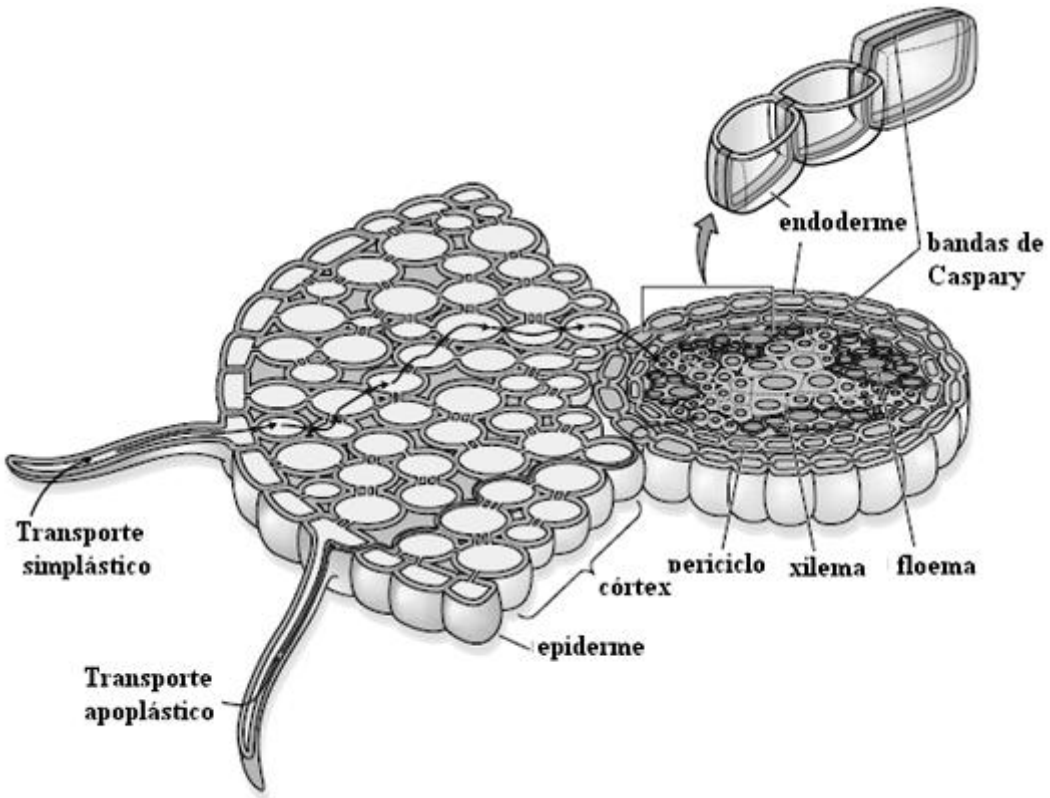



**FIGURA** 87 – O transporte da seiva bruta dos pêlos radiculares até ao xilema até à endoderme pode ocorrer por via apoplástica (entre espaços não vivos, intercelulares e parede celular) ou por via simplástica (entre células vivas). Na endoderme a seiva bruta tem de seguir a via simplástica. Aí tem lugar a selectividade dos produtos que podem ou não entrar na corrente xilémica. A parede das células mais velhas da endoderme apresenta totalmente espessada com suberina o que evita possíveis perdas de água provenientes do xilema por retorno. Uma vez no xilema, o transporte é na sua maioria apoplástico pois verifica-se entre elementos traqueais que são células mortas e desprovidas de conteúdo na maturação. Algum transporte simplástico ocorre entre elementos do parênquima xilémico. STERN *et al.* (2010).

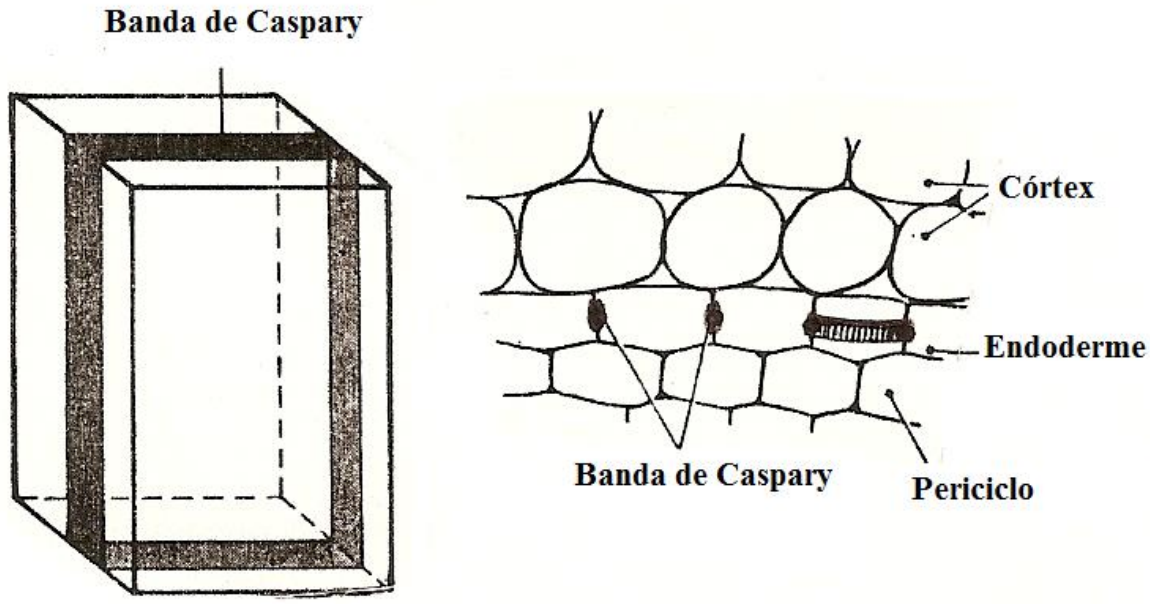



**FIGURA** 88 - Aspecto parcial da endoderme com espessamento em bandas ou tiras de Caspary da raiz de uma eudicotiledónea. Á esquerda, pormenor de uma célula em que se pode observar que as bandas espessadas ocorrem, na forma de um anel, nas paredes transversais e radiais mas estão ausentes nas paredes tangenciais. CAMEFORT (1997).

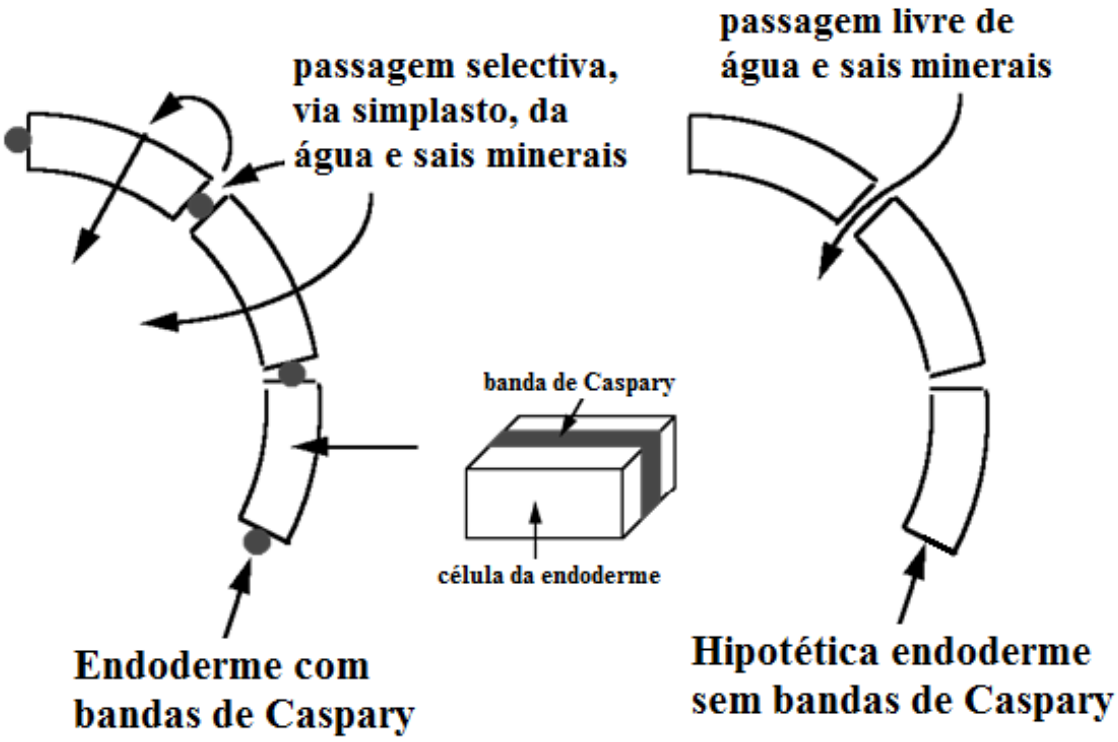



**FIGURA** 89 – É a endoderme que impõe que exista selectividade dos compostos que podem entrar na corrente xilémica sendo provenientes do solo. A situação aqui representada diz respeito à endoderme com espessamentos em bandas de Caspary, típica das eudicotiledóneas. Na endoderme com espessamentos em U das monocotiledóneas, verifica-se igualmente selectividade pois a água e os sais minerais no seu caminho para o cilindro vascular são obrigados a passar pela via simplástica atravessando a endoderme nas células de passagem.

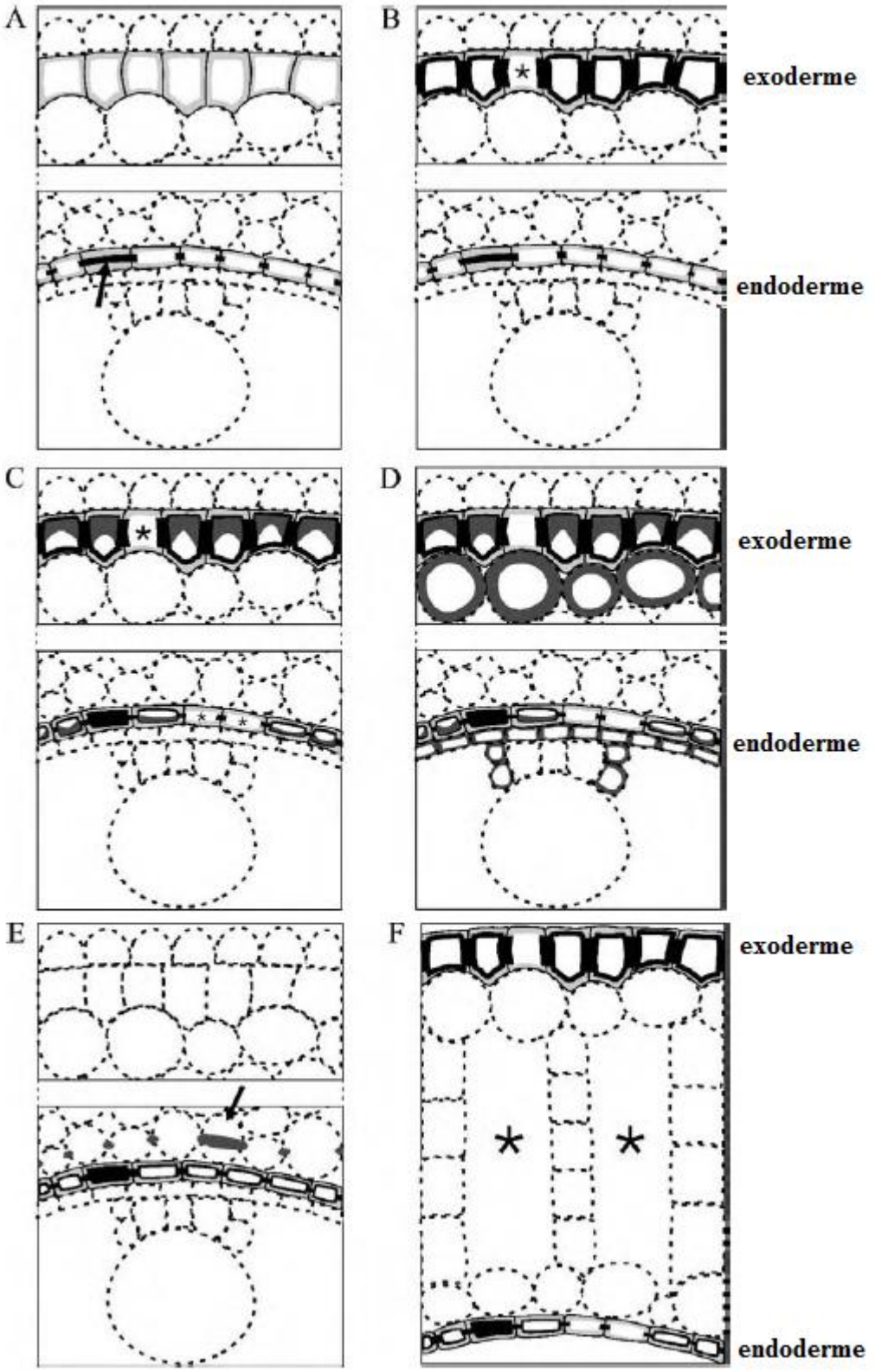



**FIGURA** 90 – Diagramas de raízes para ilustrar a localização e as características da exoderme e da endoderme: A, jovem raiz com exoderme ainda não diferenciada e endoderme em diferenciação; B, raiz mais idosa com exoderme (com célula de passagem) e endoderme diferenciadas; C-D, o espessamento tanto da exoderme como da endoderme torna-se mais acentuado apresentando impregnação com lenhina adicionar ao prévio espessamento com suberina; E, raiz cujas células do córtex que contactam com a endoderme apresentam espessamentos; F, raiz com aerênquima bem desenvolvido. HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005).

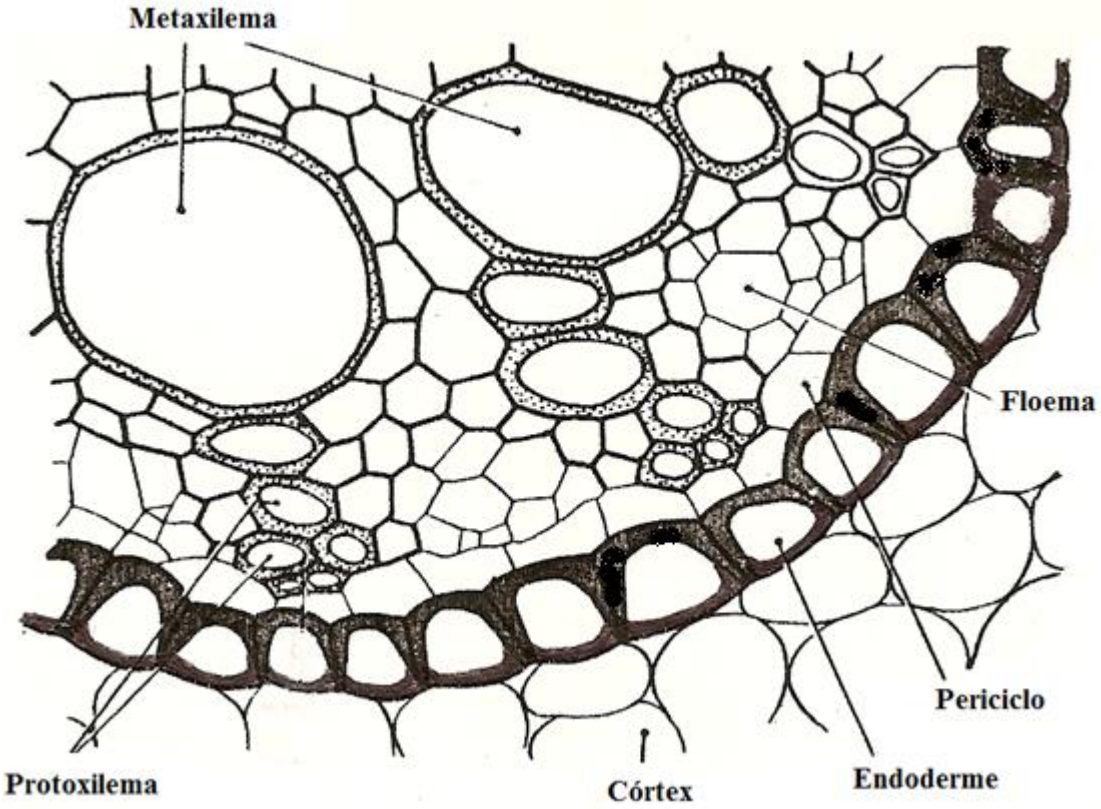



**FIGURA** 91 - Na generalidade das monocotiledóneas que não apresentam crescimento secundário, a endoderme mantém-se e apresenta modificações a nível da parede celular. Nas regiões mais velhas das raízes, as paredes das células endodérmicas vão sendo recobertas por uma banda de suberina e numa fase posterior por uma espessa camada de lenhina. Este espessamento secundário pode dar-se de modo uniforme em todas as paredes da célula, originando-se endodermes constituídas por células com todas as **paredes mais ou menos uniformemente espessadas**, ou seja, com **espessamento em O** (*e.g.*, orquidáceas). CAMEFORT (1997).

# CILINDRO CENTRAL, ESTELA OU CILINDRO VASCULAR

Os limites entre o cilindro central e o córtex, são na raiz, devido à existência de uma endoderme e um periciclo normalmente bem distintos, muito mais marcados do que no caule. O periciclo é incluído no cilindro central e não no córtex por duas razões; em parte devido à sua origem, na mesma sub-região do meristema que origina os tecidos vasculares e em parte devido a razões históricas que se prendem com o conceito de estela, que desenvolveremos mais adiante.

Com origem no **pleroma**, o cilindro central compreende nos casos de maior diferenciação, da periferia para o centro os seguintes tecidos:

• **PERICICLO** OU **CAMADA RIZOGÉNICA** - normalmente constituído por um anel unisseriado de parênquima cujas células conservam ou parecem poder readquirir, com grande facilidade, por desdiferenciação a condição meristemática.

As paredes radiais das células do periciclo alternam, como regra, de forma bastante característica, com as da endoderme.

É no periciclo, que têm origem as raízes laterais, parte do câmbio e nalguns casos a felogene. Pelo facto do periciclo ser responsável pela formação das raízes laterais, alguns autores também lhe têm atribuído a designação de **camada rizogénica.**

Menos frequentemente, o periciclo é **multisseriado** (e.g., *Agave*, *Morus*, Arecaceae), ou, não é constituído por um anel contínuo, encontrando-se interrompido por elementos do protoxilema ou do protofloema. Raramente o **periciclo está ausente**, como acontece em certas espécies aquáticas e parasíticas.

Na generalidade das monocotiledóneas, que não apresentam engrossamento secundário, assiste-se frequentemente à esclerificação do periciclo nas regiões mais velhas da raiz (FAHN, 1990).

• **TECIDO VASCULAR** - na forma de **feixes simples** e **alternos**, de xilema (**feixes xilémicos** ou **lenhosos**) e de floema (**feixes floémicos** ou **liberinos**).

Conforme o número de **feixes**, ou **pólos**, assim a estrutura primária da raiz se denomina monarca (1 feixe lenhoso + 1 feixe liberino), diarca, triarca, tetrarca e poliarca. As raízes de algumas palmeiras (Arecaceae) chegam a apresentar mais de 100 pólos de xilema e outros tantos de floema. Apesar do número de pólos ser característico para certos grupos vegetais, a variação no número de feixes de xilema pode verificar-se numa mesma raiz, dado que, por vezes, nas regiões distais (mais jovens) o xilema apresenta-se distribuído por um número de feixes menor do que nas regiões proximais, mais idosas (MAUSETH, 2008).

O **floema** diferencia-se primeiro que o xilema. A sua **diferenciação é centrípeta**, como aliás acontece também no caule.

Com algumas excepções, os elementos crivosos dos feixes liberinos são constituídos por tubos crivosos nas angiospérmicas e por células crivosos nas gimnospérmicas.

Na maioria das espécies o floema primário não apresenta, pelo menos inicialmente, fibras.

Na raiz o **xilema**, ao contrário do que acontece no caule é de **formação centrípeta** pelo que os elementos de metaxilema de maior diâmetro ocupam posição central ou próxima. O protoxilema diz-se por isso exarco e o **metaxilema endarco.**

Com algumas excepções, os feixes lenhosos, têm como elementos traqueais, vasos lenhosos e por vezes também traqueídos nas angiospérmicas e apenas traqueídos nas gimnospérmicas.

As raízes das monocotiledóneas são caracterizadas por apresentarem geralmente um maior número de feixes condutores que as eudicotiledóneas, o que aliás tem toda a razão de ser pois como se sabe, o caule das monocotiledóneas apresenta também, como regra, um número mais elevado de feixes. Algumas palmeiras e pandanáceas chegam a apresentar mais de 100 feixes lenhosos e outros tantos liberinos a nível da raiz. No outro extremo estão as raízes monarcas da eudicotiledónea aquática, *Trapa natans*, e das raízes de alguns fetos *(e.g., Ophioglossum lusitanicum, Marattia fraxinea)* que apresentam um único feixe lenhoso e outro liberino.

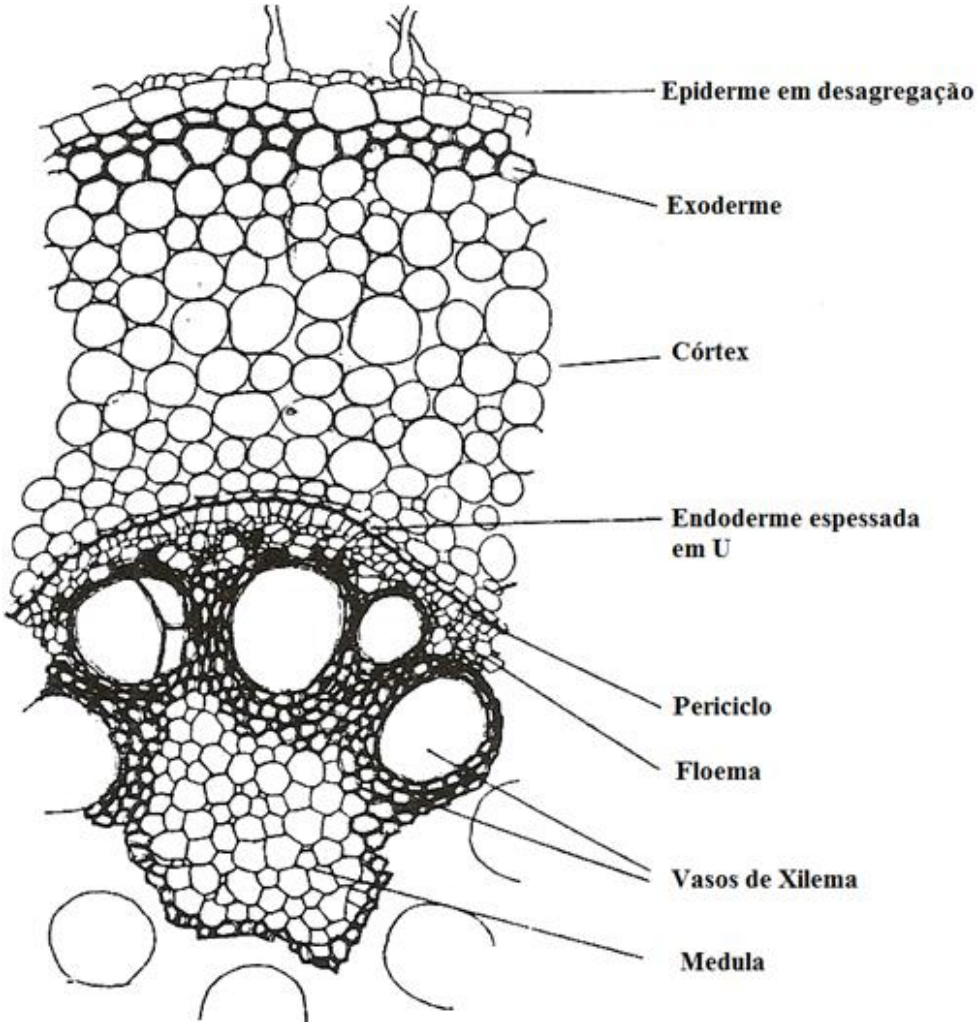



**FIGURA** 92 - Raiz do milho (*Zea mays* ), aspecto parcial da sua estrutura. BRACEGIRDLE & MILES (1975)

• **MEDULA** - região central, como regra de dimensões reduzidas ou mesmo em grande parte dos casos inexistente, de tecido parenquimatoso, que pode, mais tarde, por lenhificação secundária das suas paredes transformar-se num esclerênquima.

Algumas vezes a medula prolonga-se através de raios medulares de parênquima, preenchendo parte dos espaços entre os feixes condutores.

Em muitas raízes, sobretudo no caso das eudicotiledóneas não existe uma região central parenquimatosa, ou seja, falta a medula, e então a região central das raízes é ocupada com um ou vários vasos, normalmente de apreciável diâmetro, de metaxilema.

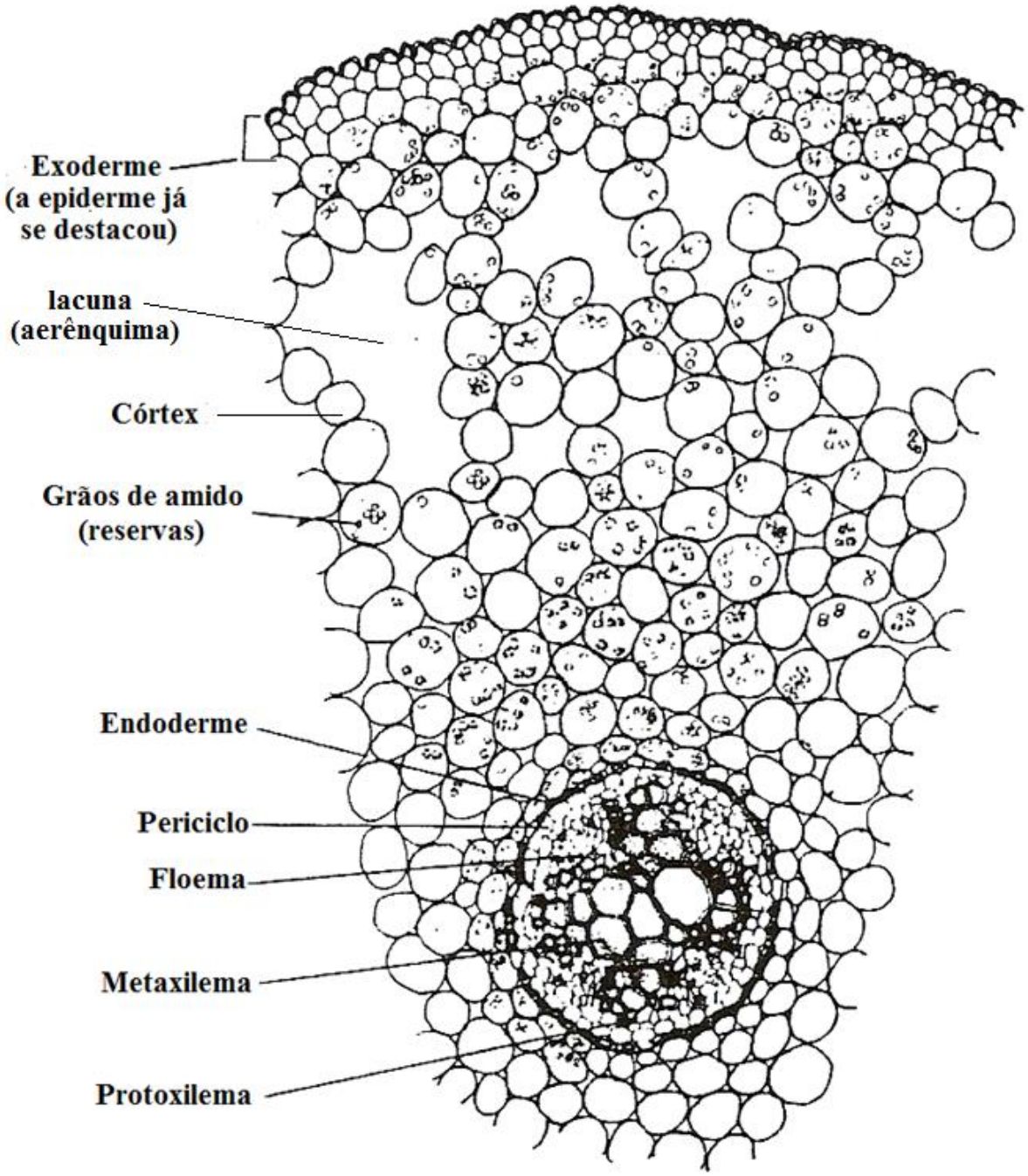



**FIGURA** 93 - Raiz de *Ranunculus* sp., aspecto parcial da sua estrutura. BRACEGIRDLE & MILES (1975)

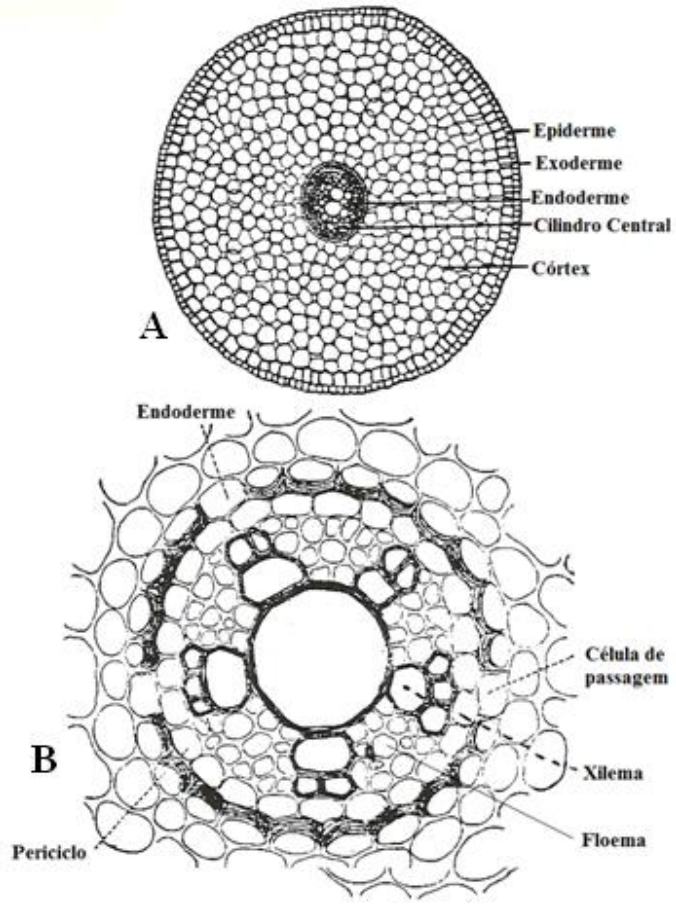



**FIGURA** 94 - Raiz da cebola (*Allium cepa* ); aspecto geral da sua estrutura (A) e pormenor do cilindro central (B). Adap. CAMEFORT (1997).

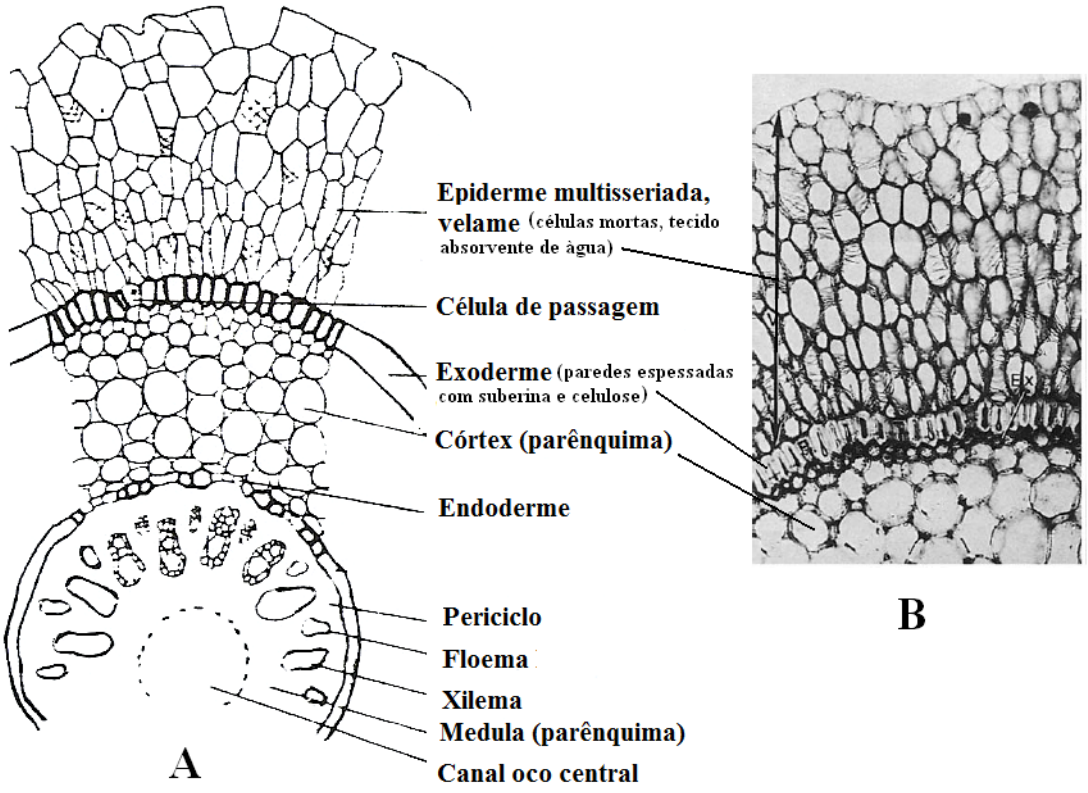



**FIGURA** 95 - Raiz de uma epífita, *Dendrobium* sp.; A, aspecto parcial da sua estrutura; B, pormenor do velame e da exoderme. Adap. BRACEGIRDLE & MILES (1975)

# 2.3. ORIGEM, CRESCIMENTO E RAMIFICAÇÃO DAS RAÍZES

## 2.3.1.ORIGEM

Na generalidade das gimnospérmicas e eudicotiledóneas, as raízes provêm da(s) radícula(s) do embrião, dizendo-se **seminais**.

Na maioria das monocotiledóneas as raízes seminais ou primárias vivem pouco tempo sendo substituídas por raízes **adventícias** formadas endogenamente nos caules ou nos seus esboços (gemas). Os primórdios das raízes adventícias podem ter origem nos mais diversos tecidos do caule (epiderme e camadas subjacentes do córtex, periciclo, raios do parênquima, ... etc.).

Um caso muito particular diz respeito às palmeiras do género *Cryosophila* que apresentam algumas raízes adventícias transformadas em espinhos cuja função não foi ainda esclarecida. E, as begónias (*Begonia* spp.) têm a capacidade de desenvolver raízes adventícias (assim como caules adventícios) a partir dos tecidos maduros das folhas.

Sobretudo algumas eudicotiledóneas, caso por exemplo da hera (*Hedera helix*) podem apresentar activas raízes seminais e adventícias na mesma planta.

Nos pteridófitos o sistema radicular é sempre constituído na sua totalidade por raízes adventícias.

## 2.3.2. ORGANIZAÇÃO DO MERISTEMA APICAL

A raiz cresce pelo ápice, ou seja, tem crescimento apical ou terminal.

O cone, ápice ou ponto vegetativo, meristema responsável por este crescimento, encontra-se na raiz devidamente protegido pela coifa ou caliptra.

### PTERIDÓFITOS

Tem sido classicamente aceite que o crescimento dos eixos tem origem, nas divisões sucessivas de uma única célula apical tetraédrica, na generalidade dos pteridófitos ou lenticular (*Pteridium aquilinum*) ou num grupo de células que se encontram organizadas constituindo um meristema (espermatófitos).

Estudos mais recentes (RANKER & HAUFLER, 2008) mostraram que a situação não é exactamente aquela que se pensava, ou seja:

- nos Pterophyta, fetos, ou fetos verdadeiros, grupo maioritário nos pteridófitos e ainda nas Selaginellaceae, o crescimento dos eixos deve-se às divisões de uma única célula apical;
- nos espermatófitos e ainda nas Lycopodiaceae e Isoetaceae, o crescimento dos eixos deve-se às divisões de mais do que uma célula apical.

Alguns autores consideram que os meristemas apicais das Lycopodiaceae e Isoetaceae devem ser considerados num tipo especial de meristema apical, enquanto outros os consideram semelhantes aos das plantas com semente (RANKER & HAUFLER, 2008). É uma questão que está actualmente em aberto e necessita investigações mais aprofundadas.

De um ponto de vista filogenético os meristemas apicais pluricelulares são considerados mais evoluídos e tem sido unanimemente aceite que representam uma vantagem evolutiva em caso de se verificarem mutações nas iniciais apicais. No entanto, segundo RANKER & HAUFLER (2008) alguns registos fósseis parecem não ser inteiramente compatíveis com tais assunções.

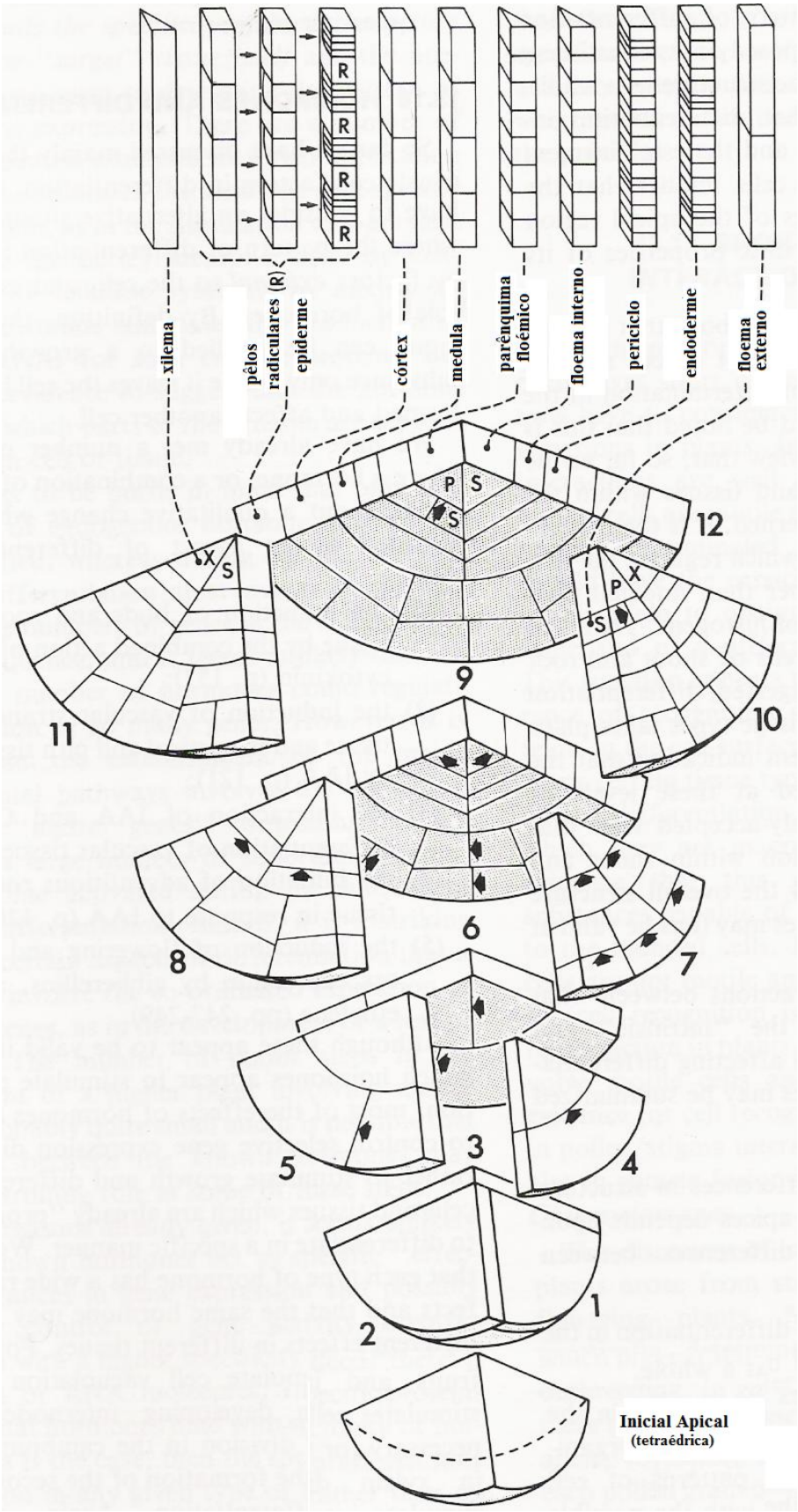



**FIGURA** 96 – Esquema que pretende ilustrar o padrão das divisões celulares que ocorrem no ápice radicular do pteridófito aquático, *Azolla pinnata*, em que a partir de uma única célula inicial apical tetraédrica, tem origem todo o seu sistema radicular. As divisões celulares dão-se segundo 3 planos e a partir de determinada altura já é possível observar fiadas axiais de **células derivadas**, cujo conjunto constitui os **merófitos** ou **segmentos**, que se irão diferenciar nos vários tecidos da raiz. WAREING (1990).

# ESPERMATÓFITOS

Sobre a interpretação da estrutura e funcionamento do meristema apical radicular nos espermatófitos têm surgido, ao longo dos tempos, inúmeras concepções.

## CONCEPÇÃO CLÁSSICA
## TEORIA DOS HISTOGENES DE HANSTEIN

Segundo a teoria dos histogenes de HANSTEIN, que data de 1870, os diferentes tecidos da raiz são formados pela actividade de três camadas mais ou menos distintas, em que podemos considerar dividido o meristema apical da raiz:

a) **dermatogene** (protoderme), camada mais externa, responsável pela formação da epiderme;
b) **periblema**, porção do meristema que origina o córtex;
c) **pleroma**, porção mais interna do meristema, de cuja diferenciação resulta o cilindro central.

Esta teoria veio no entanto a ser bastante contestada e isto porque a sua aplicação a muitas espécies se mostrava problemática.

## CONCEPÇÃO MODERNA

ESAU (2002), defende que não é possível reconhecer em todos os casos uma estreita correspondência entre as camadas de células do meristema e os tecidos maduros da raiz. Advoga assim, no que é acompanhada por CUTTER (1987) e CAMEFORT (1997), a distinção de **dois tipos principais de organização do meristema apical**:

**1) ORGANIZAÇÃO APICAL DO TIPO FECHADO**; o caso em que, o cilindro central, o córtex e a coifa, podem ser identificados como tendo sido originados em camadas distintas do meristema e em que a epiderme se diferencia quer a partir da porção mais externa do córtex, quer a partir das mesmas iniciais que originaram a coifa.

Incluem-se neste caso a **maioria das angiospérmicas** cujo ápice radicular apresenta **três histogenes**, e ;

a) **na maioria das monocotiledóneas**, a camada externa origina a coifa, a intermédia diferencia a epiderme e o córtex, e a interna origina o cilindro central;

b) **na maioria das eudicotiledóneas**, a camada externa origina a coifa e a epiderme, a camada intermédia diferencia o córtex, e a interna o cilindro central.

**2) ORGANIZAÇÃO APICAL DO TIPO ABERTO**, o caso em que, todas as regiões ou, pelo menos, o córtex e a coifa, têm uma origem mais ou menos comum, num mesmo grupo de células. Este tipo de meristema, é sem dúvida mais primitivo, pois se aproxima mais do caso das plantas inferiores (incluindo os pteridófitos) em que apenas uma mesma célula está na origem dos vários tecidos da raiz.

Na generalidade das gimnospérmicas e apenas em algumas angiospérmicas, o ápice radicular compreende **dois histogenes**, ou seja, duas camadas de células: uma externa que está na origem da coifa, epiderme e córtex e uma camada interna que origina o cilindro central.

Refira-se ainda que **algumas monocotiledóneas aquáticas** evidenciam **quatro grupos de iniciais**, e nestes casos pode falar-se com uma certa propriedade numa quarta camada (ou histogene), a **caliptrogene**, camada mais externa que origina apenas a coifa, enquanto os outros três histogenes diferenciam respectivamente do exterior para o interior, a epiderme, o córtex e o cilindro central CAMEFORT (1997).

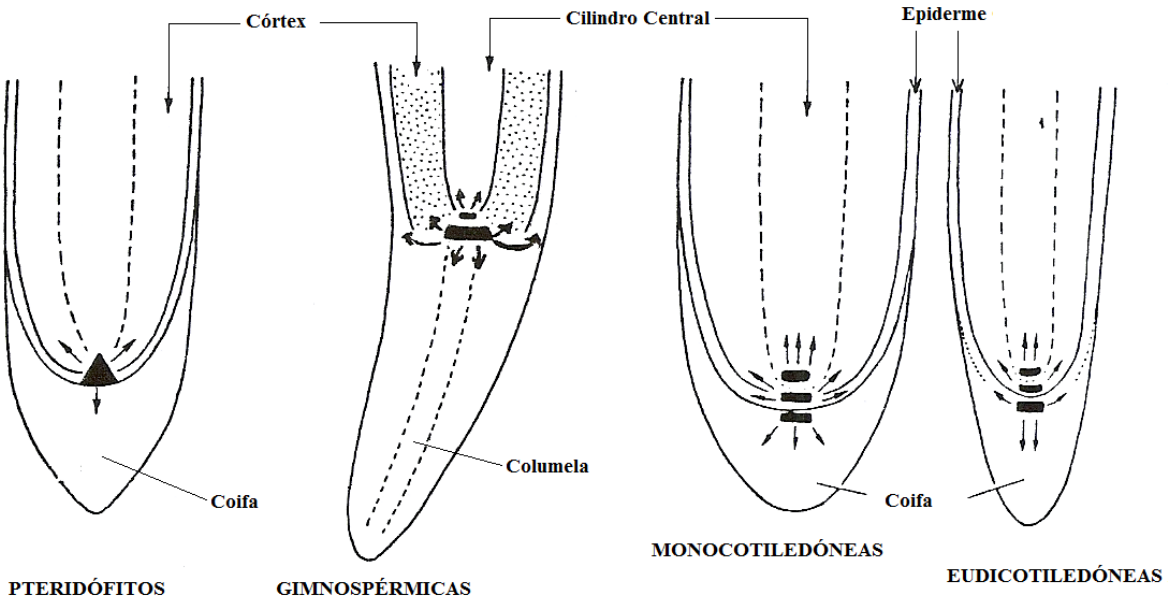



**FIGURA** 97 - Esquema clássico de interpretação do meristema radicular no que respeita ao modo de funcionamento das suas iniciais. Adap. CAMEFORT (1997).

# APLICAÇÃO DO CONCEITO DE CENTRO QUIESCENTE À INTERPRETAÇÃO DO MERISTEMA APICAL RADICULAR

Muitos investigadores, entre os quais DORMER (1972), CUTTER (1987), CAMEFORT (1997) e ESAU (2002), aplicam à interpretação do meristema radicular o conceito de centro quiescente.

Como é sabido, CLOWES no seguimento dos estudos de BUVAT e seus discípulos GENEVES et LIARD (trabalhos realizados entre 1951 e 1953), introduziu pela primeira vez em 1965, o conceito de centro quiescente.

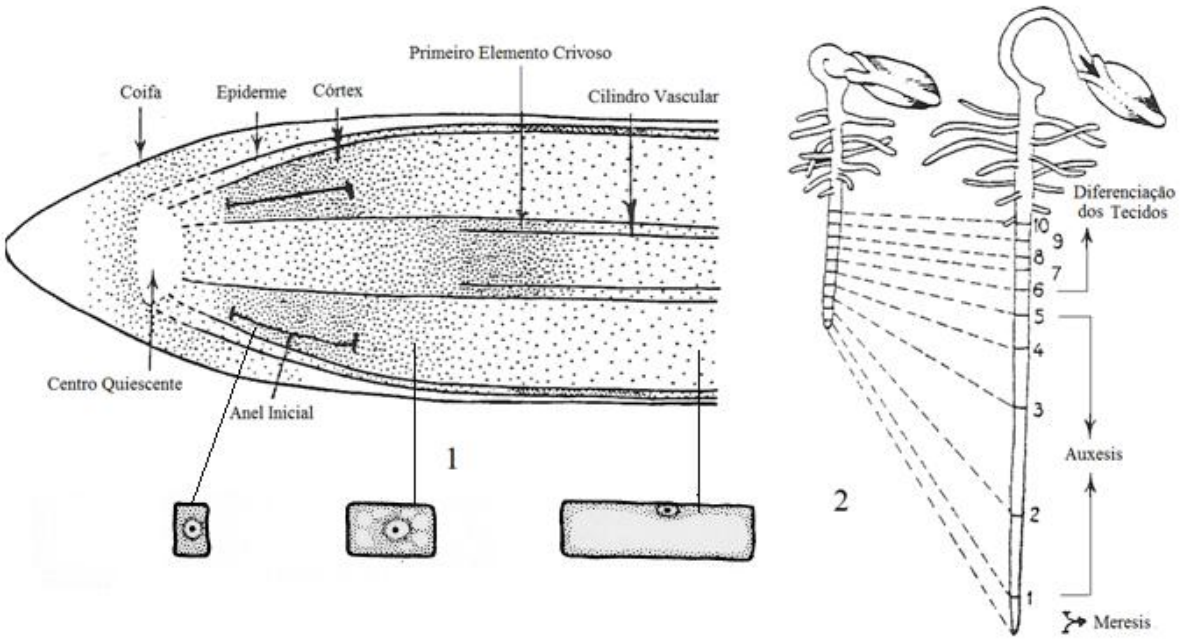



**FIGURA** 98 - Ápice da raiz de *Allium cepa*, observando-se a coifa ou caliptra e o centro quiescente. No anel inicial a frequência das mitoses é proporcional á densidade das pontuações. Adap. ESAU (2002).

Depois de intensos estudos sobre a repartição e frequência das mitoses nas células que constituem o ápice radicular foi possível concluir que não estava correcta a concepção clássica de que eram as células localizadas mesmo no ápice do ponto vegetativo, **promeristema**, que empreendiam um maior número de divisões, não sendo por isso responsáveis, como se pensava inicialmente, por uma intensa multiplicação celular.

Muito pelo contrário, foi possível confirmar em muitos casos, que as células classicamente consideradas iniciais, se dividiam muito pouco, constituindo por isso mesmo um **centro quiescente**. Era à volta destas células da extremidade do ponto vegetativo, no **anel inicial** e por dentro destas, no **meristema medular**, que a actividade mitótica era de facto muito intensa e responsável, aí sim, por um aumento significativo do número de células, tão importante para o crescimento da raiz.

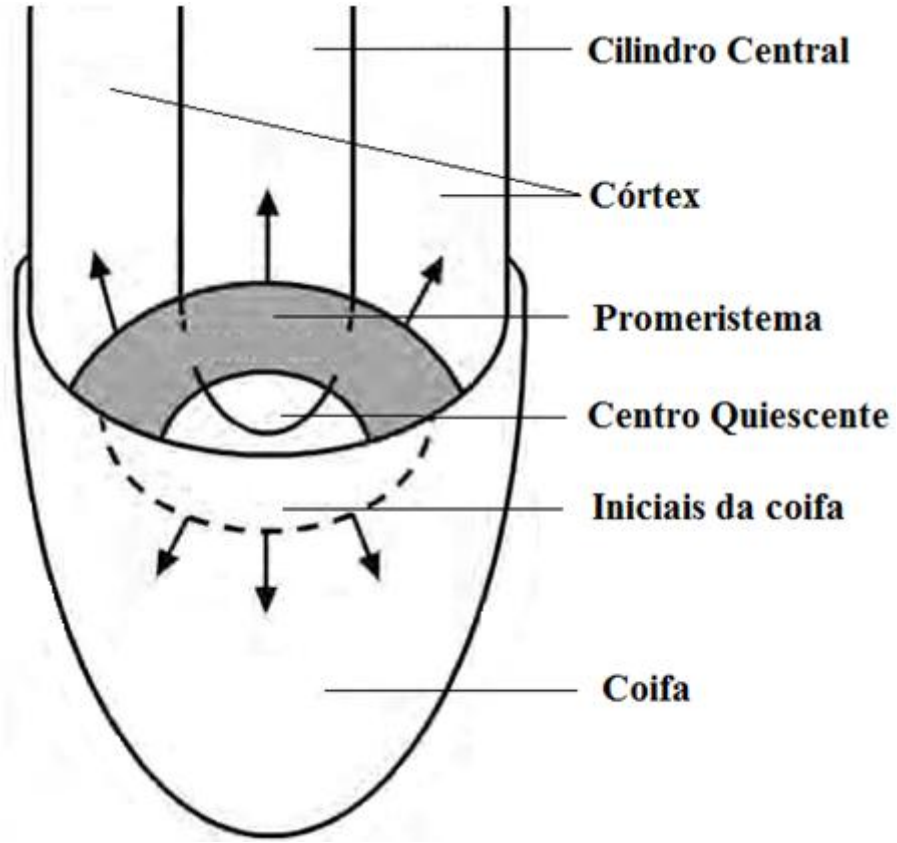



**FIGURA** 99 - Esquema da organização e funcionamento do meristema apical radicular. RUDALL (2007)

Surgia assim, a moderna teoria do centro quiescente, e do anel inicial, que será abordada de uma forma mais detalhada, quando mais à frente tratarmos do Caule.

A existência de uma relativa dormência a nível da região terminal do meristema radicular, ou seja, por outras palavras, a existência de um centro quiescente parece ser determinada por razões ambientais. Como referem STEEVES & SUSSEX (1989), foi confirmado que em *Euphorbia esula*, em correspondência com as flutuações sazonais do clima podia ser observado ou não um centro quiescente, bem como o facto de que este podia ser activado, em condições de laboratório, pela adição de determinados nutrientes ao meio. Por outro lado, ainda em *Euphorbia esula*, foi possível constatar que enquanto na raiz principal e nas raízes mais idosas em geral, era mais facilmente discernível um centro quiescente, nas raízes laterais e nas raízes mais jovens, tal já não acontecia. Nalgumas espécies, como referem STEEVES & SUSSEX (1989), não tem sido possível de todo encontrar um centro quiescente.

Em condições normais, o centro quiescente não perde totalmente a sua capacidade de divisão. Ele é mesmo capaz de repovoar as regiões meristemáticas vizinhas quando elas são danificadas. RAVEN *et al.* (2004), referem que num estudo em que centros quiescentes de milho (Zea ***mays)*** cresceram em cultura estéril, foi observado que eles têm a capacidade de formar raízes inteiras sem antes formar um calo, ou tecido de cicatrização. Igualmente foi possível mostrar uma estreita correlação entre o tamanho do centro quiescente e a complexidade do sistema vascular da raiz. O centro quiescente parece assim desempenhar um papel essencial no desenvolvimento e organização da raiz

Para STEEVES & SUSSEX (1989), existem ainda muitas dúvidas no que respeita à aplicação de uma ou de outra teoria, não se sabendo mesmo ao certo até que ponto estas podem ser conciliáveis e complementares na interpretação dos ápices radiculares e caulinares e não contraditórias. Espera-se que uma maior uniformização e aperfeiçoamento dos métodos de estudo dos meristemas apicais (microcirurgia, análise clonal,… etc.) possam vir a trazer maiores esclarecimentos sobre a sua organização e o seu funcionamento.

# CRESCIMENTO TERMINAL E SUBTERMINAL: *MERESIS* e *AUXESIS*

O alongamento da raiz, tal como acontece com o crescimento do caule, deve-se, em primeiro lugar a um **crescimento terminal** por via da intensa multiplicação celular (**meresis**), cuja sede é indiscutivelmente o ápice radicular, onde estão continuamente a ser produzidas novas células, mas deve-se também de uma forma muito significativa a um **crescimento subterminal** por via do aumento do tamanho das células recém-formadas (**auxesis**). A sede desta última componente do crescimento radicular, *auxesis*, é como tem sido demonstrado experimentalmente por diversos investigadores, a região de alongamento por excelência da raiz, que se situa entre a coifa e a zona pilosa, região que recebe por isso a designação de **zona de crescimento**.

Verifica-se assim, por outras palavras, uma intensa produção de células indiferenciadas pelo ápice vegetativo (*meresis*) e depois o crescimento destas células na zona de crescimento subterminal localizada mais acima (*auxesis*).

Nas raízes a região de alongamento é, no entanto, normalmente bastante mais curta do que nos caules, encontrando-se restringida a uma pequena porção de tecidos.

Por outro lado, as raízes têm como regra crescimento indefinido dada a persistência durante toda a vida da planta do ápice vegetativo, ao contrário do caule em que muitas vezes, por via da indução floral, o crescimento terminal é definitivamente interrompido, pelo menos nalguns ápices.

O crescimento das raízes é condicionado pelos mais variados factores entre os quais a disponibilidade em nutrientes.

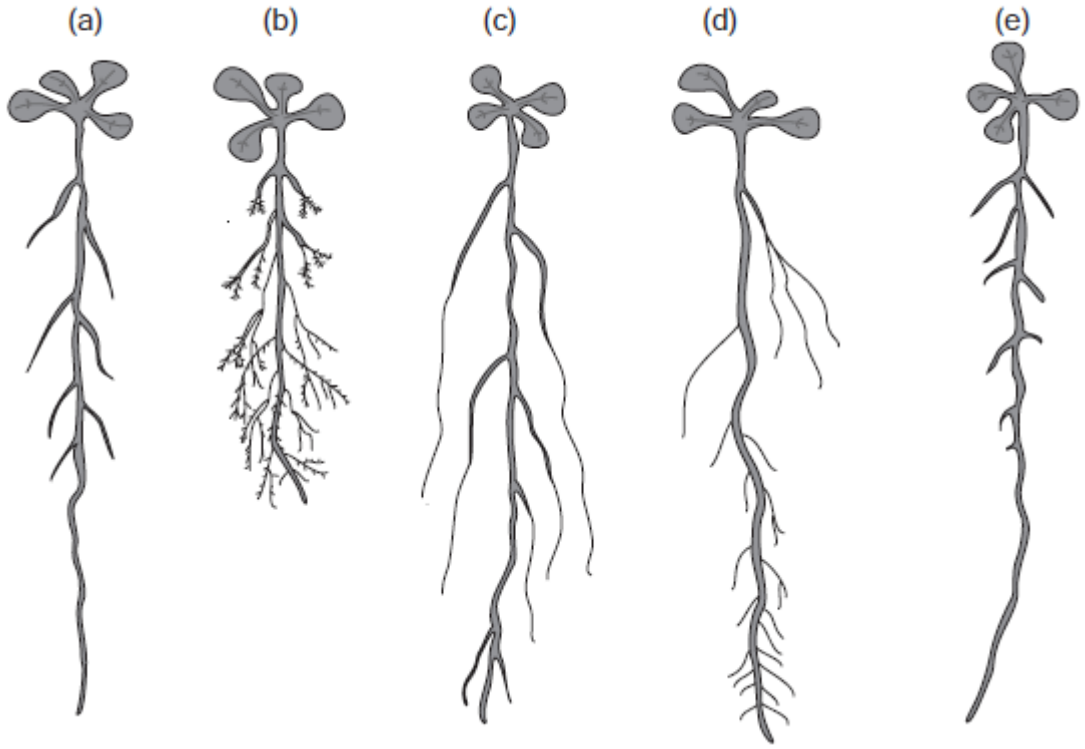



**FIGURA** 100 – Efeito da disponibilidade em nutrientes no crescimento das raízes de *Arabidopsis* sp: a) crescimento em condições ideais; b) substrato deficiente em fósforo; c) substrato deficiente em azoto; d) substrato deficiente em enxofre; substrato deficiente em potássio. WAISEL *et al.* (2002).

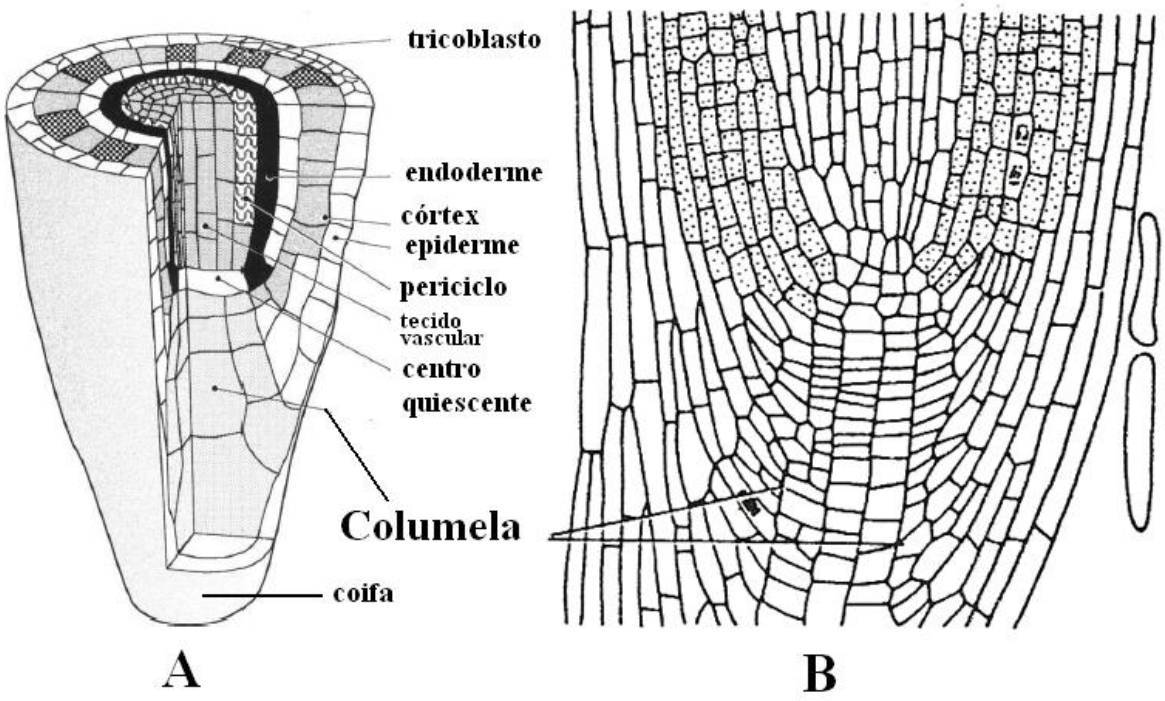



**FIGURA** 101 – A, Sector da raiz de *Anagallis* sp., ilustrando o habitual arranjo dos tecidos e a região central da coifa que é a columela; B, diagrama do ápice radicular de *Picea* sp., observando-se na coifa uma região central, a columela, cujas células se dividem transversalmente e que tem a função de orientar a raiz no seu crescimento "percebendo" a gravidade. Adap. BEECKMAN (2010).

## 2.3.3. RAMIFICAÇÃO DAS RAÍZES

Na generalidade das plantas vasculares as raízes laterais têm origem a uma certa distância do ponto vegetativo terminal, nos tecidos periféricos do cilindro central ou seja mais concretamente a partir do periciclo nos espermatófitos e da endoderme nos pteridófitos. Em certas angiospérmicas, como sejam as cucurbitáceas e as leguminosas, a endoderme e por vezes as camadas de córtex adjacentes contribuem conjuntamente com o periciclo para a formação das raízes laterais (ou secundárias).

Dada a sua origem profunda, no periciclo, as raízes laterais dizem-se **endógenas**, ao contrário do que acontece no caule em que os primórdios folheares e caulinares (ou seja as gemas, que são os esboços da ramificação do caule) se originam desde logo na camada mais externa do meristema caulinar, denominando-se por isso mesmo **exógenos**. Num grupo restrito de plantas vasculares, os Lycophyta as ramificações das raízes têm origem exógena, terminal.

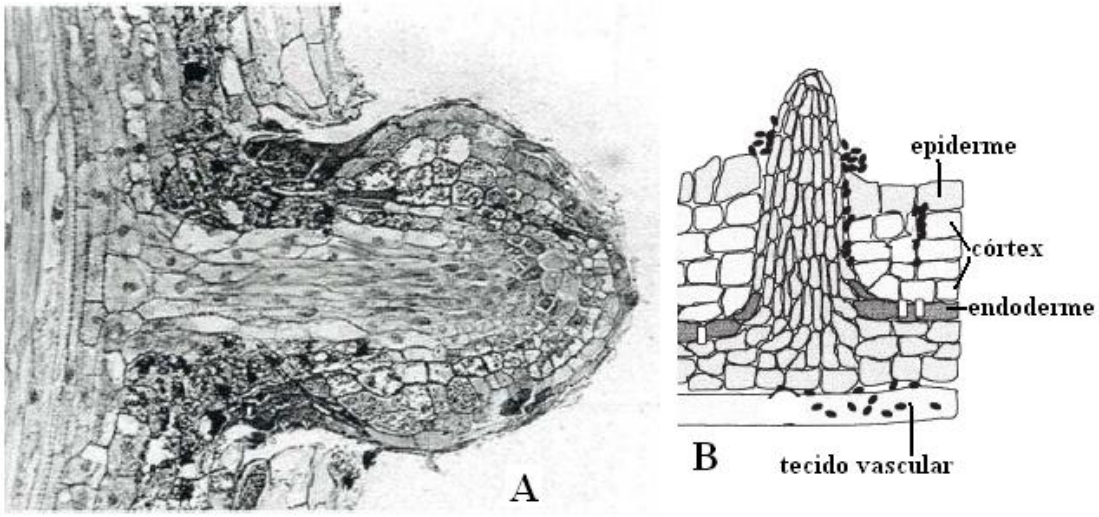



**FIGURA** 102 – A, estádio tardio do desenvolvimento de uma raiz lateral em *Pinus* sp.; B, diagrama que ilustra o facto da região envolvente á emergência das raízes laterais ser um local privilegiado para a penetração de microrganismos no córtex radicular. Adap. PALLARDY (2008).

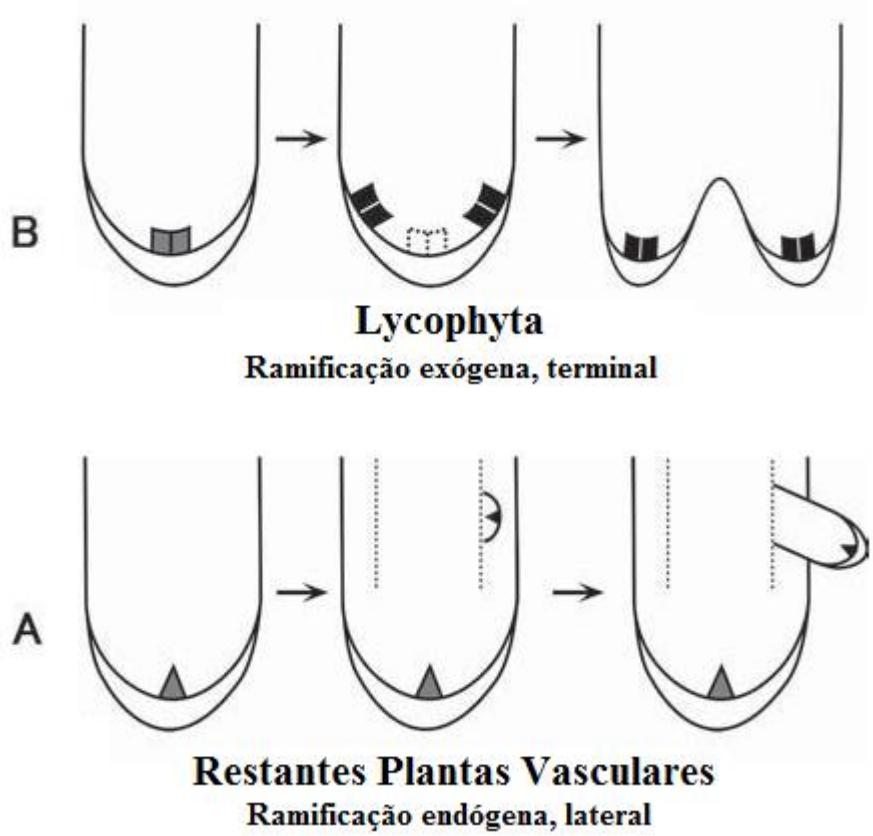



**FIGURA** 103 – Diagrama ilustrando os dois padrões de ramificação da raiz: A, ramificação exógena, terminal, nos Lycophyta; B, ramificação endógena, lateral, nos espermatófitos e pteridófitos, excepto nos licófitos. RANKER & HAUFLER (2008)

Acontece por outras palavras que, a raiz primeiro apenas cresce e só mais tarde forma as suas ramificações (a partir de tecidos internos) enquanto no caule à medida que este cresce se vão formando desde logo na periferia do meristema apical os esboços folhares e os primórdios caulinares de que se originam as ramificações do caule.

Contudo, conforme refere CUTTER (1987), em algumas espécies, na sua maioria aquáticas, os primórdios das raízes laterais formam-se muito próximo da região distal do meristema apical ainda a partir de células meristemáticas pelo que a sua origem parece exógena. Além disso, como nestes casos o número de raízes laterais formadas é grande, a questão que se tem posto, mas para a qual não existe resposta, é a de saber se o mecanismo de controlo da iniciação dos primórdios é semelhante àquele que ocorre no meristema apical caulinar com a filotaxia.

As raízes laterais têm origem, como regra, num grupo bem localizado de células do periciclo, **placa** ou **arco rizogénico**, que sendo parenquimatosas retomam por desdiferenciação a condição meristemática, começando por originar por divisões sucessivas um primórdio radicular que cresce rapidamente em direcção ao exterior. Enquanto atravessa o córtex rompendo-o, este **primórdio radicular** organiza-se internamente e diferencia um ponto vegetativo distinto, com a sua coifa ou caliptra protectora. Os tecidos vasculares da raiz lateral vão-se diferenciando e quando o primórdio atinge a superfície, os elementos vasculares da raiz principal já se encontram ligados aos da raiz lateral garantindo-se assim a continuidade entre os tecidos condutores das duas raízes. Julga-se que o rompimento dos tecidos do córtex é facilitado pela acção de destruição dos tecidos corticais por enzimas segregadas pelas células periféricas do primórdio.

Diversos trabalhos experimentais têm demonstrado que o desenvolvimento de raízes laterais pode ser estimulado pela aplicação de hormonas como é o caso das giberelinas e das auxinas e que a remoção do ápice radicular estimula normalmente o desenvolvimento precoce de raízes laterais. Parece por isso razoável supor, conforme defende GEMMELL (1977) que o ápice radicular seja responsável pela síntese de citocininas que presentes em elevada concentração funcionam como inibidores enquanto em locais mais afastados do ápice e atingindo-se um equilíbrio apropriado entre auxinas e citocininas pode então dar-se o desenvolvimento de raízes laterais. Por outro lado, segundo aquele mesmo autor, em raízes da ervilheira, foi demonstrado que o desenvolvimento de raízes laterais é afectado pela luz, parecendo mesmo actuar o sistema do **fitocromo**, comparável àquele que afecta a floração.

As raízes adventícias, que se desenvolvem nos caules de muitas espécies (caso das raízes aéreas da hera, *Hedera helix* ), têm também normalmente origem endógena, a partir de tecidos adultos.

Nos pteridófitos as raízes laterais desenvolvem-se em geral a partir de uma única **célula rizogénica**. A ramificação da raiz inicia-se sempre a uma certa distância do ápice vegetativo, normalmente por cima da zona pilosa. Como excepção apenas é conhecido o caso de certas licopodiáceas em que a ramificação é dicotómica e se faz por bifurcação do ponto vegetativo (VASCONCELLOS & COUTINHO, 1969).

Relativamente à disposição das raízes laterais, verifica-se que estas se inserem normalmente em fiadas longitudinais distintas, segundo um número definido e constante.

O número de fiadas longitudinais segundo as quais se dispõem as raízes laterais está em estreita relação com o número de feixes lenhosos da raiz. Assim, nas raízes diarcas as raízes laterais formam-se por fora dos raios de parênquima que separam os feixes lenhosos dos liberinos, resultando quatro fiadas longitudinais, ou seja, o dobro do número de feixes lenhosos — **disposição diplóstica**.

Nas raízes com três ou mais feixes lenhosos (triarcas a poliarcas), o número de séries longitudinais de raízes laterais é geralmente igual ao número de feixes lenhosos — **disposição isóstica** — e duas situações podem então ser observadas:

- na maioria dos casos, as raízes laterais formam-se **por fora dos feixes lenhosos.**
- sobretudo em certas monocotiledóneas, as raízes laterais originam-se **por fora dos feixes liberinos.**

Embora, menos frequentes, existem também casos de raízes, com mais de dois feixes lenhosos que apresentam uma disposição diplóstica de raízes laterais.

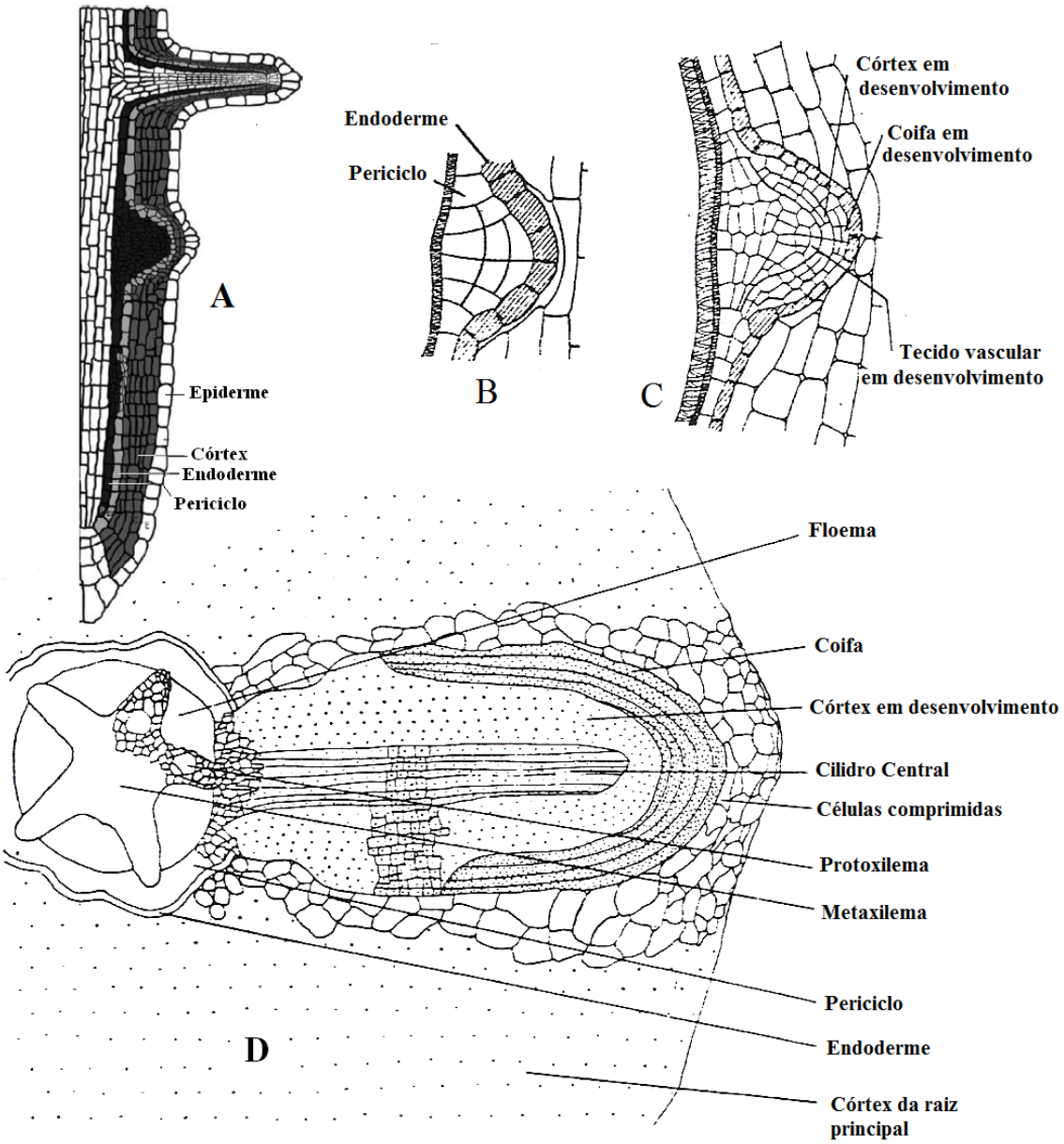



**FIGURA** 104 -Aspectos progressivos do desenvolvimento de uma raiz lateral.
Adap. de BRACEGIRDLE & MILES (1975) e CAMEFORT (1977).

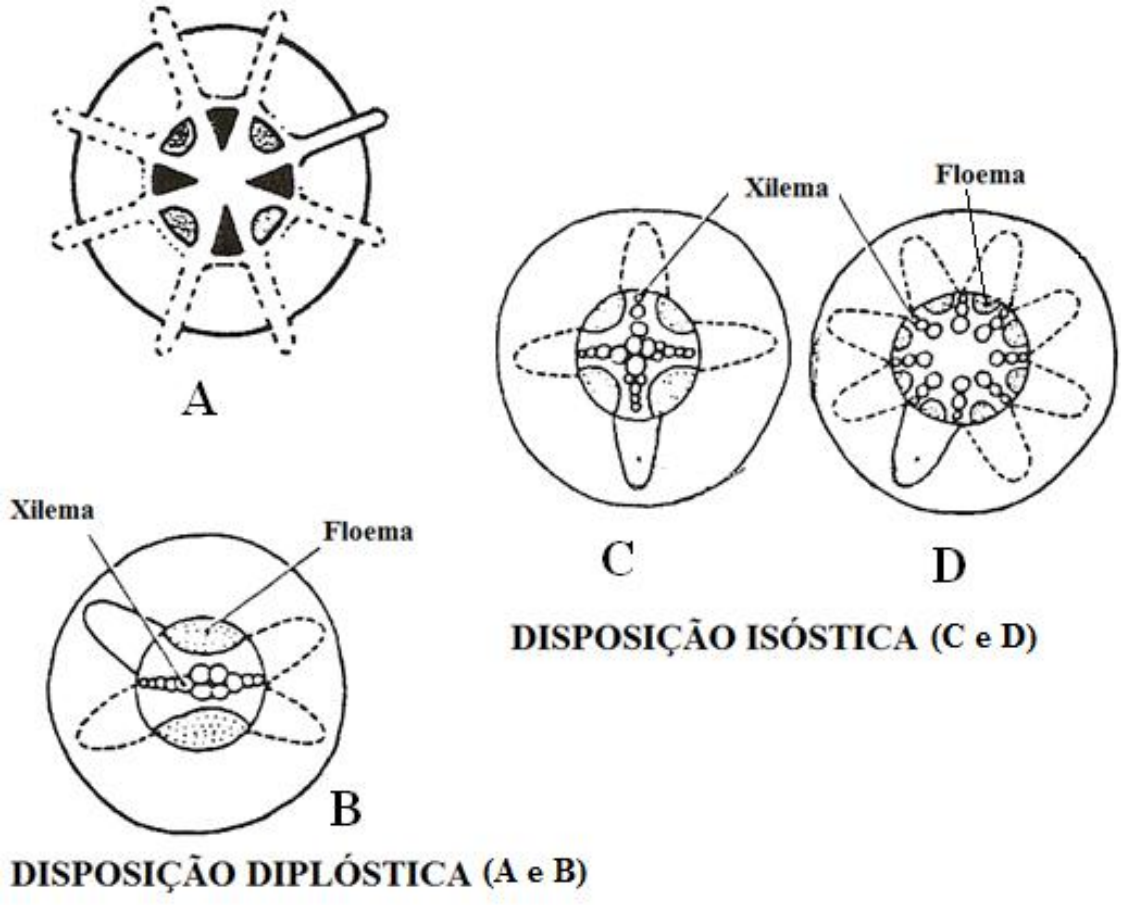



**FIGURA** 105 - Padrões de ramificação da raiz. Disposição diplóstica (A e B) e isóstica das raízes laterais (C e D). Refira-se que o tipo A (disposição diplóstica em raízes com mais de dois feixes lenhosos é muito pouco frequente). Adap. CAMEFORT (1997).

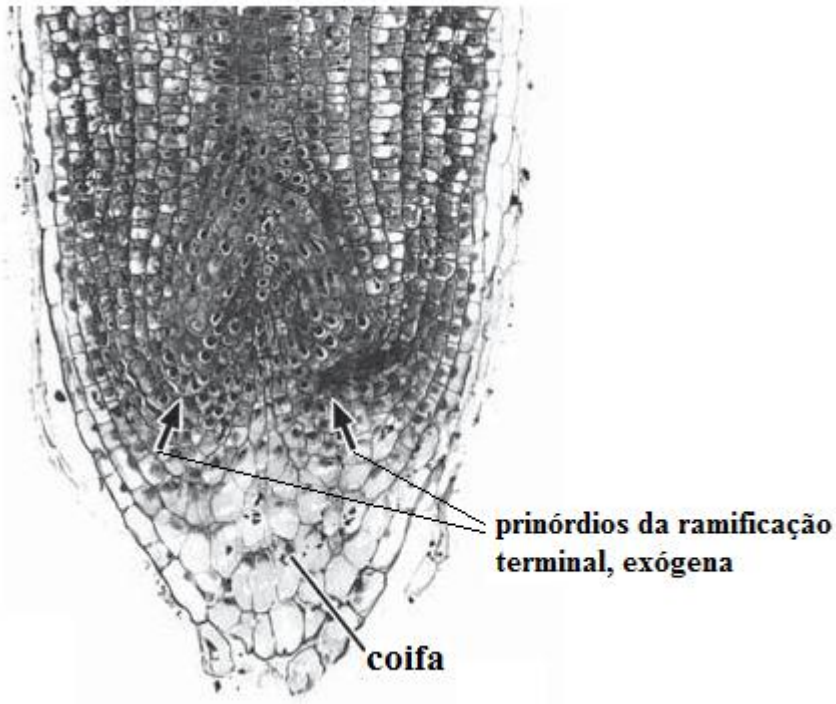



**FIGURA** 106 – *Isoetes asiatica* (Lycophyta), corte longitudinal do ápice radicular ilustrando o padrão de ramificação da raiz, exógeno, dicotómico e terminal. RANKER & HAUFLER (2008).

# 2.4. DIFERENCIAÇÃO DOS TECIDOS PRIMÁRIOS

A diferenciação dos tecidos; dérmico, vascular e fundamental, a partir respectivamente da protoderme, procâmbio e meristema fundamental (sub-regiões do meristema radicular) aumenta progressivamente com o afastamento em relação à extremidade da raiz, ou seja os diversos tecidos têm **maturação basífuga**.

Relativamente à diferenciação da epiderme, a característica que melhor traduz o facto dela já se ter verificado é o aparecimento dos pêlos radiculares, que atingem o seu máximo desenvolvimento um tanto acima da região de alongamento da raiz, mais ou menos ao nível a que tem início a maturação do xilema. No que respeita ao padrão de formação dos pêlos, os estudos realizados sobretudo em gramíneas permitem segundo GEMMELL (1977) distinguir dois tipos fundamentais:

- 1) epidermes com alternância regular, de células longas e células curtas (**tricoblastos**), sendo unicamente a partir destas últimas, que apresentam também núcleos maiores, que se desenvolvem os pêlos;
- 2) epidermes com células, todas mais ou menos semelhantes, não se distinguindo tricoblastos.

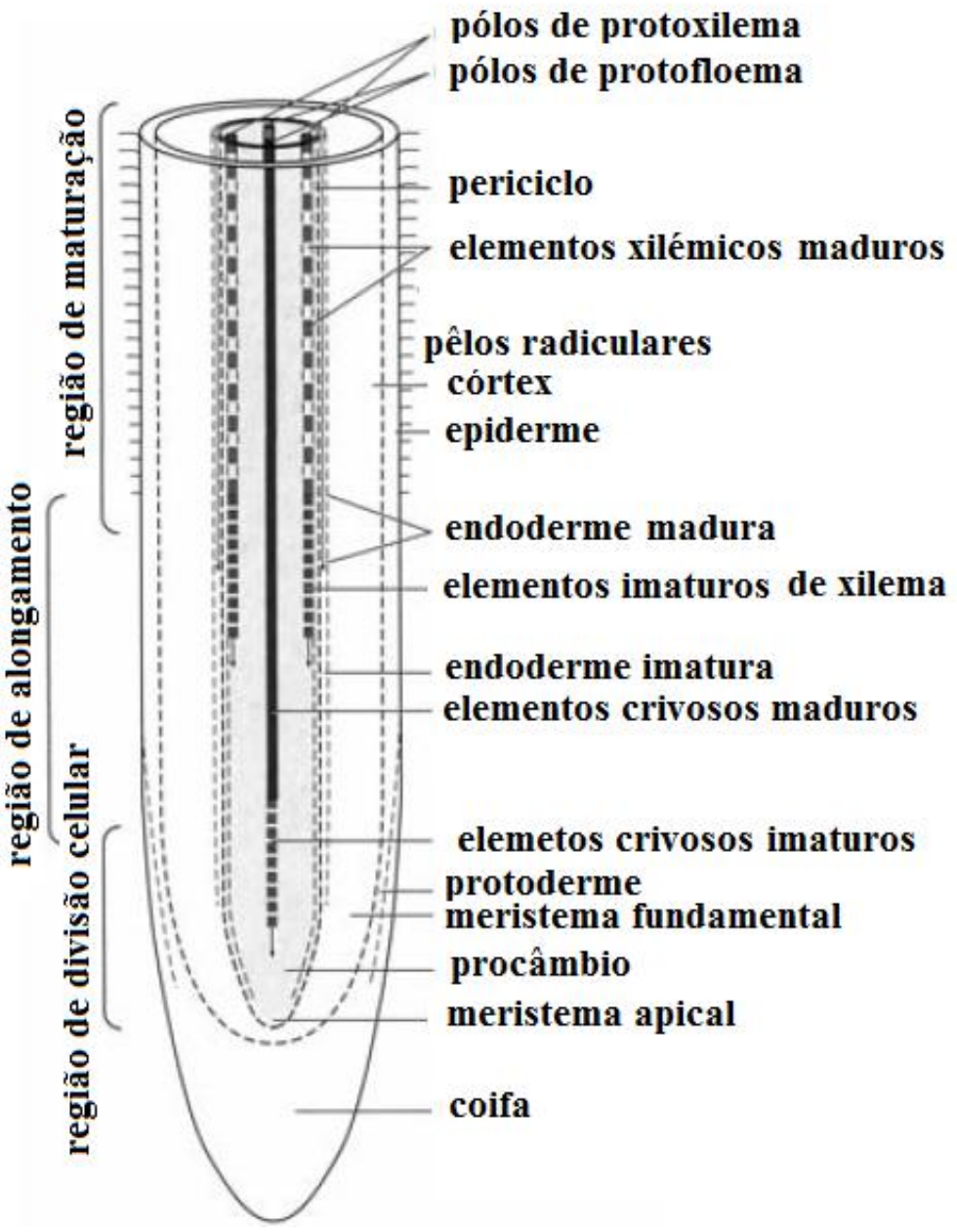



**FIGURA** 107 - Padrão de diferenciação dos tecidos primários numa raiz de *Arabidopsis*. BEECKMAN (2010).

Embora os limites não sejam claros, quatro zonas de desenvolvimento podem ser distinguidas na extremidade da raiz: a **coifa**, a **zona meristemática**, a de **alongamento** e a de **maturação**. No conjunto ocupam pouco mais de 1 mm na extremidade da raiz de *Arabidopsis*. A **zona meristemática** localiza-se justamente abaixo da coifa e em *Arabidopsis* tem um quarto de milímetro de extensão. É sede de intensas divisões celulares. A **zona de alongamento** é o local de rápido e intenso alongamento celular. Embora algumas células possam continuar a dividir-se enquanto aumentam de tamanho nessa zona, a taxa de divisão diminui progressivamente com o afastamento da extremidade. A **região de maturação** é a zona na qual as células adquirem diferenciação característica, após as divisões e o alongamento terem cessado. A diferenciação pode ter início muito cedo, porém as células não adquirem o estado de maturação até alcançarem essa região. O padrão radial dos tecidos diferenciados toma-se evidente na região de maturação.

No córtex, começa normalmente por verificar-se um aumento do seu volume por divisões periclinais e aumento radial do volume das células, e só mais tarde a camada mais interna de células sofre suberização e/ou lenhificação das suas paredes, diferenciando-se uma endoderme. A exoderme, conforme já foi referido, pode formar-se relativamente cedo ou apenas depois da destruição da epiderme.

No cilindro central, o periciclo é a primeira região a diferenciar-se.

Dos tecidos vasculares, os primeiros elementos de floema (protofloema), individualizam-se e amadurecem primeiro que os de protoxilema. Além disso, como refere ESAU (2002), as raízes com crescimento lento apresentam elementos vasculares maduros mais próximo do meristema apical do que aquelas que apresentam crescimento rápido.

Tanto no floema como no xilema a diferenciação prossegue depois em sentido centrípeto.

Mais tarde, estando formado todo o floema e o xilema alterno, as raízes com **evolução vascular completa** apresentam ainda, diferenciação do xilema tangencial e de sobreposição.

## RAÍZES COM EVOLUÇÃO VASCULAR COMPLETA E INCOMPLETA

A generalidade das monocotiledóneas não apresenta tecidos secundários, pelo que as raízes apenas apresentam estrutura primária. Acontece também nestes casos, que todo o xilema presente é do tipo alterno pois se apresenta em feixes que alternam claramente com os de floema. Por isso mesmo se diz que a estrutura primária das monocotiledóneas é incompleta ou que a sua **evolução vascular é incompleta.**

Contrariamente, a maioria das eudicotiledóneas e gimnospérmicas apresentam estrutura secundária tanto na raiz como no caule. Nestes casos a estrutura primária das raízes é também diferente da que ocorre nas monocotiledóneas, no sentido em que nas raízes a diferenciação do xilema primário compreende **três fases sucessivas** CAMEFORT (1997):

- uma primeira fase de formação centrípeta em que se origina **xilema alterno**;

- uma fase intermediária de formação de **xilema tangencial** e;

- uma última fase de formação centrífuga de **xilema de sobreposição**.

Encontramo-nos assim perante uma situação em que é frequente dizer-se que a estrutura primária é completa ou que a **evolução vascular é completa.** Repare-se também, que em rigor, nem todo o xilema primário é de formação centrípeta como acontecia no primeiro caso. Segundo CAMEFORT (1997), as últimas fases de produção de xilema primário preparam já o crescimento secundário que se avizinha.

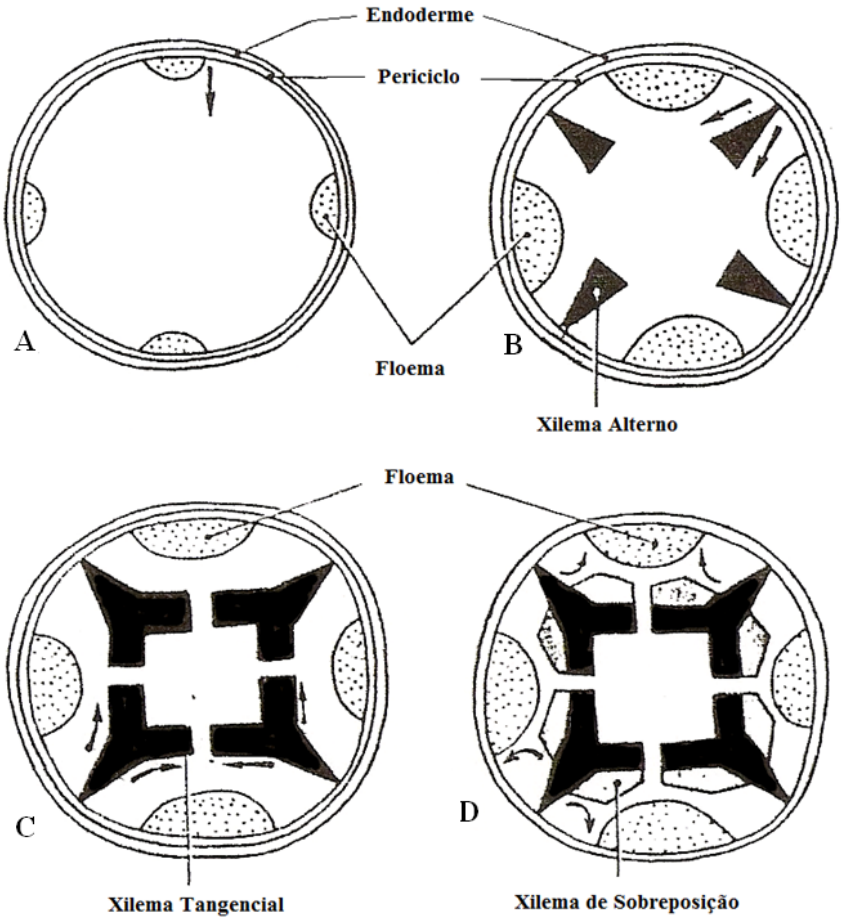



**FIGURA** 108 - A-D, série de esquemas mostrando a sequência de formação dos tecidos vasculares primários na raiz de uma eudicotiledónea com evolução vascular completa. CAMEFORT, 1997.

## 2. 5. TIPOS ESTRUTURAIS DE RAÍZES EM ESTADO PRIMÁRIO DE CRESCIMENTO

Embora existam algumas excepções as raízes das monocotiledóneas são normalmente estruturalmente distintas das raízes das eudicotiledóneas e gimnospérmicas, o mesmo acontecendo em relação aos pteridófitos.

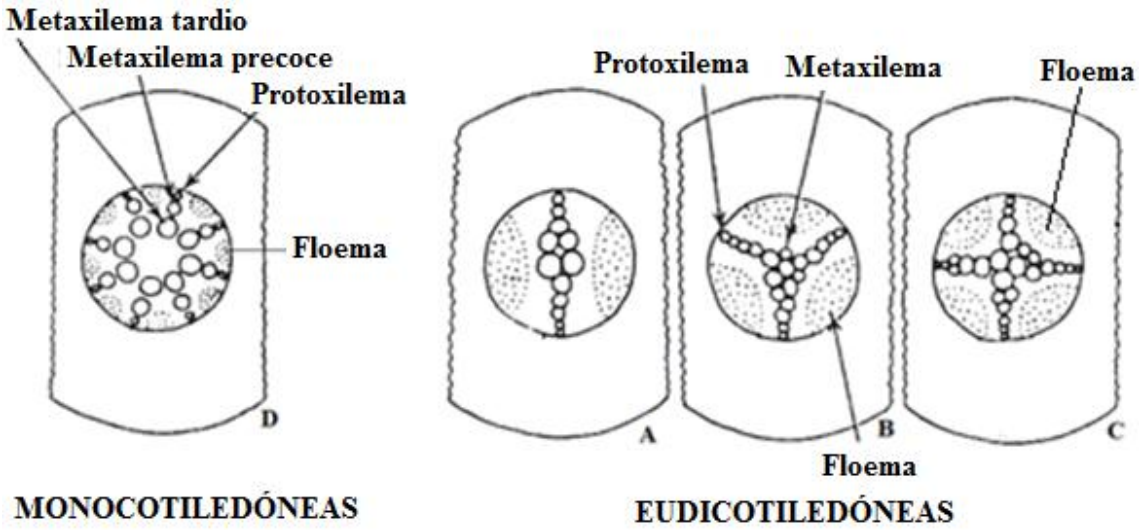



**FIGURA** 109 - Tipos estruturais de raízes primárias no que se refere ao número de feixes condutores. Adap. ESAU (2002).

As principais características que permitem distinguir as raízes daqueles grupos vegetais encontram-se a seguir sintetizadas.

## — MONOCOTILEDÓNEAS *versus* EUDICOTILEDÓNEAS

| Monocotiledóneas | Eudicotiledóneas e Gimnospérmicas |
|---|---|
| Células da endoderme, geralmente com espessamento em U. | Células da endoderme geralmente com espessamentos em bandas de Caspary. |
| Cilindro central bastante desenvolvido e com inúmeros feixes; como regra mais de 6 x 2 feixes. Raízes poliarcas, com metaxilema abundante. | Cilindro central de dimensões normalmente mais reduzidas e apenas com 2-4 feixes x 2. Raízes monarcas a tetrarcas. |
| Estrutura primária persistente. | Estrutura primária, como regra, substituída mais tarde por uma estrutura secundária. |
| Evolução vascular incompleta; raízes com formação apenas de xilema alterno. Raras excepções, e.g., *Monstera* e *Dracaena*. | Raízes, na maioria, com evolução vascular completa havendo formação de xilema alterno, tangencial e de sobreposição |

.

## — PTERIDÓFITOS

Nos pteridófitos o sistema radicular é inteiramente constituído por raízes adventícias.

Alguns pteridófitos primitivos são desprovidos de raízes e o mesmo acontece em relação a outros grupos considerados evoluídos, como sejam as salviniáceas.

O protoxilema é sempre exarco à semelhança do que acontece nos espermatófitos.

Sobretudo em algumas espécies aquáticas é frequente a presença no córtex de um aerênquima por vezes bem desenvolvido.

A distribuição dos tecidos de suporte é bastante diversa OGURA (1972).

Algumas espécies epifíticas *(e.g., Pyrrosia penangiana e Pyrrosia adnascens)* apresentam um tecido semelhante ao velame - tão característico de algumas orquidáceas - e que parece desempenhar as mesmas funções.

Algumas espécies apresentam micorrizas.

Em traços gerais a estrutura das raízes dos pteridófitos não difere muito da dos espermatófitos.

A estrutura primária é geralmente persistente, nas espécies actuais, não estando presentes tecidos secundários. OGURA (1972) refere a presença de tecidos vasculares secundários nas raízes de um número restrito de espécies actuais, entre as quais, *Ophioglossum vulgatum* e *Botrychium lunaria.*

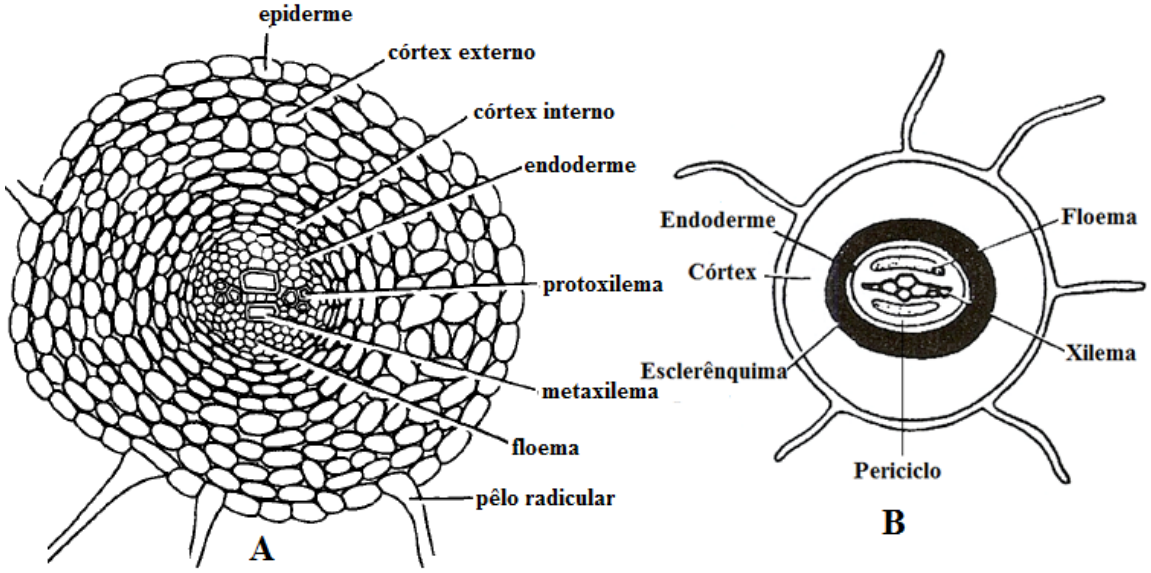



**FIGURA** 110 – A, corte transversal de uma raiz diarca de *Pteridium aquilinum*. O córtex externo, normalmente mais desenvolvido que o interno, é constituído por células de paredes delgadas, parenquimatosas com largos espaços intercelulares. O córtex interno é constituído por células de paredes espessadas. A endoderme é unisseriada e apresenta espessamentos em bandas de Caspary. O periciclo é parenquimatoso e uni ou bisseriado. B, corte transversal de uma raiz de *Polystichum filix-mas*, estruturalmente muito semelhante à raiz de *Pteridium aquilinum*. Adap. BENDRE & KUMAR (2009)

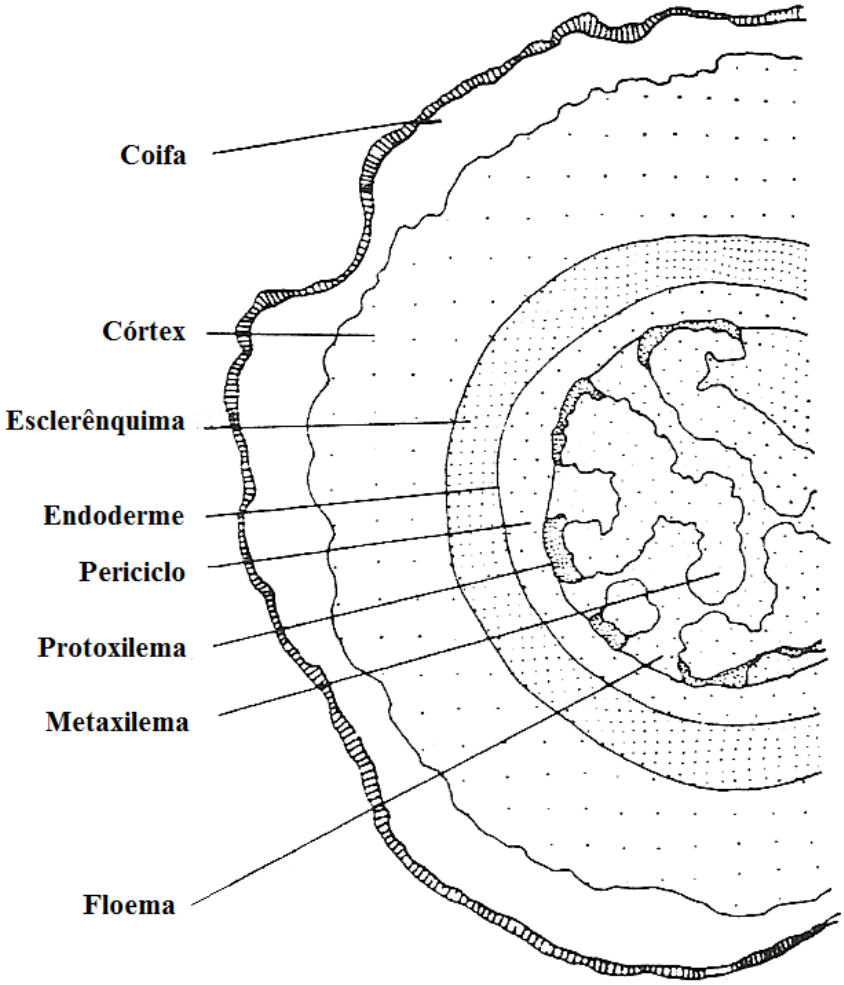



**FIGURA** 111 - Estrutura da raiz de *Lycopodium* sp. BRACEGIRDLE & MILES (1975)

A organização do cilindro central é geralmente muito simples. A maioria dos pteridófitos tem raízes diarcas ou triarcas, mas raízes monarcas podem ser observadas em alguns fetos dos géneros *Ophioglossum, Azolla, Stylites,* enquanto as raízes de muitas espécies das famílias Hymenophyllaceae, Gleicheniaceae, Marattiaceae e Ophioglossaceae, são poliarcas.

Geralmente a camada mais interna do córtex apresenta-se diferenciada numa endoderme cujas células apresentam espessamentos em bandas de Caspary. A região central é normalmente ocupada por elementos do metaxilema faltando a medula.

Frequentemente a estela apresenta-se protegida por uma bainha de esclerênquima. O periciclo é muitas vezes multisseriado.

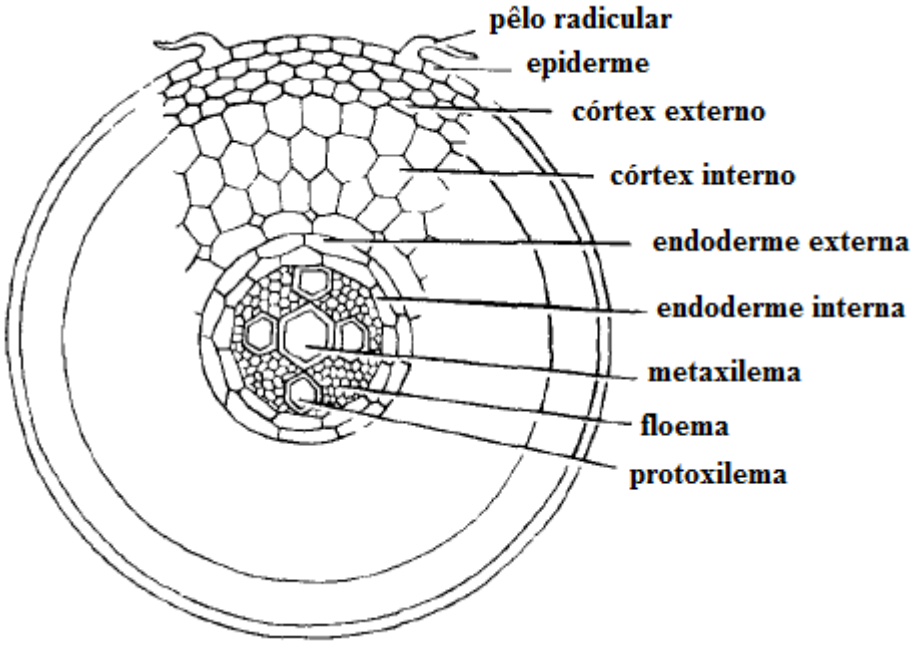



**FIGURA** 112 - Estrutura da raiz de *Equisetum* sp. O córtex externo é constituído por células de paredes espessadas. O córtex interno, normalmente mais desenvolvido que o externo, é constituído por células de paredes delgadas, parenquimatosas com largos espaços intercelulares. A endoderme é bisseriada, pelo que alguns autores a designam de endoderme externa e interna. O periciclo encontra-se ausente. BENDRE & KUMAR (2009).

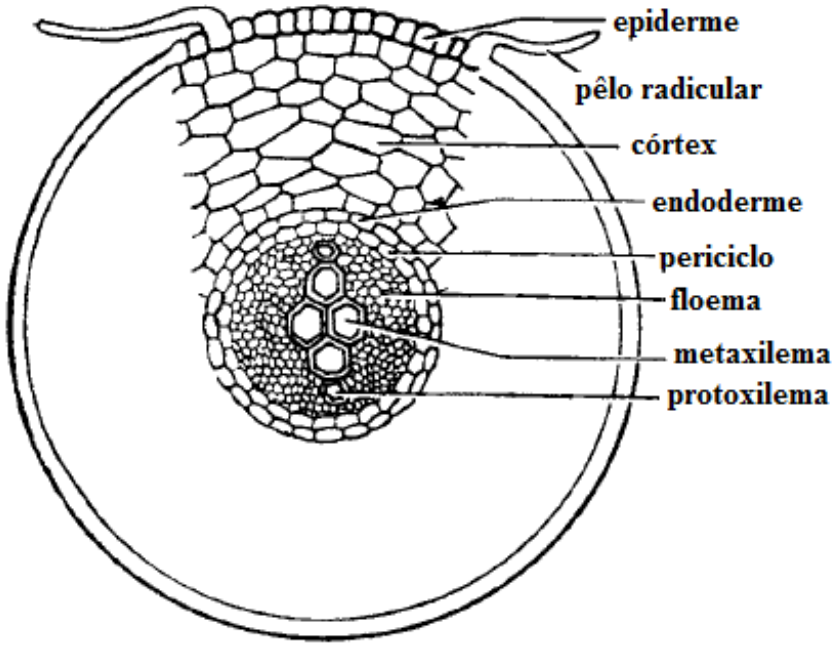



**FIGURA** 113 - Estrutura da raiz de *Adiantum* sp. O córtex é parenquimatoso. A endoderme e o periciclo são unisseriados. BENDRE & KUMAR (2009).

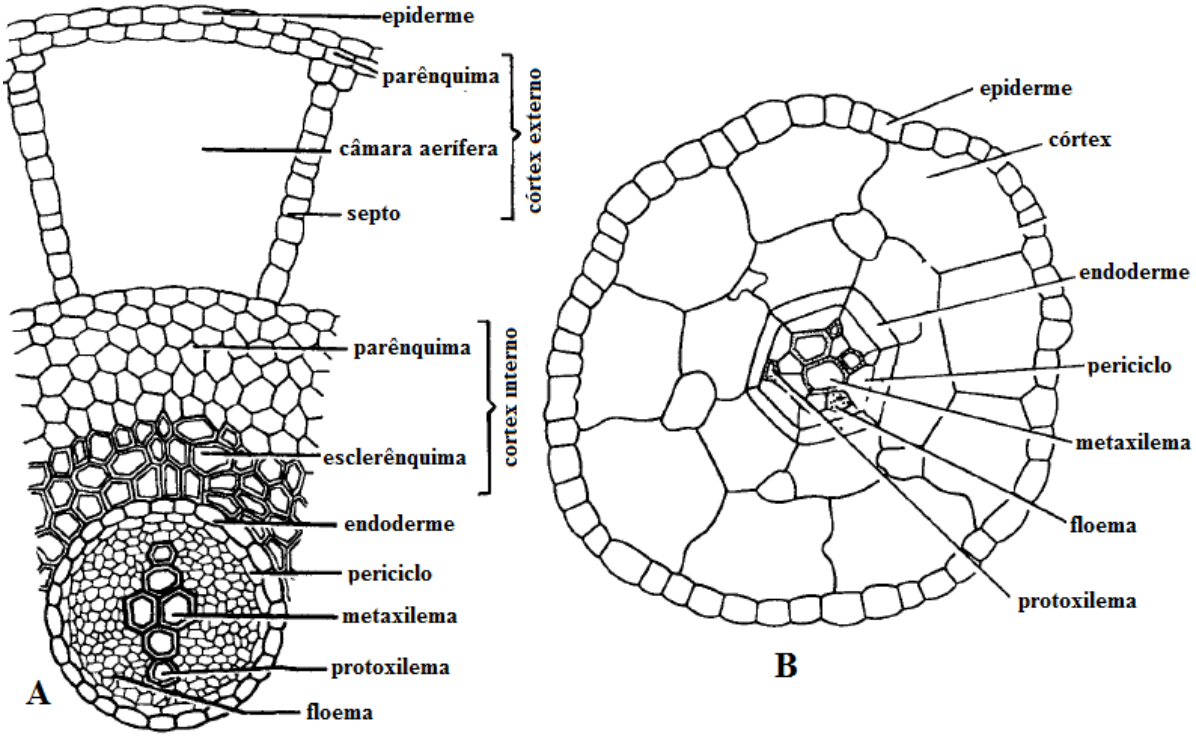



**FIGURA** 114 – A, estrutura da raiz de *Marsilea* sp. O córtex é caracterizado por apresentar largas câmaras aeríferas (aerênquima) o que tem a ver com o facto de se tratar de um hidrófito. A endoderme e o periciclo são unisseriados; B, corte transversal da raiz de *Azolla* sp., pteridófito igualmente de habitat aquático e cujas raízes apresentam um sistema vascular extremamente simplificado e ausência de tecidos de suporte. BENDRE & KUMAR (2009).

# 2.6. PASSAGEM DA ESTRUTURA PRIMÁRIA DA RAÍZ À ESTRUTURA PRIMÁRIA DO CAULE

Na estrutura primária da raiz xilema e floema ocorrem em feixes simples, alternos, e o protoxilema é exarco.

Ao invés, na estrutura primária do caule o xilema e o floema ocorrem associados em feixes duplos colaterais (menos frequentes, em feixes bicolaterais ou concêntricos) e o protoxilema é endarco.

Como explicar então, que, no colo (região de ligação da raiz ao caule), os feixes simples se transformam em feixes duplos e o protoxilema que se encontrava localizado por fora na raiz venha a ocupar uma posição mais interna relativamente ao metaxilema no caule, por forma a garantir a integridade das estruturas ou seja a continuidade do sistema condutor?

A resposta encontramo-la no facto de que, na região de transição da raiz para o caule, ou seja, no colo:

1) os feixes lenhosos sofrem gradualmente uma rotação sobre si próprios de 180°, de modo a inverterem-se as posições relativas entre protoxilema e metaxilema;

2) os feixes lenhosos, os feixes liberinos, ou ainda ambos dividem-se cada um, em duas porções no sentido radial, que se separam tangencialmente, indo reunir-se acima na forma de feixes duplos colaterais.

De notar que, apenas no caso em que tanto os feixes lenhosos como os liberinos se dividem, resulta no caule um número de feixes colaterais igual ao de feixes simples da raiz. Nos dois outros casos, o número de feixes da raiz é sempre o dobro do número de feixes do caule.

A maior ou menor extensão, ao longo da qual é realizada a transição da estrutura primária da raiz para a estrutura primária do caule, levou CAMEFORT (1997) a considerar a distinção entre dois grupos de vegetais: aqueles em que tal transição se processa muito rapidamente apenas ao nível do colo e outros em que tal transição se faz duma forma bastante gradual ao longo de uma extensa região de ligação da raiz ao caule que ultrapassa os limites do colo em sentido restrito.

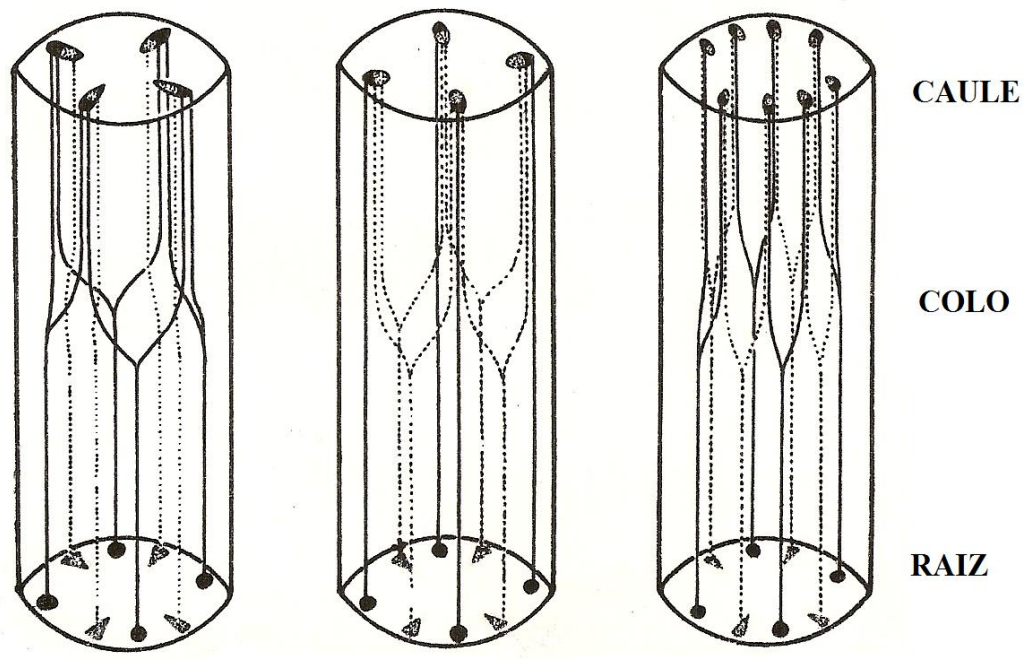



**FIGURA** 115 - Esquema que ilustra a ligação dos feixes lenhosos (a pontuado) e liberinos (a cheio) da raiz, com os feixes libero-lenhosos do caule. VASCONCELLOS & COUTINHO (1969).

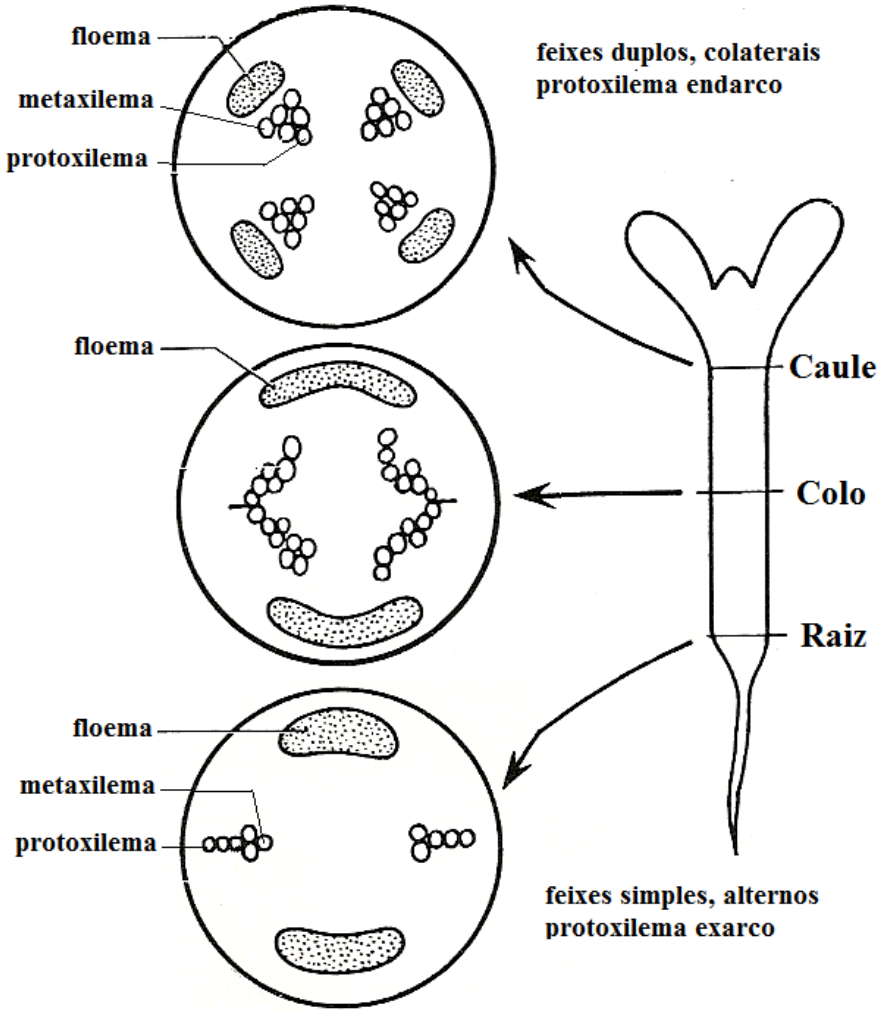



**FIGURA** 116 - Esquema que ilustra numa plântula a forma como se estabelece no colo, ou zona de transição, a ligação dos feixes simples e alternos da raiz, com os feixes duplos colaterais do caule, segundo a teoria da rotação dos elementos traqueais do xilema. CAMEFORT (1997).

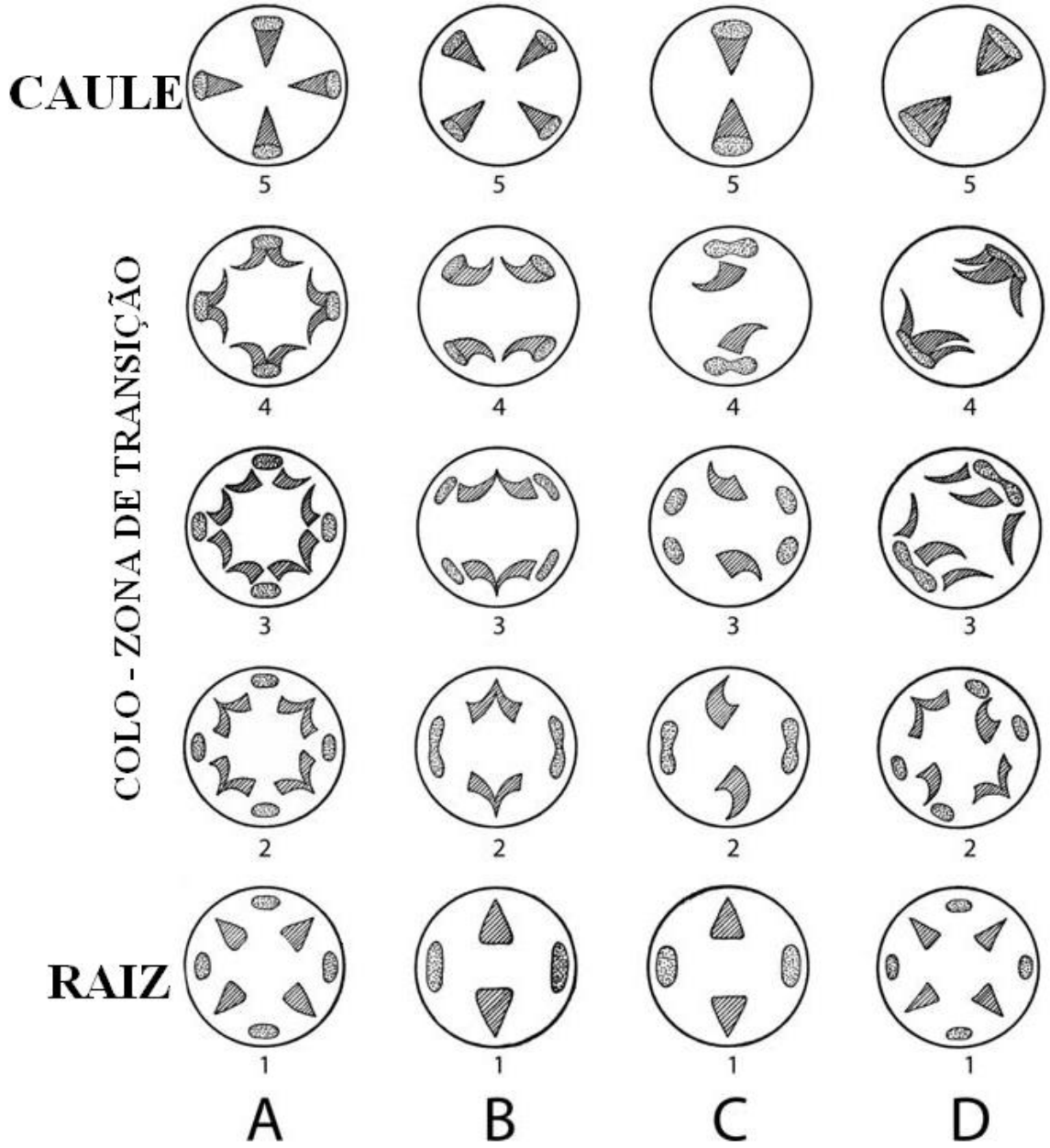



**FIGURA** 117 – A-D, quatro tipos de transição raiz-caule na zona do colo em eudicotiledóneas com estruturas diarcas (B, C) e tetrarcas (A, D).

Em 1, os feixes são simples e alternos; em 2, os feixes de xilema dividem-se em dois (A e B), apenas um dos feixes se divide (D) ou não chega a haver divisão do feixe lenhoso; Em 3 e 4, os cordões de xilema sofrem rotações sobre si próprios de 180 graus, por forma a inverterem-se as posições relativas entre proto e metaxilema. Os feixes lenhosos aproximam-se dos feixes liberino; em 5, estão constituídos os feixes duplos colaterais típicos do caule. BECK (2009).

Os eixos caulinar e radicular, têm origem como uma estrutura única, contínua, durante o desenvolvimento do embrião. Tanto assim é que no início é difícil dizer onde acaba um e começa o outro, falando-se em eixo hipocótilo-radicular. A transição vascular ocorre já no eixo do embrião e mais tarde na plântula. A continuidade vascular entre os sistemas da raiz e do caule é mantida por toda a vida da planta, embora se torne mais fácil de compreender na estrutura secundário já que caule e raiz se tornam muito semelhantes, quando na estrutura primária eram muito diferentes.

# 3. ESTRUTURA SECUNDÁRIA DA RAÍZ

Dado que os aspectos envolvendo a ontogénese, a estrutura e a actividade dos meristemas laterais, câmbio e felogene, assim como a caracterização dos tecidos por eles originados — lenho, floema secundário, feloderme e súber — são na generalidade muito semelhantes, quer se trate da raiz ou do caule, optou-se por dar maior desenvolvimento a estes aspectos no capítulo respeitante à estrutura secundária do caule pelo que aqui esta matéria apenas é aflorada nos seus aspectos essenciais e/ou específicos.

Na generalidade das eudicotiledóneas e gimnospérmicas — muito raramente em algumas monocotiledóneas — as raízes engrossam com a idade devido à formação de tecidos vasculares secundários (xilema e floema secundários) e de novos tecidos de protecção, isto é, de uma periderme.

Tanto o xilema como o floema secundários têm origem no câmbio vascular, enquanto a periderme tem origem noutro meristema secundário, a felogene. Ambos os meristemas são considerados, grosso modo, meristemas secundários pois resultam da desdiferenciação de tecidos definitivos cujas células readquirem a condição meristemática.

Em virtude deste crescimento secundário a estrutura das raízes modifica-se de tal modo que assume um aspecto muito semelhante à do caule secundário, ao contrário do que acontece na estrutura primária em que o caule e a raiz são anatomicamente muito diferentes.

## 3.1. CRESCIMENTO SECUNDÁRIO

### 3.1.1. FORMAÇÃO DO CÂMBIO

O **câmbio, câmbio vascular** ou **câmbio crivo-lenhoso**, tem como regra origem:

- em parte nas células do procâmbio que se mantêm indiferenciadas entre o xilema e floema primários (o chamado procâmbio residual);
- em parte nas células do periciclo localizadas por fora dos pólos do xilema;
- e ainda, nas células parenquimatosas da medula que se apresentam por fora dos pólos de floema e em continuidade com estes.

Alguns autores consideram que esta última componente do câmbio tem origem em células procambiais — que se mantiveram indiferenciadas por fora do floema — e não em células da medula que se desdiferenciam. Em todo o caso, só a conjugação de todos estes factores conduz à formação de um anel cambial contínuo, bastante sinuoso de início, mas que, mais tarde, após a sua entrada em funcionamento, vem a adquirir rapidamente a forma circular.

A localização do câmbio é invariavelmente por fora do xilema e por dentro do floema, e as suas células dividem-se repetidamente sobretudo no sentido tangencial.

### 3.1.2. ACTIVIDADE CAMBIAL

As porções do câmbio localizadas, tanto entre os feixes liberinos e lenhosos, como as localizadas por dentro dos feixes do floema iniciam o seu funcionamento antes das porções do câmbio localizadas por fora dos feixes lenhosos, de modo que o câmbio adquire rapidamente a forma circular.

Na raiz, à semelhança do que acontece no caule, o câmbio apresenta dois tipos de células; as **iniciais dos raios**, células quase isodiamétricas, que vão originar os elementos do parênquima lenhoso radial, e as **iniciais fusiformes**, células alongadas, de cuja diferenciação resultam os elementos vasculares secundários, o parênquima lenhoso longitudinal e as fibras.

Pela disposição das iniciais dos raios e das iniciais fusiformes, o câmbio pode apresentar-se estratificado ou não.

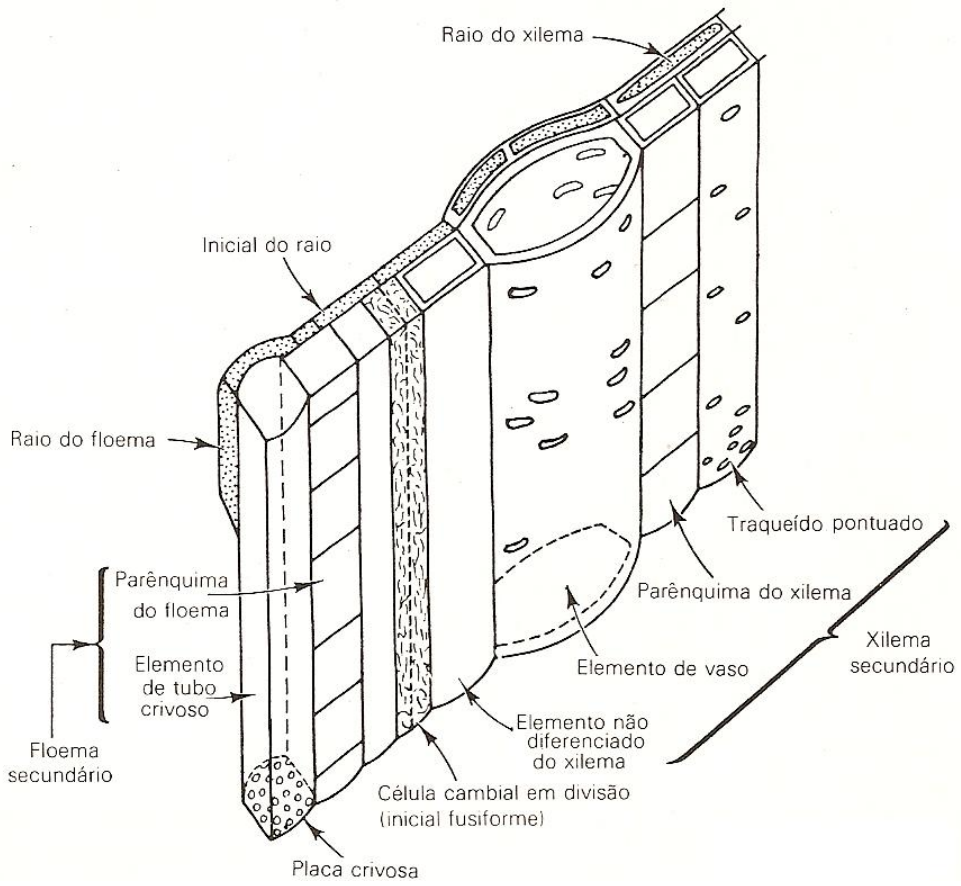



**FIGURA** 118 – Esquema que ilustra a divisão das células iniciais radiais e fusiformes do câmbio vascular, para originar os tecidos vasculares secundários de uma angiospérmica. GEMMEL (1977).

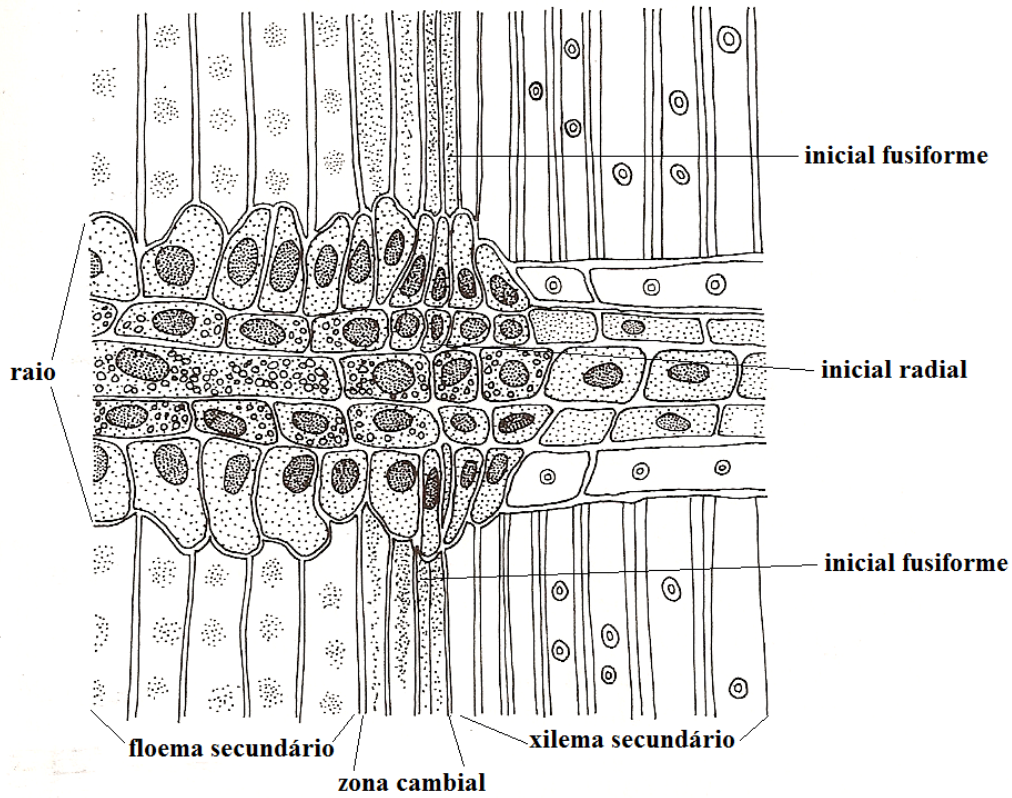



**FIGURA** 119 – Esquema que ilustra a divisão das células iniciais radiais e fusiformes do câmbio vascular, para originar os tecidos vasculares secundários de uma gimnospérmica. STEEVES & SUSSEX (1989)

As células produzidas pelo câmbio diferenciam-se; aquelas que são produzidas para o exterior em líber ou floema secundário e as que são produzidas para o interior em lenho ou xilema secundário. O lenho resulta assim da actividade centrípeta do câmbio, enquanto o líber secundário provém da actividade cambial centrífuga.

Posta noutros termos a questão tem obviamente resposta diferente. Como os vários anéis de xilema secundário se vão formando cada vez mais para o exterior, diz-se que o lenho tem formação centrífuga, ao contrário do que acontecia com o xilema primário. Mas o floema secundário continua a ter formação centrípeta tal como acontecia com o líber primário.

Por fora dos feixes lenhosos primários, e no local onde se situam os raios medulares, o câmbio, origina de inicio normalmente, tanto para o interior como em direcção à periferia, apenas parênquima, resultando sectores de xilema e floema separados por raios medulares de extensão variável. Apenas mais tarde, o câmbio pode passar a produzir em toda a sua extensão tecidos vasculares secundários, tomando estes a forma de um anel contínuo. Em certas espécies cujo crescimento secundário é incipiente, tal nunca se chega porém a verificar.

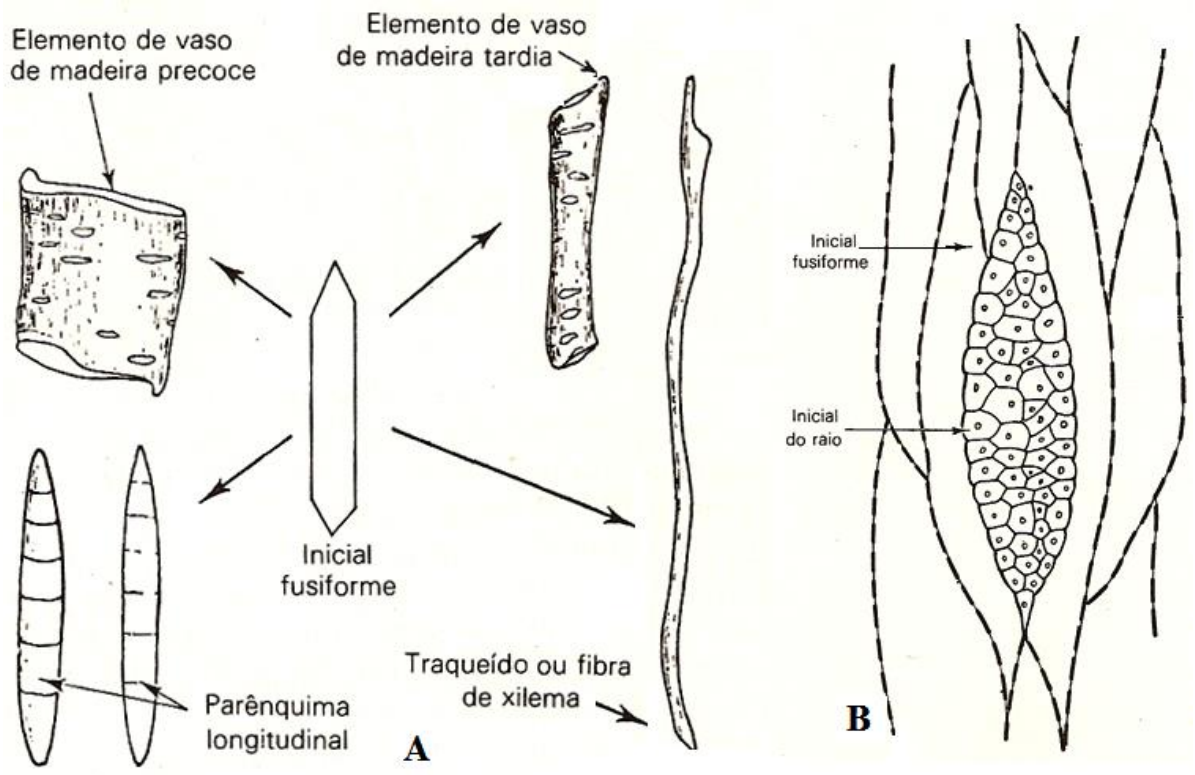



**FIGURA** 120 – A, Representação dos vários tipos de células que podem ter origem numa inicial fusiforme do câmbio vascular de uma angiospérmica; B, Diagrama de um corte tangencial da região cambial mostrando as suas iniciais fusiformes e radiais. GEMMEL (1977).

O câmbio depressa adquire a configuração de um anel circular e a formação de madeira e líber faz-se de modo regular, como no caule, avultando largamente o lenho em relação ao líber. Uma excepção notável, é no entanto a raiz da cenoura em que o floema secundário é tão ou mais abundante que o xilema secundário.

Com o funcionamento do câmbio, pelo menos parte do xilema primário é incorporada normalmente no xilema secundário, mas em muitos casos, como por exemplo, no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* ) parte dos feixes lenhosos primários conservam-se distintos, permitindo distinguir a estrutura secundária da raiz da do caule, em que todo o xilema tem floema associado.

Em relação ao floema primário, este é normalmente arrastado para fora sendo no todo ou em parte esmagado pelos tecidos secundários no seu crescimento.

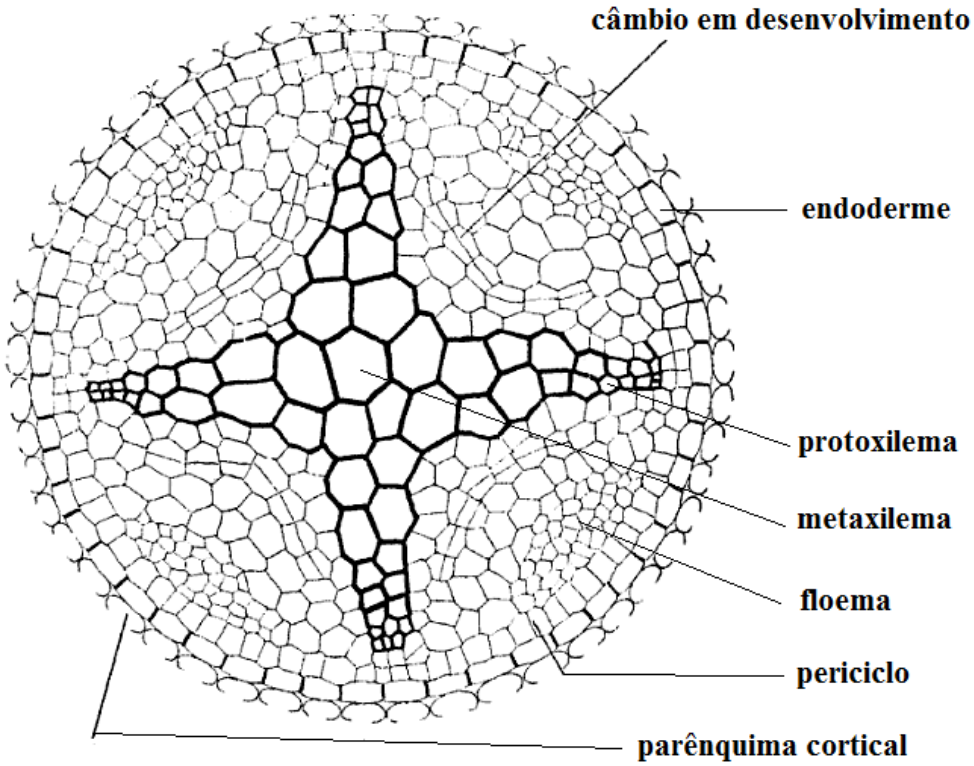



**FIGURA** 121 – Início da formação do câmbio em que se podem observar as porções que se localizam entre os pólos de xilema e floema primário, mas não estão ainda presentes as porções do câmbio que se irão desenvolver por fora dos feixes xilémicos.

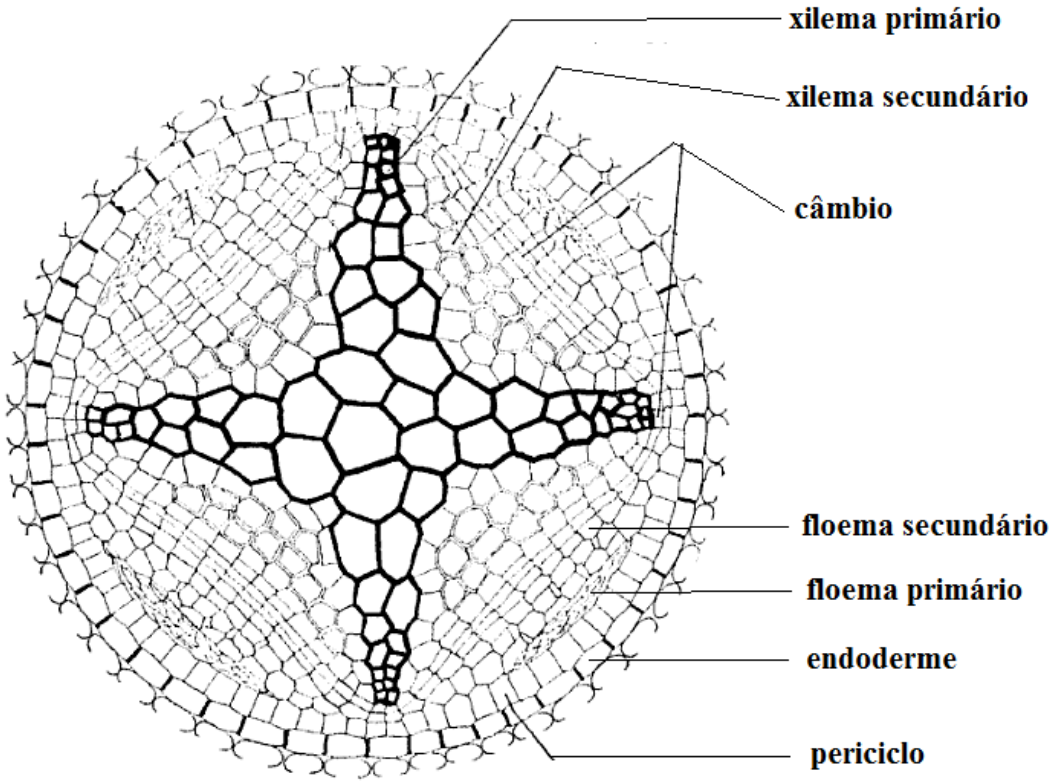



**FIGURA** 122 – Fase em que o anel cambial embora completamente formado ainda tem uma forma bastante sinuosa. Já estão presentes alguns elementos de xilema e floema secundários, mas como o engrossamento secundário ainda foi muito pouco significativo, a endoderme e o periciclo ainda não foram destruídos mantendo-se intactos.

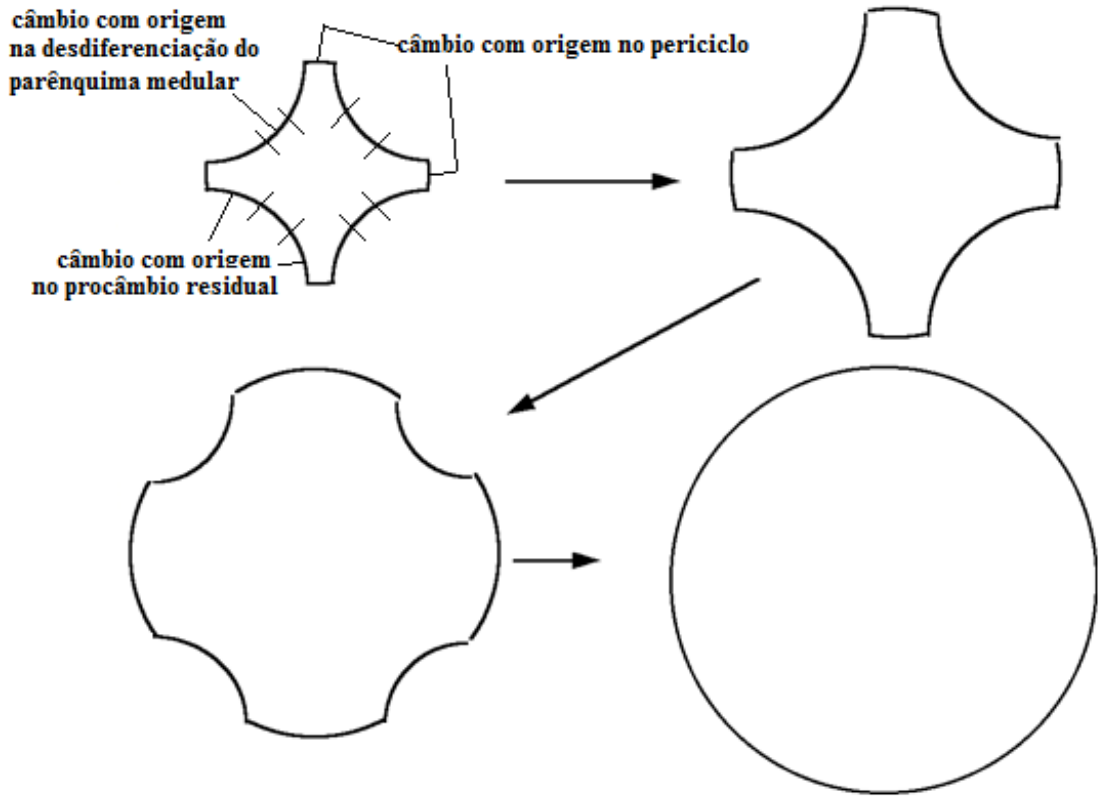



**FIGURA** 123 – Á medida que o câmbio vai funcionando e a raiz aumentando de diâmetro ele rapidamente adquire a forma circular. Para a formação do "anel" cambial inicial contribuem o procâmbio que não se chegou a diferenciar em tecidos vasculares primários (procâmbio residual), o periciclo e por vezes, também células que resultam da desdiferenciação do parênquima medular. A situação representada diz respeito a uma raiz tetrarca de uma eudicotiledónea.

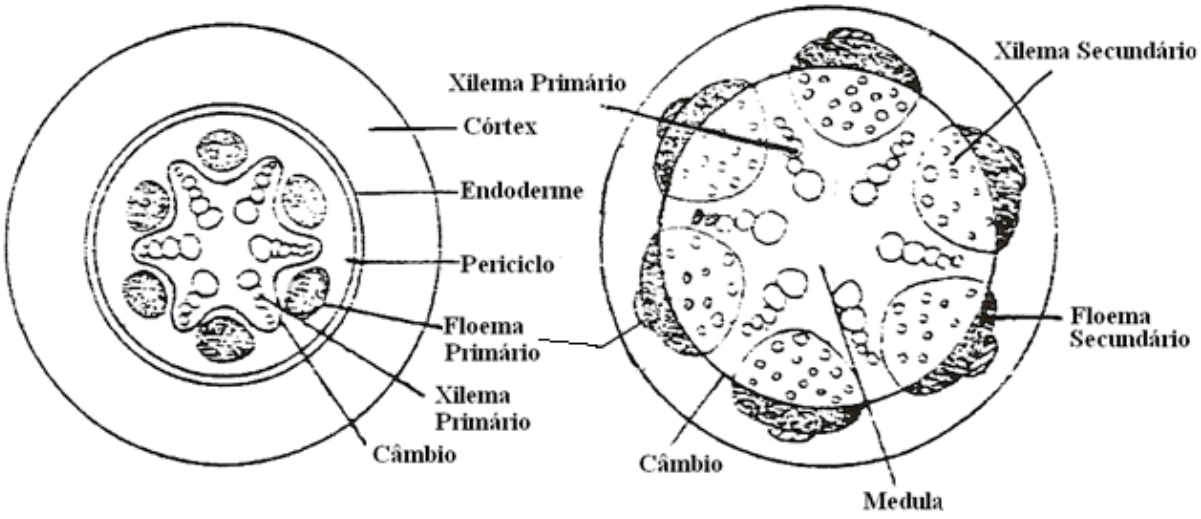



**FIGURA** 124 - Dois aspectos progressivos do crescimento secundário na raiz. À esquerda, início do crescimento secundário com a formação do câmbio, tendo este ainda a sua característica forma sinuosa inicial. À direita, algum tempo depois da entrada em funcionamento do câmbio, estando já presentes tecidos vasculares secundários. CAMEFORT (1997).

O lenho das raízes apresenta geralmente, tal como acontece com o caule anéis de crescimento, mas há casos em que estes não chegam a formar-se.

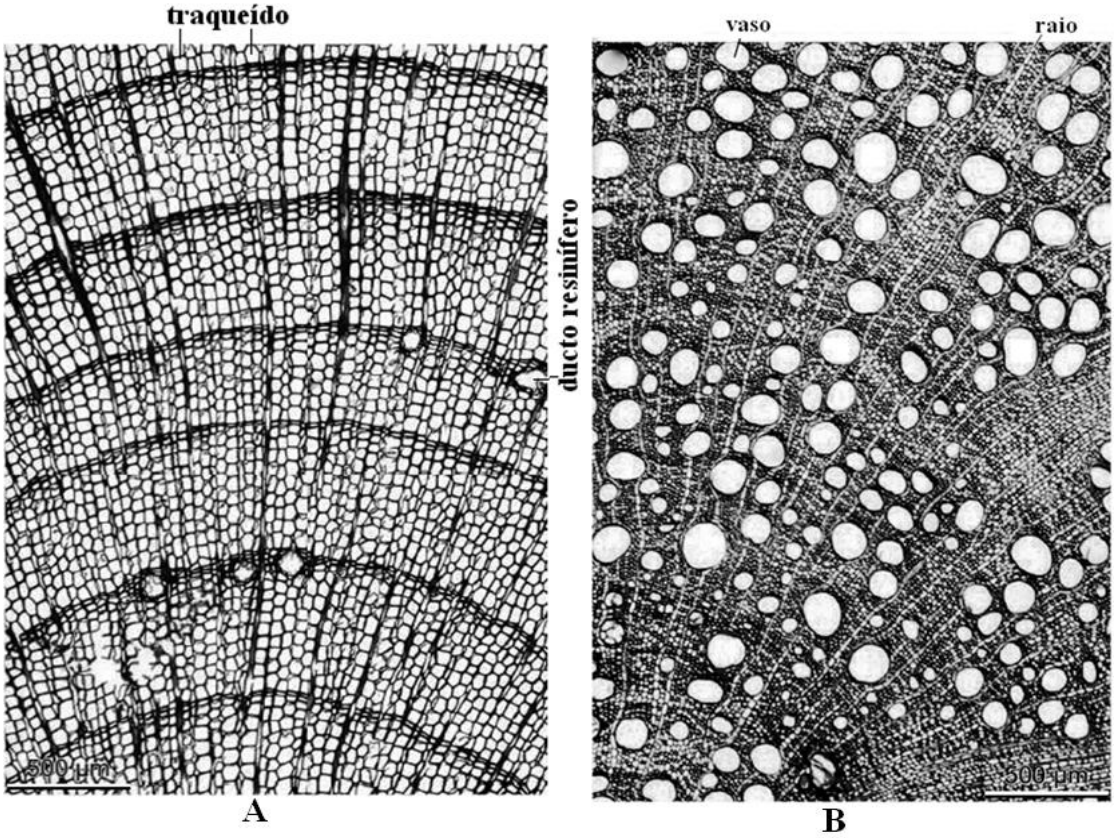



**FIGURA** 125 - Cortes transversais de raízes de duas espécies crescendo no mesmo ambiente: A, *Picea abies*, com anéis de crescimento evidentes, como é característico das raízes com crescimento secundário; B, *Quercus petraea*, em que excepcionalmente não são discerníveis anéis de crescimento. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

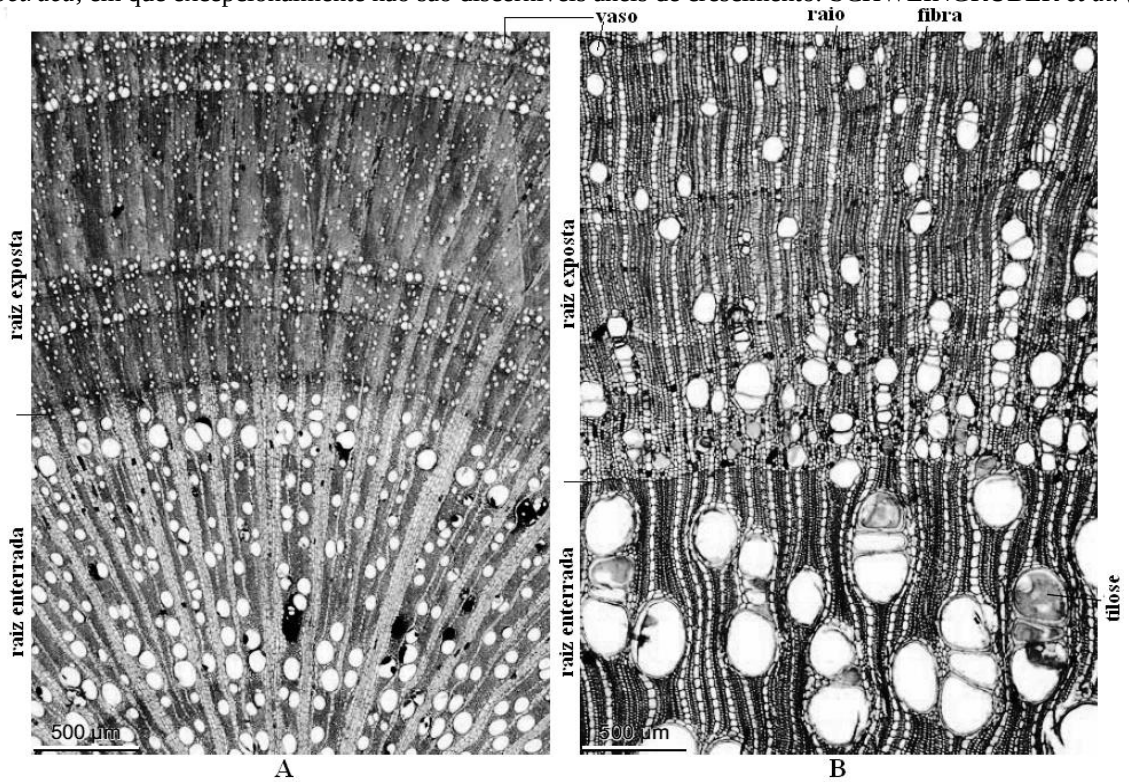



**FIGURA** 126 - Cortes transversais de raízes de duas espécies que inicialmente cresciam, como é habitual, enterradas no solo e que passaram a desenvolver-se à sua superfície. Em ambos os casos os vasos de grande diâmetro das raízes deram lugar a vasos de muito menor diâmetro quando as raízes passaram a ficar expostas, e portanto, com características mais semelhantes às dos caules. A, *Prunus persica*, em que se pode igualmente observar o desenvolvimento de muito tecido fibroso nas raízes expostas, como é típico dos caules; B, *Ziziphus lotus*. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

Quando comparada com o lenho do caule, a madeira das raízes apresenta geralmente uma menor proporção de fibras e maior de vasos, além de que os anéis de crescimento são normalmente de mais difícil observação, dada a maior homogeneidade do lenho. As raízes apresentam também, como regra, maior proporção relativa de tecidos parenquimatosos.

Outra característica importante é o facto, dos vasos serem geralmente de maior diâmetro nas raízes e da porosidade em anel ser muito rara no lenho das raízes, mesmo nas espécies cujo caule apresenta aquele padrão de distribuição dos vasos.

O lenho dos caules subterrâneos ou aquáticos tende a apresentar características semelhantes ao das raízes. E, conforme refere METCALFE (1989) foi possível demonstrar que em *Acer pseudoplatanus*, os caules subterrâneos quando colocados a descoberto por remoção do solo desenvolviam entre outros aspectos um lenho com vasos de menor diâmetro, aproximando-se das características dos caules aéreos.

As fibras gelatinosas, típicas do lenho de reacção dos caules aéreos, não ocorrem geralmente nas raízes.

Á semelhança dos caules, parênquima lenhoso radial e longitudinal podem normalmente ser observados nas raízes.

Como resultado do aumento de diâmetro das raízes, devido à produção de xilema e floema secundários, o córtex tende a romper-se, dado que não é capaz de acompanhar tal crescimento e é eliminado juntamente com a epiderme e a endoderme, formando-se novos tecidos de protecção, a periderme. Na estrutura secundária, não é assim possível, observar a endoderme, e normalmente o único tecido cortical presente é o córtex secundário ou feloderme (que faz parte da periderme).

Na maior parte das eudicotiledóneas herbáceas, como refere CAMEFORT (1997), porque o crescimento secundário nas raízes é muito incipiente, formam-se tecidos condutores secundários, mas não chega a formar-se verdadeiramente uma periderme. Noutros casos, como refere ESAU (2002) o periciclo forma um tecido de protecção especial, a **poliderme**.

Segundo GEMMELL (1977) a iniciação e desenvolvimento de tecidos secundários na raiz parece ser controlada hormonalmente a partir de auxinas e citocininas translocadas do caule para a raiz como resposta ao estímulo do fotoperíodo.

## 3.1.3. FORMAÇÃO DA FELOGENE

Contrariamente ao que se passa no caule, nas raízes, a **felogene, câmbio suberoso, câmbio subero-felodérmico ou câmbio da casca,** tem geralmente **origem profunda,** em tecidos internos, na maior parte dos casos no periciclo. Menos frequentemente a felogene pode ter origem no córtex, ou raramente em tecidos periféricos, como seja na epiderme (*Solidago* spp.) ou na exoderme.

Repare-se que no caso mais frequente em que a felogene tem origem no periciclo, pode colocar-se a questão, como é que o periciclo sendo constituído por uma só assentada de células, contribui tanto para a formação do câmbio como para originar a felogene? A resposta é que as células do periciclo quando retomam a condição meristemática começam por originar, por fora dos pólos de xilema — que é onde o problema se põe com mais acuidade — um aglomerado de células, das quais as mais internas vão participar na formação do câmbio e as mais externas, na formação da felogene.

Nas raízes de reserva, a periderme tem geralmente **origem superficial** (como é característico dos caules) não havendo, por isso, perda da região cortical, muito rica em parênquima de reserva, com o crescimento secundário.

## 3.1.4. ACTIVIDADE DA FELOGENE

A felogene produz sempre, para o exterior, células que apresentam suberização da parede, e se apresentam mortas na maturação, constituindo o **súber** ou **felema** e na maioria das vezes produz também, para o interior tecido parenquimatoso de reserva, a **feloderme** ou **córtex secundário.** O conjunto destes dois tecidos e da respectiva felogene que os originou, constitui a **periderme**.

Enquanto nas raízes perenes, com engrossamento secundário, o câmbio é normalmente um só durante toda a vida da planta, a felogene é normalmente substituída na sua função por felogenes que se formam progressivamente mais para o interior, a partir normalmente do córtex secundário (feloderme) por desdiferenciação das suas células. Em tais circunstâncias a raiz apresenta, como o caule, **ritidoma** (**casca morta**) constituída pelos tecidos mortos exteriores à última felogene a formar-se, e que se podem destacar, por esfoliação. Refira-se que a **casca viva,** em si compreende, como é sabido, o floema e todo o córtex até à última felogene a formar-se.

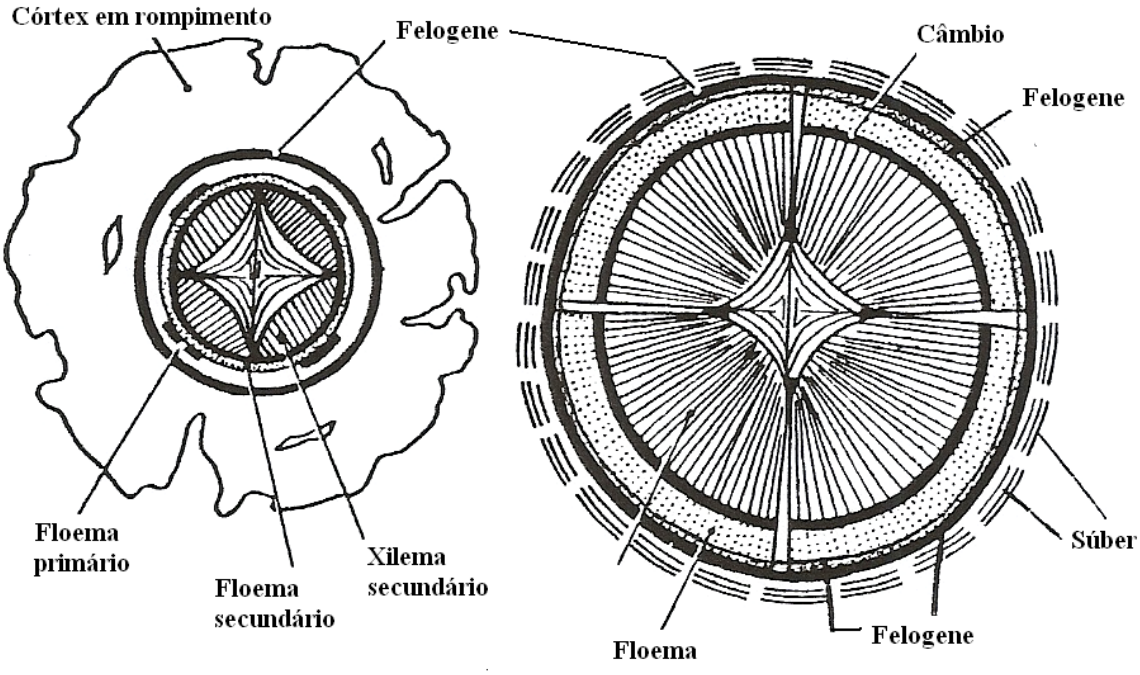



**FIGURA** 127 - Localização e funcionamento da felogene; sequência esquemática. Adap. CAMEFORT, 1997.

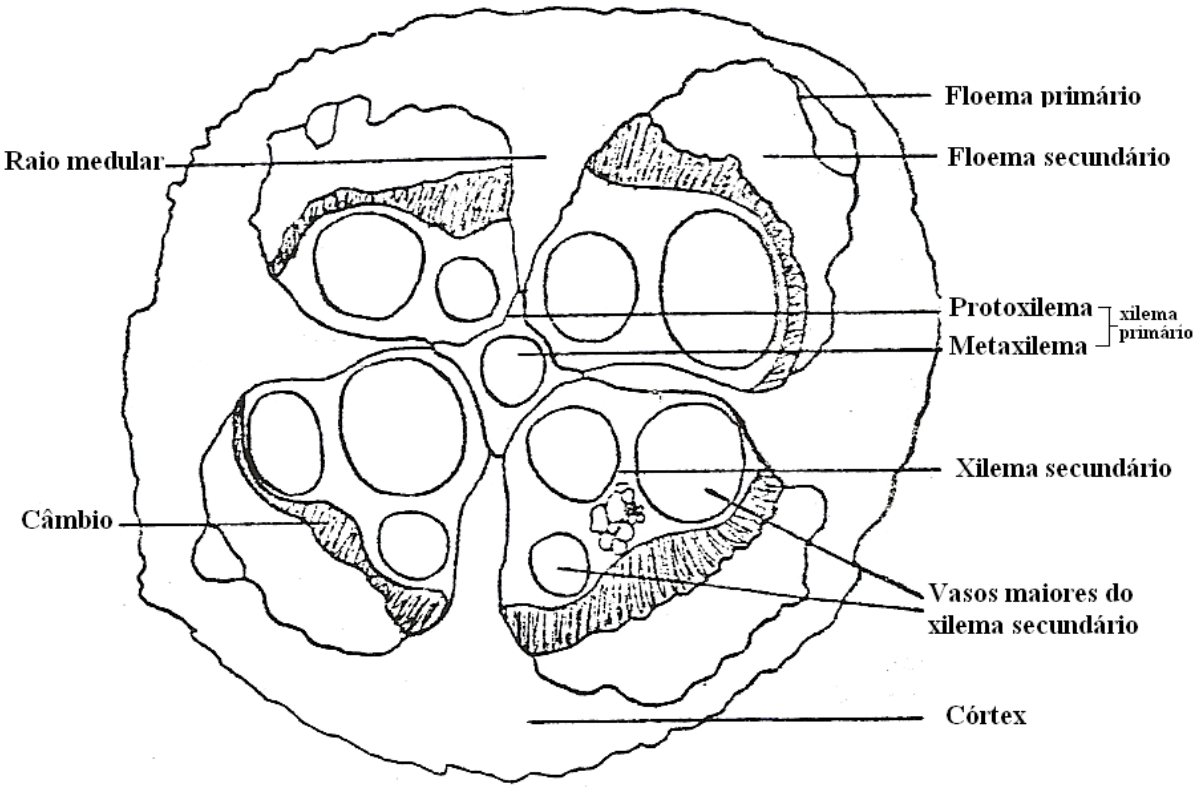



**FIGURA** 128 - Corte transversal de uma raiz em estádio secundário de crescimento de *Cucurbita pepo*. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

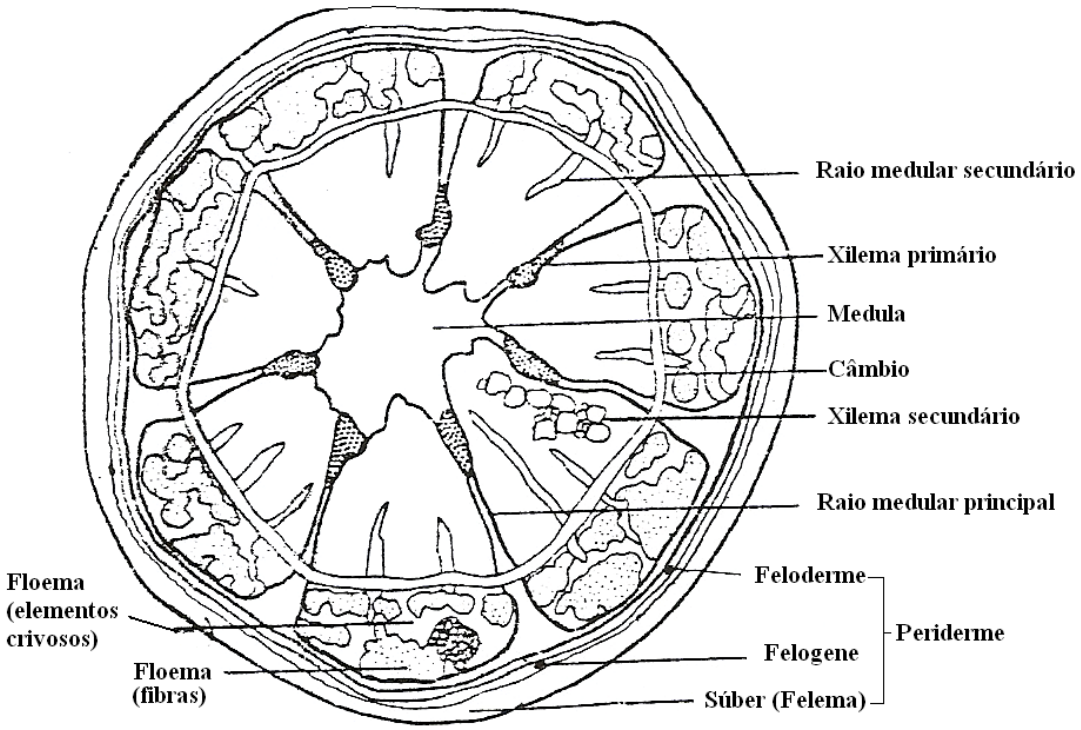



**FIGURA** 129 - Corte transversal duma raiz idosa de *Tilia europaea*. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

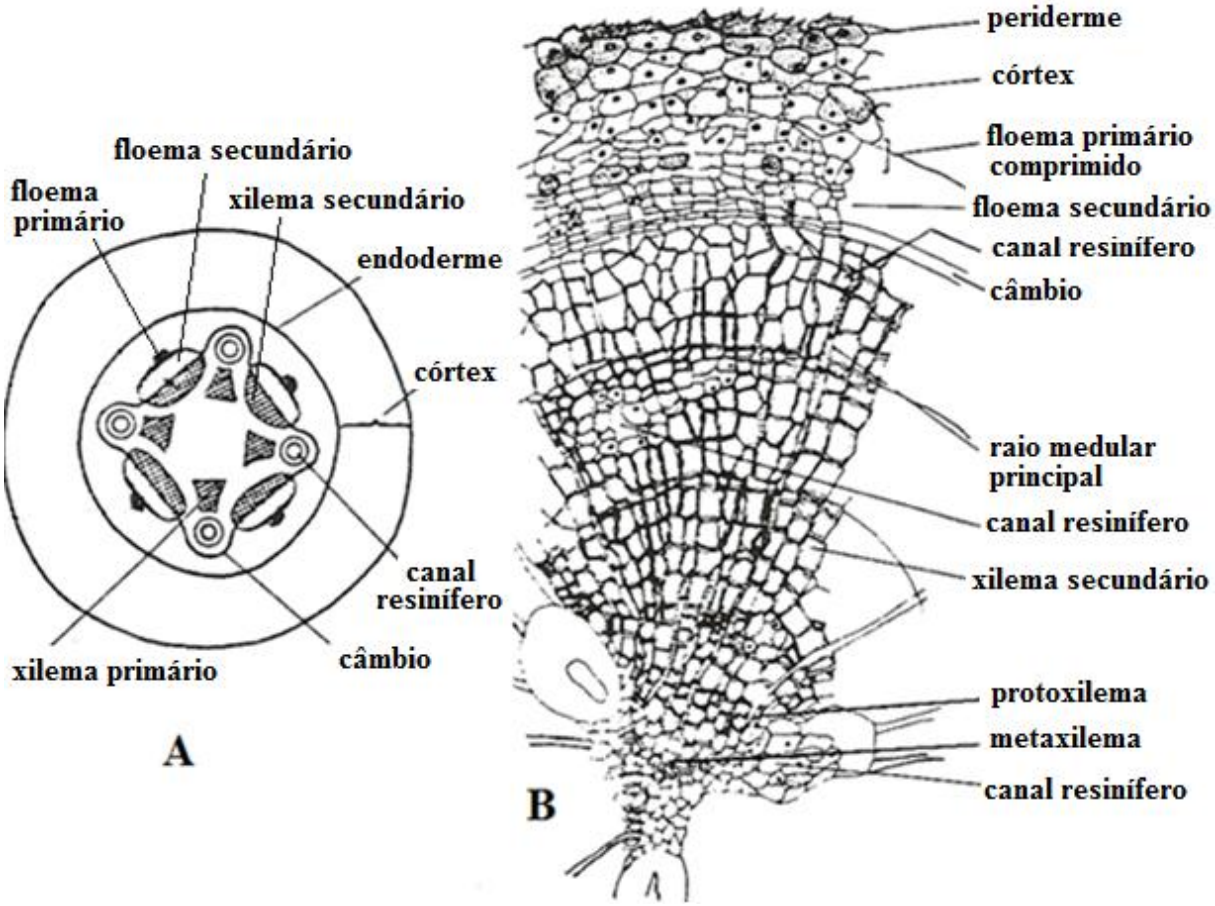



**FIGURA** 130 - Raiz do pinheiro (*Pinus pinea*): A, raiz jovem, no inicio do crescimento secundário; B, pormenor de uma raiz numa fase muito posterior em que já estão presentes como tecidos secundários tanto xilema e floema secundários como ainda a periderme. Adap. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

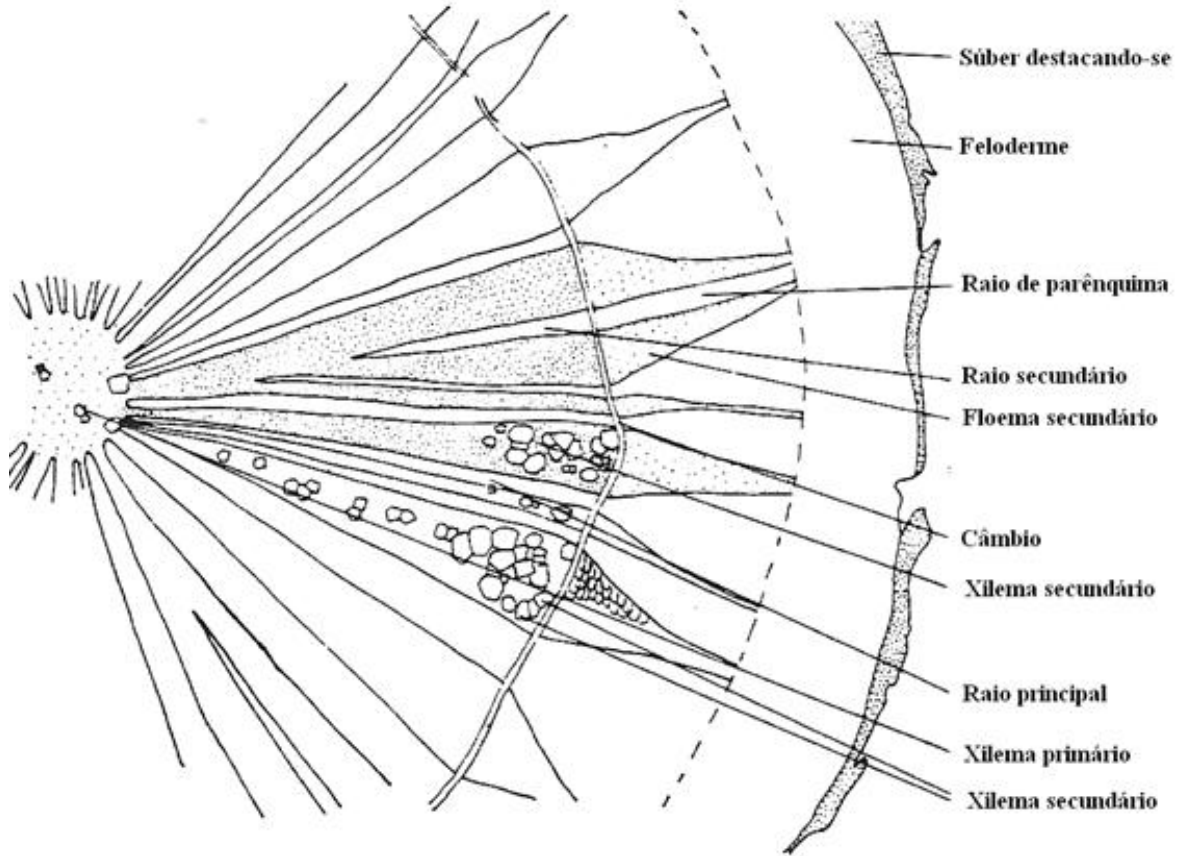



**FIGURA** 131- Raiz de *Rumex* sp. em estádio secundário de crescimento. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

# 3.2. A RAIZ E A RIZOSFERA

A **rizosfera** é a região onde o solo e as raízes das plantas entram em contacto. Ela contém uma grande diversidade de microrganismo, sendo um local de intensa actividade microbiológica e um sistema biológico extremamente complexo e dinâmico, onde diversos organismos em associação com as raízes, formam comunidades únicas.

Tem sido observado que a diversidade e o número de microrganismos na raiz e à sua volta é muito maior do que no restante solo afastado das raízes. As bactérias e os fungos são os microrganismos predominantes e o seu crescimento é estimulado por nutrientes como açucares, aminoácidos e vitaminas libertados pelo tecido radicular. Os produtos do metabolismo microbiano que são liberados na rizosfera afectam muito favoravelmente o crescimento das plantas. Desta forma, uma troca de nutrientes ocorre entre o sistema radicular da planta e os organismos presentes na rizosfera. Este microambiente único, tem vindo a ser largamente estudado nas últimas décadas TAIZ & ZEIGLER (2002).

Na rizosfera fungos e bactérias estabelecem **relações simbióticas** com as raízes, sendo que as mais importantes e que têm sido objecto de estudos mais aprofundados, são os **nódulos radiculares** e as **micorrizas**. Os microrganismos que habitam, a rizosfera alimentam-se de células que as raízes (em particular a coifa) vão perdendo na sua acção de penetração no solo (rizodepósitos) e dos açúcares e composto proteicos libertados pela raiz. Em contrapartida eles ajudam a proteger às raízes de organismos patogénicos e põem à disposição das plantas nutrientes (em particular, azoto, fósforo e potássio) que estavam no solo, mas não estavam em formas assimiláveis.

Algumas populações da rizosfera podem favorecer o crescimento das plantas por inibirem a actividade patogénica de outros microrganismos. Os mecanismos de inibição podem incluir a produção de antibióticos e outros compostos. A rizosfera é, pois, uma fonte de bactérias produtoras de metabolitos secundários, como auxinas, antibióticos, ácidos, enzimas extra-celulares, … etc. Algumas dessas bactérias são potentes agentes de

controlo de fungos patogénicos que poderiam afectar o sistema radicular, destacando-se principalmente as bactérias do género *Pseudomonas*.

Alguns microrganismos da rizosfera desenvolveram mecanismos especializados para degradar compostos naturais complexos, como a lenhina, a celulose, a quitina e materiais húmicos ou biodegradar materiais que seriam tóxicos para as raízes da planta.

As raízes de algumas plantas segregam **compostos alelopáticos**, que inibem a germinação de sementes ou o desenvolvimento de certos organismos.

Alguns compostos segregados pelas raízes, uma vez detectados por fungos micorrízicos, **estimulam a germinação dos esporos** e promovem o estabelecimento das micorrizas. E, no mesmo sentido, as bactérias do género *Rhizobium*, detectam igualmente compostos já identificados que são segregados pelas raízes das leguminosas e, em seguida, produzem outros compostos, que sinalizam para a planta a sua presença o que levará a um mais rápido estabelecimento dos nódulos radiculares. É extraordinário como as bactérias fixadoras de azoto podem apresentar ciclos de actividade semelhantes aos da planta simbionte, produzindo maiores quantidades de azoto durante o período diurno precisamente quando são maiores as necessidades naquele nutriente.

Na rizosfera observa-se uma maior estabilidade estrutural, das partículas de solo, tanto pela acção mecânica das raízes, como pela acção agregadora da mucilagem produzida pela coifa das raízes como dos exsudados dos diferentes organismos presentes.

Em sentido contrário, as sementes de algumas espécies parasitas de raízes, uma vez na rizosfera, são capazes de detectar a presença de determinados compostos produzidos pelas raízes e iniciarem a germinação das suas sementes com vista ao estabelecimento das relações parasita-hospedeiro.

Na rizosfera existem muitos nemátodos fitoparasitas, ecto- e endoparasitas; os primeiros mantêm-se no solo, enquanto os segundos penetram no córtex das plantas, o que geralmente provoca o desenvolvimento de tumores ou galhas. Estas, são estruturas vegetais deformadas pela presença do verme, dentro das quais os nemátodos se desenvolvem e podem sobreviver por muitos e muitos anos. Refira-se que as galhas são muito mais conhecidas de todos quando afectam a parte aérea das plantas.

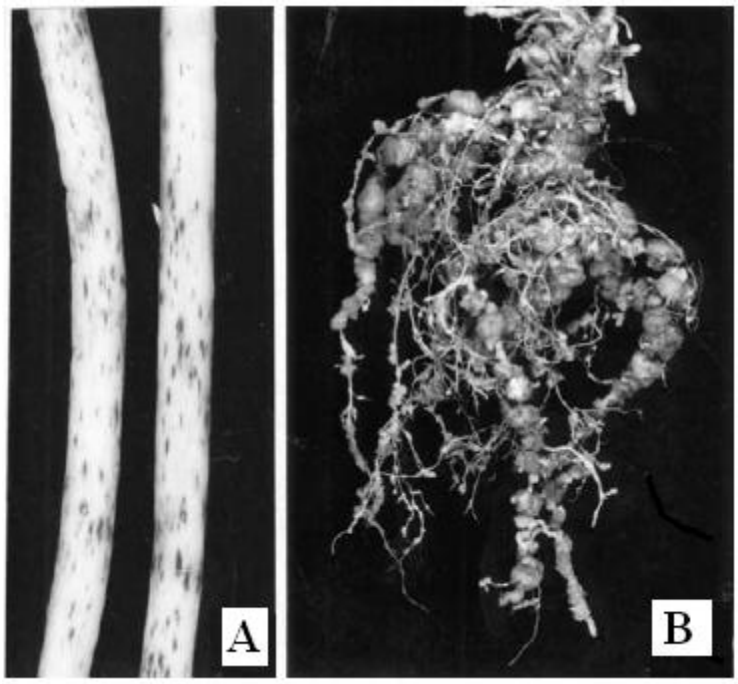



**FIGURA** 132- Afecções do sistema radicular provocadas por nemátodos: A, simples lesões: B, formação de galhas radiculares. WAISEL *et al.* (2002).

# 3.2.1. NODOSIDADES OU NÓDULOS RADICULARES

Pela sua enorme importância económica têm sido largamente estudadas do ponto de vista histológico as **nodosidades** ou **nódulos radiculares** das leguminosas.

As nodosidades radiculares são devidas à simbiose de bactérias, conhecidas como **rizóbios** (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium*, *Photorhizobium* e *Sinorhzobium*) com as raízes da generalidade das leguminosas, e de certas rosáceas *(e.g., Dryas drumondii, Chamaebatia foliolosa)* e são da maior importância na nutrição azotada destas espécies (STERN, *et al.* (2010).

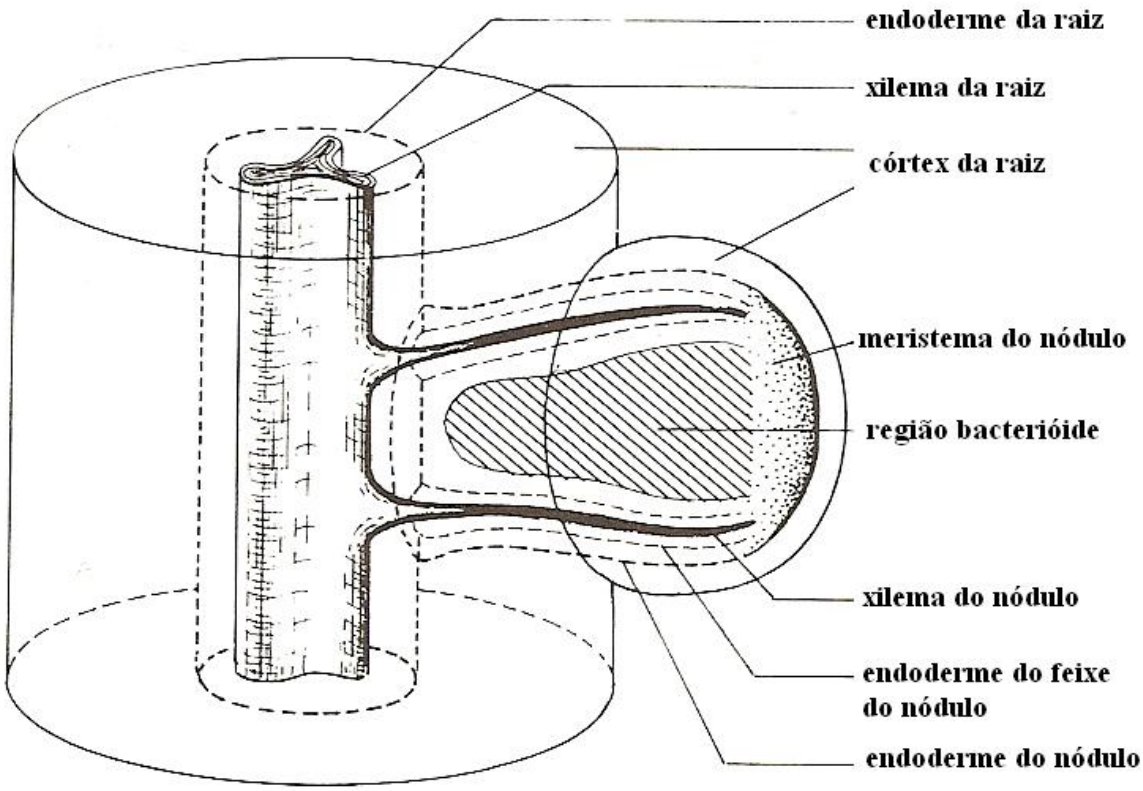



**FIGURA** 133 - Diagrama tridimensional da raiz de uma leguminosa com um nódulo indeterminado devido à simbiose com bactérias do género *Rhizobium*. FAHN (1990)

Os rizóbios são bactérias são capazes de absorver o azoto contido no ar do solo e convertê-lo em compostos assimiláveis pela planta e, em contrapartida, recebem açúcares e outros nutrientes orgânicos.

Em geral as bactérias penetram no córtex das raízes jovens através dos pêlos absorventes, os quais tipicamente começam por encurvar-se, envolvendo os rizóbios. Já no interior, as bactérias proliferam e deslocam-se através dos **filamentos ou cordões de infecção** que são estruturas tubulares formadas pelo crescimento interno progressivo das paredes celulares, pertencentes aos pêlos radiculares, a partir do sítio de penetração, ou seja, canais de celulose produzidos pelas próprias células da raiz.

Um mesmo pêlo radicular pode ser invadido por inúmeros rizóbios e, assim, pode conter vários cordões de infecção. A bactéria simbionte também induz divisão celular em determinadas regiões do córtex, entrando nessas regiões através do crescimento e ramificação dos cordões de infecção. Os rizóbios fixadores de azoto quando aumentam de tamanho são chamados de **bacterióides**. A membrana que envolve o bacterióide é designada **membrana peribacterióide**. A liberação dos rizóbios a partir do cordão de infecção para os envelopes derivados da membrana plasmática dos pêlos radiculares e a proliferação continuada tanto dos bacterióides como das células corticais da raiz resultam na formação de crescimentos tumorais conhecidos como **nódulos** que se tornam visíveis macroscopicamente. Ramificações dos tecidos vasculares estabelecem a conexão do cilindro central da raiz com estes nódulos mostrando existir um sistema de transporte para troca de nutrientes entre as bactérias e a raiz, ou seja, entre os dois simbiontes WAISEL *et al.* (2002).

Em muitas leguminosas de clima temperado (e.g., ervilheira), os nódulos são alongados e cilíndricos, devido a presença de um **meristema apical do nódulo** designando-se **nódulos indeterminados.** Os nódulos de leguminosas tropicais, caso da soja e do amendoim, não apresentam um meristema apical persistente, sendo esféricos e dizendo-se **nódulos determinados**.

Integrando a estrutura dos nódulos radiculares têm sido observadas **células de transferência**, isto é, células de parênquima xilémico cujas paredes apresentam protuberâncias para o interior e uma membrana plasmática muito ampliada e cuja função é muito importante no transporte a curtas distâncias, na interligação entre os simbiontes.

As células de transferência têm também sido observadas em raízes de plantas sujeitas a acentuadas situações de stress TAIZ & ZEIGLER (2002).

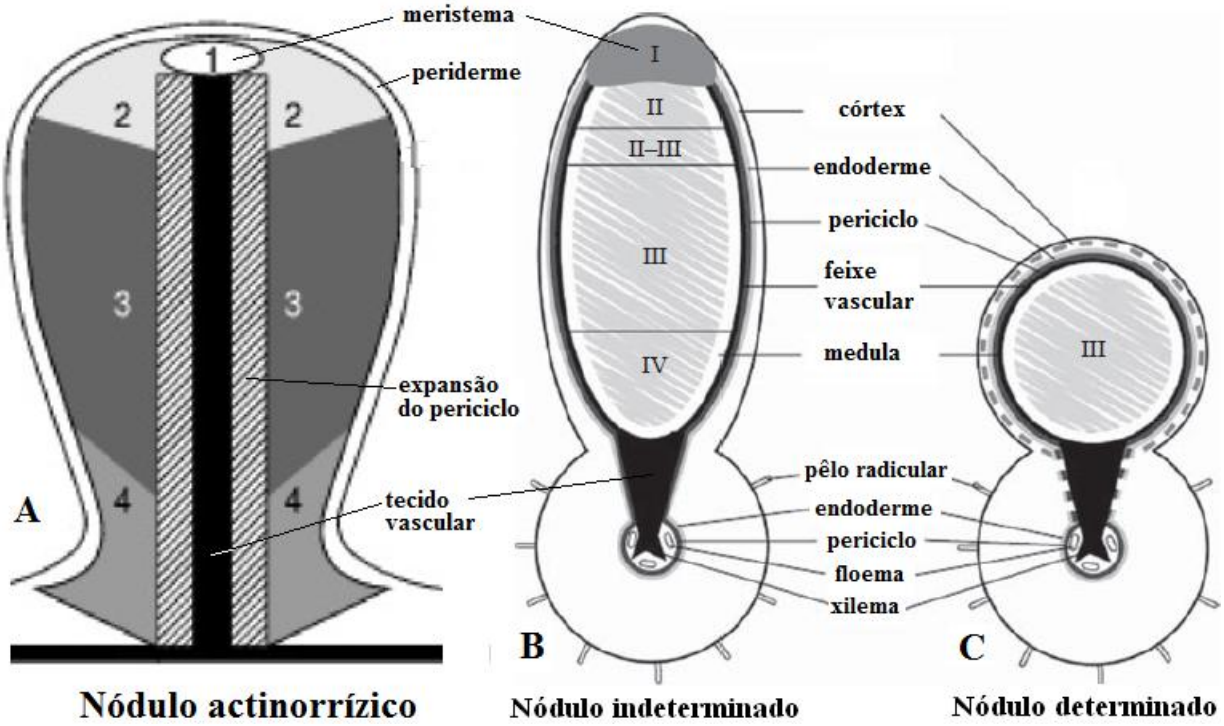



**FIGURA** 134 – A, corte longitudinal de um nódulo actinorrízico. A zona 2 contém células infectadas e gradualmente preenchidas com hifas de *Frankia* e que posteriormente formam vesículas. Zona 3, região mais importante, onde se desenvolve a simbiose e onde é fixado o azoto e transferido dos fungos para a planta; Zona 4, região de senescência em que já não se verifica fixação de azoto; B-C, Corte longitudinal de dois nódulos de leguminosas, um com crescimento determinado e outro indeterminado. Apenas em B é possível identificar uma região meristemática apical persistente (I); uma região de penetração do rizóbio (II) e uma zona de senescência nos nódulos mais velhos (IV). Ambos os tipos de nódulos apresentam a região mais importante, aquela onde se desenvolve a simbiose e onde é fixado o azoto e transferido das bactérias para a planta (III). Adap. AMÂNCIO & STULEN (2004).

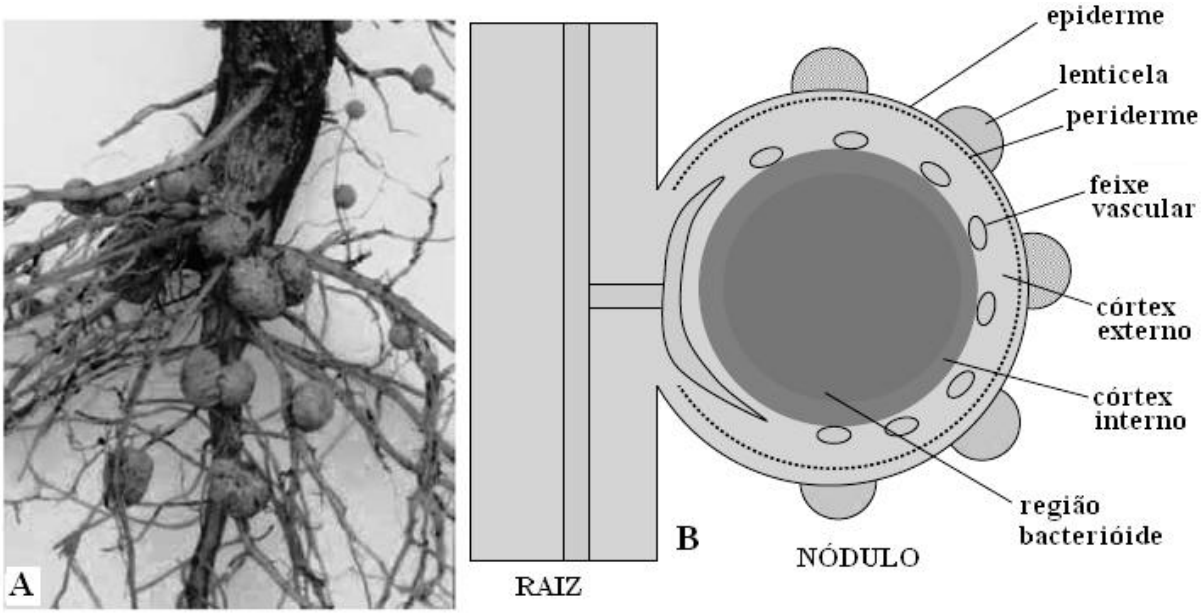



**FIGURA** 135 – Aspecto externo dos nódulos radiculares na soja, *Glycine max* (A) e pormenor do corte longitudinal de um dos nódulos (B). Adap. WAISEL *et al.* (2002).

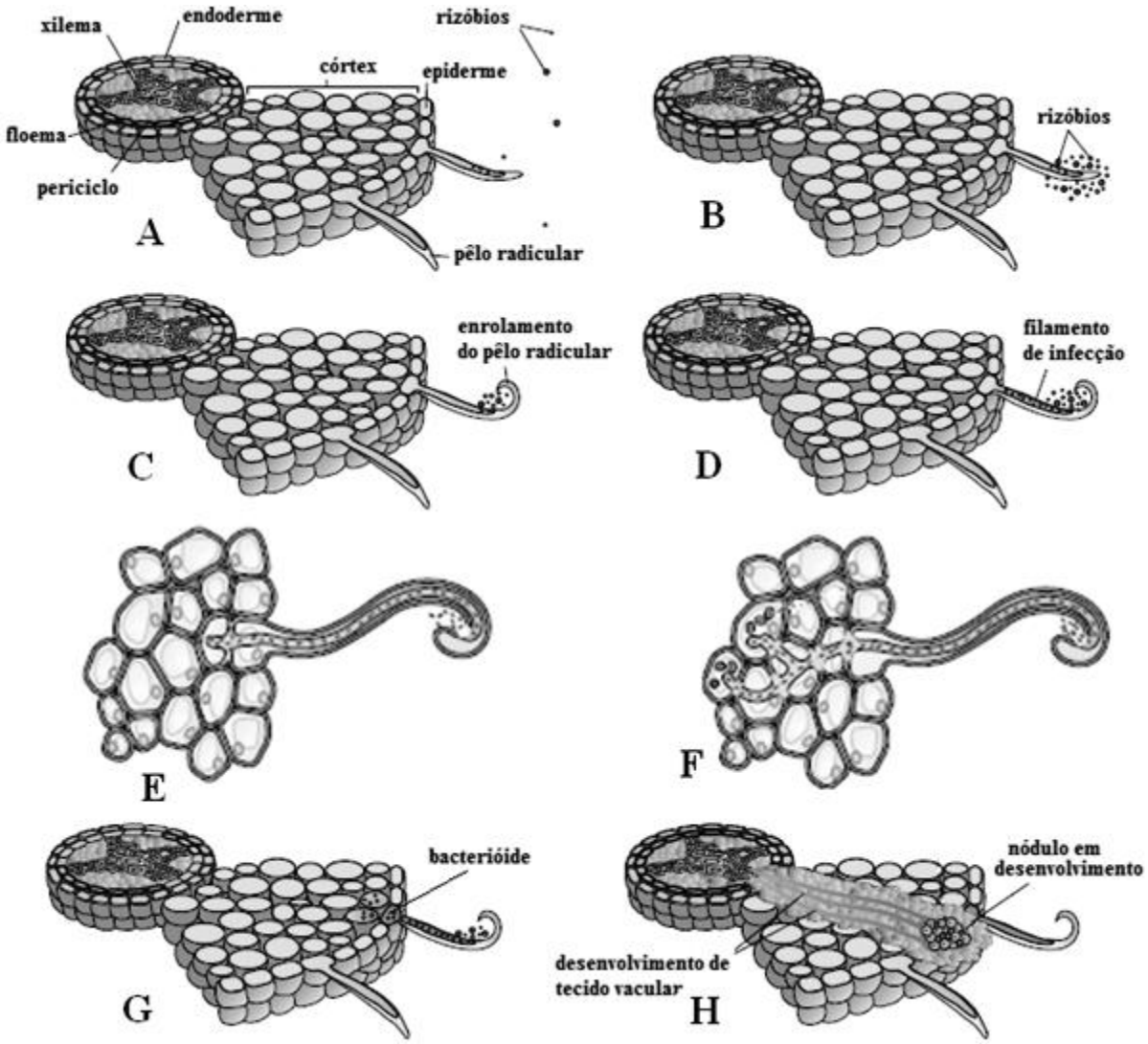



**FIGURA** 136 - A-H, fases do desenvolvimento de nódulos radiculares. O estabelecimento da simbiose inicia-se com uma troca de sinais entre a planta e a bactéria. A sinalização, o processo de infecção e o desenvolvimento de nódulos fixadores de azoto envolvem genes específicos. A formação do nódulo envolve várias hormonas. Os rizóbios libertam factores Nod, que induzem um pronunciado enrolamento dos pêlos radiculares que passam a envolver os rizóbios. A parede celular do pêlo radicular é degradada, permitindo que as células bacterianas tenham acesso, à superfície externa da membrana plasmática. Segue-se a formação de um canal de infecção, uma extensão interna tubular da membrana plasmática, que é produzida pela fusão de vesículas derivadas do complexo de Golgi no local da infecção. O canal cresce no seu ápice pela fusão de vesículas secretoras na extremidade do tubo. Na região mais profunda do córtex, próximo do xilema, as células corticais desdiferenciam-se e iniciam a sua divisão, formando o **primórdio nodular**, a partir do qual o nódulo se irá desenvolver. Os primórdios nodulares formam-se por fora dos pólos do protoxilema. Diferentes compostos de sinalização, controlam a posição do primórdio nodular. O canal de infecção, preenchido pelos rizóbios em proliferação, alonga-se através do pêlo radicular e das camadas de células corticais, em direcção ao primórdio nodular. Quando o canal de infecção atinge as células especializadas no nódulo, a sua extremidade funde-se com a membrana plasmática da célula hospedeira, libertando células bacterianas envoltas numa membrana deriva da membrana plasmática da célula hospedeira. A ramificação do canal de infecção dentro dos nódulos permite infectar muitas células. As bactérias continuam a dividir-se e a membrana que as envolve aumenta em superfície para acomodar esse crescimento. Em seguida, a partir de um sinal da planta, as bactérias param de se dividir e começam a aumentar de tamanho diferenciando-se em organitos endossimbióticos fixadores de azoto, denominados **bacterióides.** O nódulo desenvolve um sistema vascular que facilita as trocas entre a planta e as bactérias e uma camada de células para excluir o oxigénio do interior do nódulo. CAMPBELL & RECCE (2005).

As leguminosas são de longe o maior grupo de plantas que entram em associação de fixação de azoto com bactérias simbióticas.

As gramíneas também podem desenvolver relações simbióticas com organismos fixadores de azoto, mas nessas associações não são produzidos nódulos. A bactéria fixadora de azoto coloniza os tecidos externos da planta, no caule ou na raiz. Por exemplo, a bactéria fixadora de azoto *Acetobacter diazotrophicus,* vive no apoplasto dos tecidos do caule da cana-de-açúcar e pode suprir o seu hospedeiro com azoto suficiente para garantir a sua independência em fertilizantes azotados.

O potencial da aplicação de *Azospirillium,* no milho e noutras gramíneas tem sido investigado. Porém esse organismo parece fixar pouco azoto quando associado às plantas. No caso da raiz, a bactéria reveste normalmente a epiderme, localizando-se próximo da zona de alongamento dos pêlos radiculares TAIZ & ZEIGLER (2002).

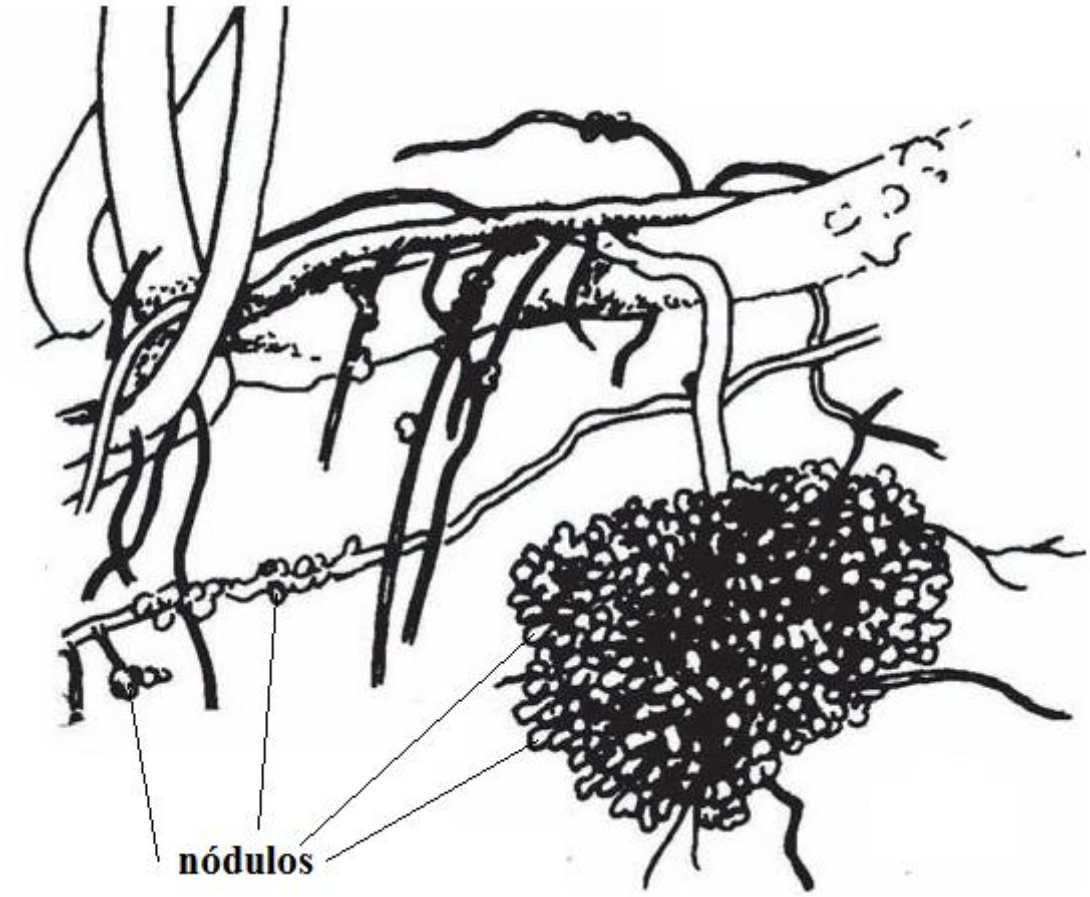



**FIGURA** 137 – Raízes de *Alnus* sp., com **nódulos actinorrízicos**, agrupados em conjuntos muito densos, com origem em simbioses com fungos actinomicetos filamentosos do género *Frankia*.

Algumas espécies que não pertencem às leguminosas (*e.g.*, *Alnus,* amieiros*)* fixam azoto em **nódulos actinorrízicos**, formados em associação com outros microrganismos, como sejam, fungos actinomicetos filamentosos do género *Frankia*. Nas Podocarpaceae, os nódulos fixadores de azoto devem-se igualmente ao estabelecimento de simbioses com fungos do tipo micorrízico e não a bactérias.

*Myrica gale*, *Casuarina*, *Comptonia* e *Ceanothus* também formam associações simbióticas fixadoras de azoto com actinomicetos. As algas azuis fixadoras de azoto dos géneros *Anabaena* e *Nostoc*, ocorrem com frequência associadas a certas plantas. È o caso das raízes coralóides presentes em *Cycas* e dos nódulos nos pecíolos foliares de *Gunnera*, ambos devidos a simbioses com *Nostoc*. Diversas cianobactérias podem ocorrer associadas às raízes aéreas de algumas orquídeas epífitas.

Outra relação simbiótica importante ocorre entre *Azolla*, um pequeno feto aquático flutuante, e *Anabaena*, uma cianobactéria fixadora de azoto que vive nas cavidades das folhas de *Azolla*. A simbiose *Azolla-Anabaena* é única entre as simbioses fixadoras de azoto porque a relação é mantida durante todo o ciclo de vida dos simbiontes. No extremo Oriente, a multiplicação de *Azolla-Anabaena* é incentivada nas plantações de arroz, pois contribui para o enriquecimento do solo em vários quilos por hectare.

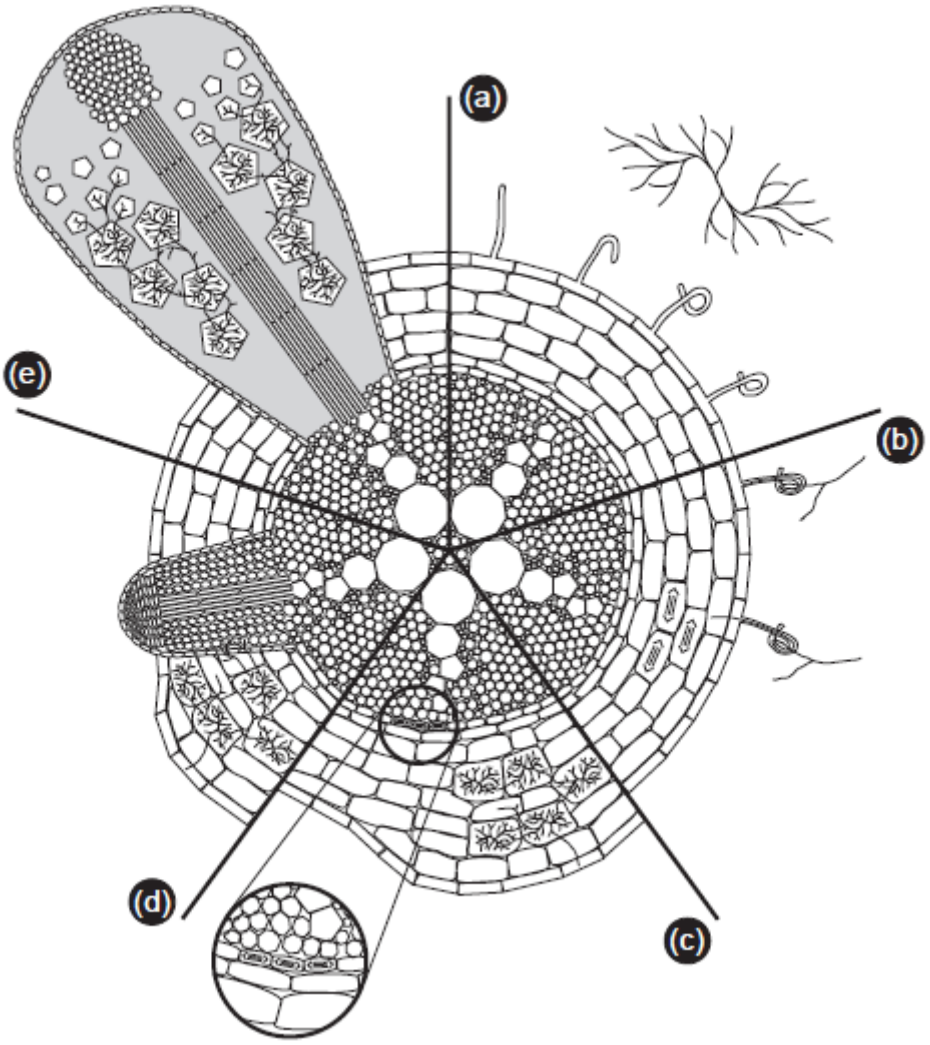



**FIGURA** 138 - Fases do desenvolvimento de nódulos radiculares em *Alnus* sp., com origem em simbioses, não com bactérias, com fungos actinomicetos filamentosos do género *Frankia*: a) troca de sinais entre a planta e o fungo, *Frankia* sp., induzem a **deformação dos pêlos radiculares**; b) o fungo penetra no corpo da planta através dos pêlos deformados atingindo o córtex; c) dá-se a hipertrofia das células infectadas formando-se um **pré-nódulo**. Complementarmente, as células do periciclo localizadas proximamente dividem-se para formarem em conjunto um **primórdio do nódulo**; d) as hifas do fungo partindo do pré-nódulo invadem o córtex do primórdio do nódulo; e) no nódulo maduro 4 zonas podem ser observadas – zona meristemática; zona de infecção; zona de fixação de azoto e zona de senescência. Os nódulos apresentam uma estrutura vascular central semelhante às das raízes. BEECKMAN (2010).

Em síntese:

1 - No solo existem bactérias fixadoras de azoto: a maioria tem vida livre; apenas algumas espécies se estabelecem como simbiontes com raízes de várias plantas.
2 - A fixação de azoto requer geralmente condições anaeróbicas.
3 - A fixação simbiótica de azoto ocorre geralmente em estruturas especializadas (nódulos).
No caso do género *Gunnera*, a simbiose estabelece-se em glândulas que se formam nos caules, mas que se desenvolvem independentemente do organismo simbionte No caso das leguminosas as bactérias fixadoras de azoto induzem a formação de nódulos nas raízes.
4- O estabelecimento da simbiose requer uma troca de sinais entre a planta e a bactéria.
A sinalização, o processo de infecção e o desenvolvimento de nódulos fixadores de azoto envolvem genes específicos tanto da planta (genes nodulinos) como do rizóbio (genes de nodulação).
5- A formação do nódulo envolve várias hormonas.

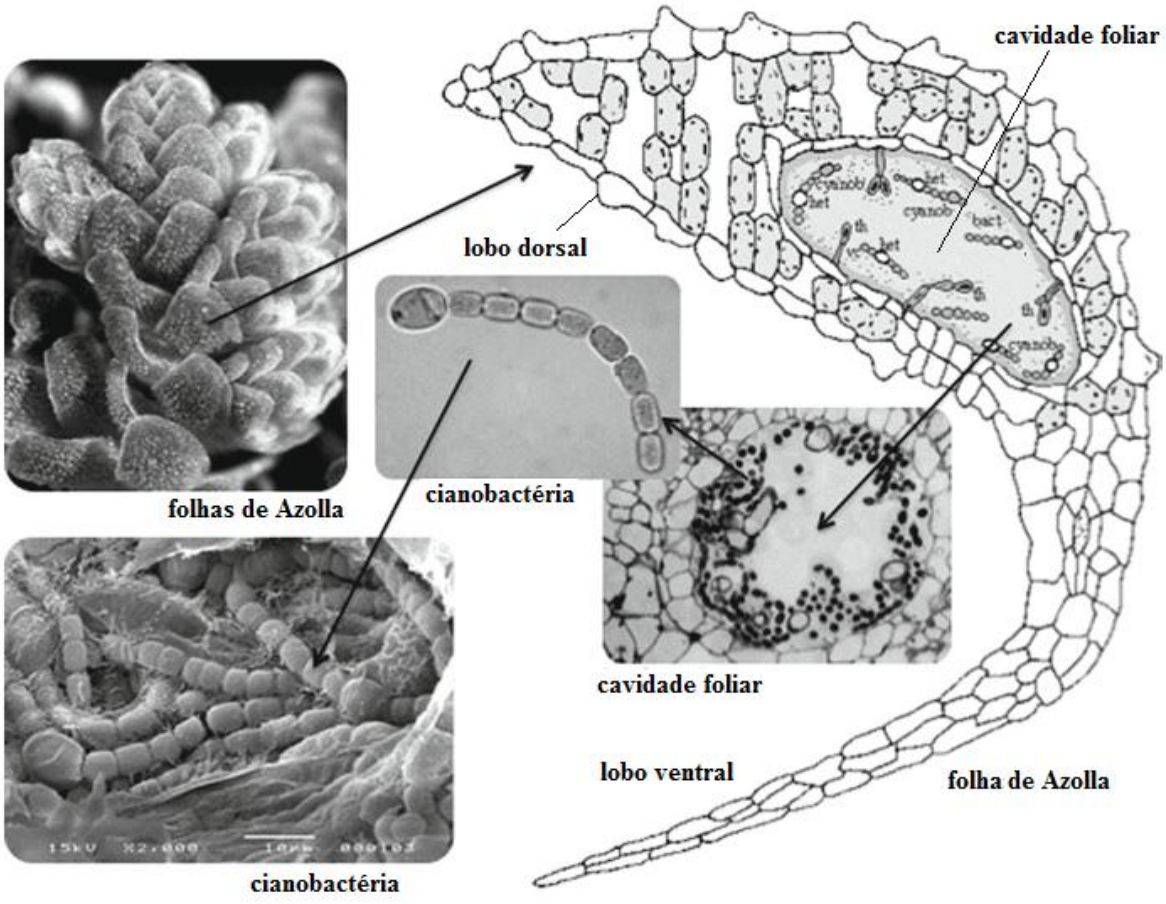



**FIGURA** 139 – Diagrama que ilustra a importante simbiose que se estabelece entre *Azolla*, um pequeno feto aquático flutuante, e *Anabaena*, uma cianobactéria fixadora de azoto que vive nas cavidades das folhas de *Azolla*. Adap. CAMPBELL & RECCE (2005).

# 3.2.2. MICORRIZAS

Pela sua enorme importância económica têm sido largamente estudadas do ponto de vista histológico as **micorrizas** presentes na maioria das espécies terrestres.

Tem sido observado que apesar do fungo invadir a região cortical da raiz o desenvolvimento desta não é prejudicado, antes pelo contrário (PETERSON *et al.*, 2004).

A principal função atribuída aos fungos simbiontes parece ser a de colocar à disposição da planta fósforo assimilável e em contrapartida as raízes estariam fornecendo aos fungos, açúcares, aminoácidos e outras substâncias orgânicas necessárias ao seu desenvolvimento.

Um dos exemplos mais interessantes e ecologicamente mais significativo de mutualismo, diz respeito à interacção entre fungos e plantas. As raízes da maioria das plantas vasculares estão associadas com fungos, formando estruturas conhecidas como micorrizas. Estes fungos desempenham um papel vital na absorção de fósforo e outros nutrientes essenciais. Sem os fungos, o crescimento normal de muitas destas plantas seria impossível (RAVEN, *et al.* (2004).

As micorrizas podem ter desempenhado um papel crucial no estabelecimento das primeiras plantas terrestres.

Em muitas plantas vasculares, indivíduos incapazes de desenvolver micorrizas são dificilmente encontrados em certas condições naturais, embora o crescimento possa ser possível sem fungos se os nutrientes forem abundantes. **A maior parte das plantas vasculares são organismos duplos com alguma semelhança com os líquenes**. Assim se expressou S. A. Wilde, cientista de solo da Universidade de Wisconsin: "uma árvore removida do solo é somente uma parte de toda a planta, uma parte cirurgicamente separada de seu órgão de absorção e digestão" (RAVEN, *et al.* (2004).

A generalidade das orquidáceas, que apresenta sementes incompletamente formadas e as espécies mico-heterotróficas apenas conseguem sobreviver graças ao estabelecimento de simbioses com fungos do solo.

Em contrapartida as espécies das famílias Cruciferae, Chenopodiaceae e Proteaceae, assim como plantas aquáticas, raramente ou nunca têm micorrizas. Estas também estão ausentes em raízes de plantas que se desenvolvem em solos muito secos, salinos ou alagados ou onde a fertilidade do solo é extremamente elevada ou

baixa. Plantas cultivadas em hidroponia e plantas muito jovens em rápido crescimento raramente apresentam micorrizas.

Os fungos que formam associações do tipo micorriza na maioria das plantas são zigomicetos; as associações são chamadas endomicorrizas, e são características da maioria das espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas. Em alguns grupos de coníferas e eudicotiledóneas arbóreas, as associações são principalmente com basidiomicetos, mas também com certos ascomicetos; tais associações são chamadas ectomicorrizas. Algumas delas são altamente específicas. Por exemplo, o fungo *Boletus elegans é* conhecido em associação somente com *Larix,* uma conífera. Outros fungos, tais como *Cenococcum geophilum,* foram observados vivendo em associação ectomicorrízica com árvores pertencentes a mais de uma dúzia de géneros. As ectomicorrizas são particularmente características de comunidades de árvores relativamente homogéneas, crescendo a latitudes elevadas do Hemisfério Norte ou em grandes altitudes, dois locais onde as baixas taxas de decomposição da matéria orgânica podem tornar os nutrientes particularmente difíceis de obter.

Em síntese. as **micorrizas** são associações simbióticas de inúmeros fungos com as raízes de variadíssimas espécies, que tão importantes são para assegurar a sua nutrição sobretudo em fósforo e potássio. Acredita-se que mais de 90% das plantas superiores apresentam micorrizas.

São dois os tipos principais de micorrizas, consoante a relação entre o fungo e as células do córtex:

- **MICORRIZAS ECTOTRÓFICAS** OU **ECTOMICORRIZAS**.

Estão presentes em 25 famílias de plantas vasculares e cerca de 3% das plantas com semente, na maioria lenhosas, que dominam em quase todos os ecossistemas terrestres. Os fungos simbiontes pertencem às divisões Ascomycotina e Basidiomycotina.

O fungo desenvolve-se à volta da raiz e forma um invólucro a que se dá o nome de **manto**. Ele atinge a região cortical penetrando por entre os espaços intercelulares, sem no entanto as hifas invadirem o interior das células corticais. As hifas mais internas do manto penetram a região exterior da raiz, envolvem as células epidérmicas e/ou corticais, formando a **rede de Hartig**. Com frequência, a quantidade de micélio fúngico é tão extensa que a sua massa total é comparável à das próprias raízes. O micélio fúngico também se estende para o solo, para longe do manto compacto, onde forma hifas individuais ou filamentos contendo estruturas reprodutoras.

A capacidade do sistema radicular de absorver nutrientes é melhorada pela presença de hifas fúngicas externas, muito mais finas do que as raízes da planta e que podem alcançar áreas de solo esgotadas em nutrientes próximas das raízes. Os fungos micorrízicos ectotróficos desenvolvem simbioses exclusivamente com espécies arbóreas, incluindo gimnospérmicas e angiospérmicas lenhosas.

- **MICORRIZAS ENDOTRÓFICAS**, **ENDOMICORRIZAS OU VESÍCULO-ARBUSCULARES**.

São as mais abundantes e geralmente as menos específicas no que diz respeito ao fitossimbionte. Estão presentes na maioria das raízes das angiospérmicas, gimnospérmicas e pteridófitos, assim como nos gametófitos de briófitos.

O fungo forma um envoltório menos denso à volta dos ápices radiculares e ao penetrar na raiz, invade o interior das células corticais. Os fungos endomicorrízicos ou vesículo-arbusculares não produzem uma massa compacta de micélio fúngico ao redor da raiz. Em vez disso as hifas crescem num arranjo menos denso, no interior da própria raiz e também para fora da mesma em direcção ao solo circundante. Após penetrar na raiz através da epiderme ou por um pêlo radicular, as hifas não só se estendem pelas regiões entre as células como também penetram nas células do córtex. Já no seu interior, as hifas podem formar estruturas ovais chamadas de **vesículas** e estruturas ramificadas denominadas **arbúsculos**. Os arbúsculos parecem ser, por excelência, os locais de transferência de nutrientes entre o fungo e a planta. Fora da raiz, o micélio externo pode estender-se vários centímetros para longe da raiz e conter estruturas reprodutoras. Ao contrário das micorrizas ectotróficas, as micorrizas vesículo-arbusculares formam apenas uma pequena massa de material fúngico, que provavelmente não excede 10% da massa radicular. As micorrizas vesículo-arbusculares aparecem associadas às raízes da maioria das espécies de angiospérmicas herbáceas. Elas facilitam a absorção de fósforo e de micronutrientes, como zinco e cobre. Por se estenderem para além da zona de esgotamento de solo ao redor das raízes, o micélio externo melhora muito significativamente a absorção de fósforo (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

Alguns autores, WAISEL *et al.* (2002), PETERSON *et al.* (2004), distinguem ainda quatro outros tipos de micorrizas:

a) **ECTO-ENDOMICORRIZAS**. Um tipo com características intermédias entre as endomicorrizas e as ectomicorrizas. Apresentam rede de Hartig espessa e alto grau de penetração intracelular, especialmente nas partes mais velhas da raiz. Ocorrem principalmente nas coníferas e com fungos da classe dos ascomicetos (*Tricharina).*

b) **MICORRIZAS MONOTROPÓIDES**;

Estabelecem-se entre membros da família Monotropaceae (plantas sem clorofila, mico-heterotróficas) e fungos Basidiomycotina. Caracterizam-se por apresentarem um manto espesso, rede de Hartig e estruturas intracelulares, ramificadas, designadas por haustórios.

c) **MICORRIZAS ERICÓIDES**, típicas das ericáceas.

Estão presentes nas raízes de representantes das famílias Ericaceae, Empetraceae e Epacridaceae. São endófitas e caracterizam-se pela presença intracelular de estruturas enroladas, localizadas sobretudo nas células epidérmicas. Os fungos simbiontes pertencem às classes Ascomycotina e Basidiomycotina

d) **MICORRIZAS ORQUIDÓIDES**, típicas das orquidáceas.

Estabelecem-se entre membros da família Orchidaceae e fungos Basidiomycotina. São endofíticas e caracterizam-se pela presença de novelos intracelulares, que correspondem a hifas densamente enroladas, nas células corticais dos tubérculos das orquídeas. O fungo simbionte coloniza as sementes no início da sua germinação, no estado de protocormo, e suporta todos os gastos energéticos. Normalmente a planta adulta continua a apresentar micorrizas. Algumas orquídeas mantêm o seu comportamento mico-heterotrófico no estado adulto pois não possuem clorofila (caso das espécies mico-heterotróficas, *e.g. Monotropa*). A maioria das orquidáceas apresentam clorofila e por isso as micorrizas servem apenas para melhorar a sua nutrição mineral.

d) **MICORRIZAS ARBUTÓIDES**.

Estabelecem-se entre plantas da ordem Ericales , concretamente em três géneros: *Arbutus* , *Arctostaphylos* e *Pyrola* , e os fungos Ascomycotina e Basidiomycotina , sem aparente especificidade. Caracterizam-se pela presença de manto, de rede de Hartig e de hifas intracelulares que formam estruturas enroladas - os "arbutóides".

Muito falta saber sobre o mecanismo através do qual os nutrientes absorvidos pelos fungos micorrízicos são transferidos para as células das raízes dos vegetais. Com as micorrizas ectotróficas, os fosfatos inorgânicos podem simplesmente difundir-se das hifas na rede de Hartig e serem absorvidos pelas células corticais da raiz. Nas micorrizas vesículo-arbusculares, a situação parece ser mais complexa. Os nutrientes podem difundir-se de arbúsculos intactos para as células corticais ou então pelo facto de alguns arbúsculos radiculares estarem continuamente a degenerar enquanto novos se formam, arbúsculos em degeneração podem liberar os seus conteúdos internos para as células radiculares do hospedeiro.

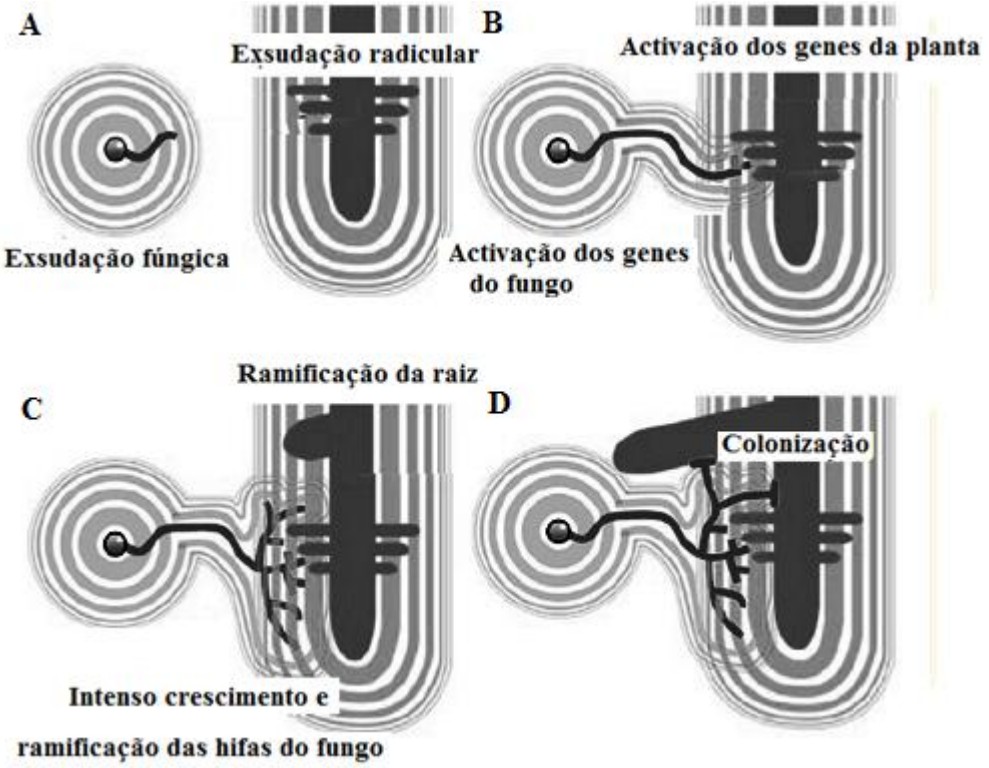



**FIGURA** 140 – Sequência esquemática das diversas fases do "diálogo" fungo-planta, até ao estabelecimento da simbiose (colonização) com benefício mútuo.

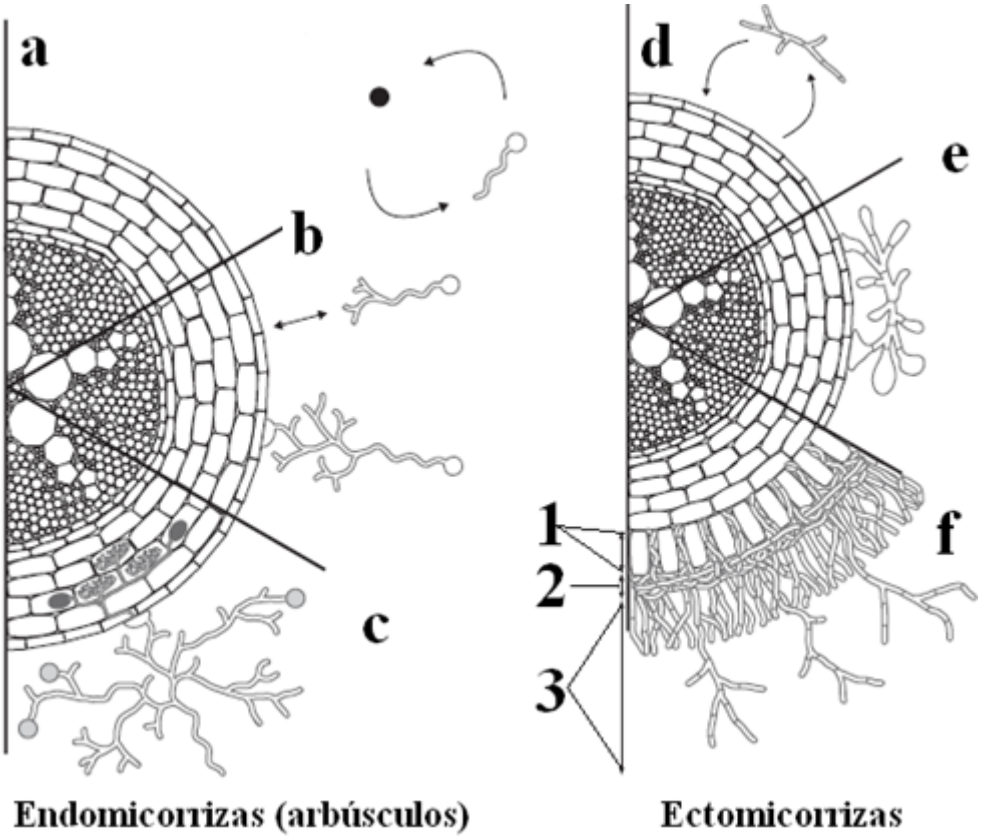



**FIGURA** 141 – **à esquerda**, formação de **endomicorrizas arbusculares**: a) germinação dos esporos do fungo seguida de algum crescimento das suas hifas; b) fase pré-simbiótica em que as estrigogalactonas segregadas pelas raízes induzem um intenso crescimento do fungo; c) fase simbiótica em que o fungo consegue penetrar até ao córtex desenvolvendo vesículas e arbúsculos no interior das suas células.

**À direita,** formação de ectomicorrizas; d) troca de sinais, cuja natureza continua a ser desconhecida entre as células das raízes e o fungo; e) o fungo adere à epiderme e as suas hifas desenvolvem-se extraordinariamente recobrindo toda a superfície radicular numa extensa rede intercelular, conhecida por **rede de Hartig**; f) as ectomicorrizas no seu estado de maturação evidenciam três estruturas típicas – a rede de Hartig (1), um **manto** denso de micélio do fungo que parece desempenhar um papel da maior importância na troca de nutrientes entre o fungo e a planta (2) e um **micélio extra-celular** que explora o solo (3). BEECKMAN (2010).

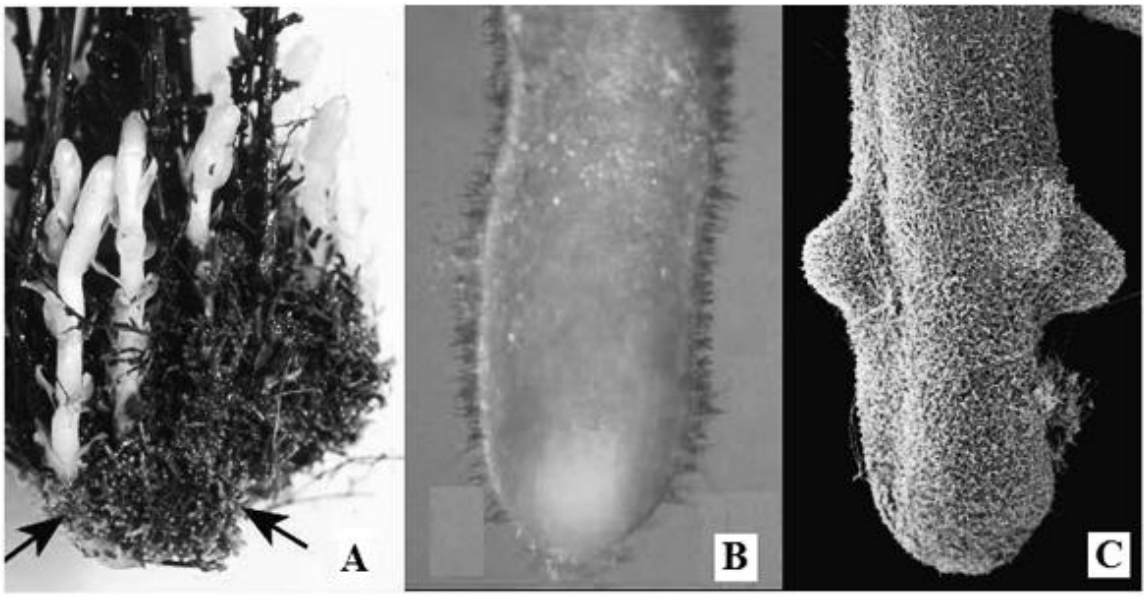



**FIGURA** 142 – Raízes da espécie mico-heterotrófica, desprovida de clorofila, *Monotropa uniflora* apresentando micorrizas monotropóides. A, aspecto geral da planta incluindo o sistema radicular; B, aspecto de uma raiz ao microscópio óptico; C, aspecto de uma raiz ao microscópio electrónico em que são observáveis pormenores relativos ao manto. PETERSON *et al.* (2004)

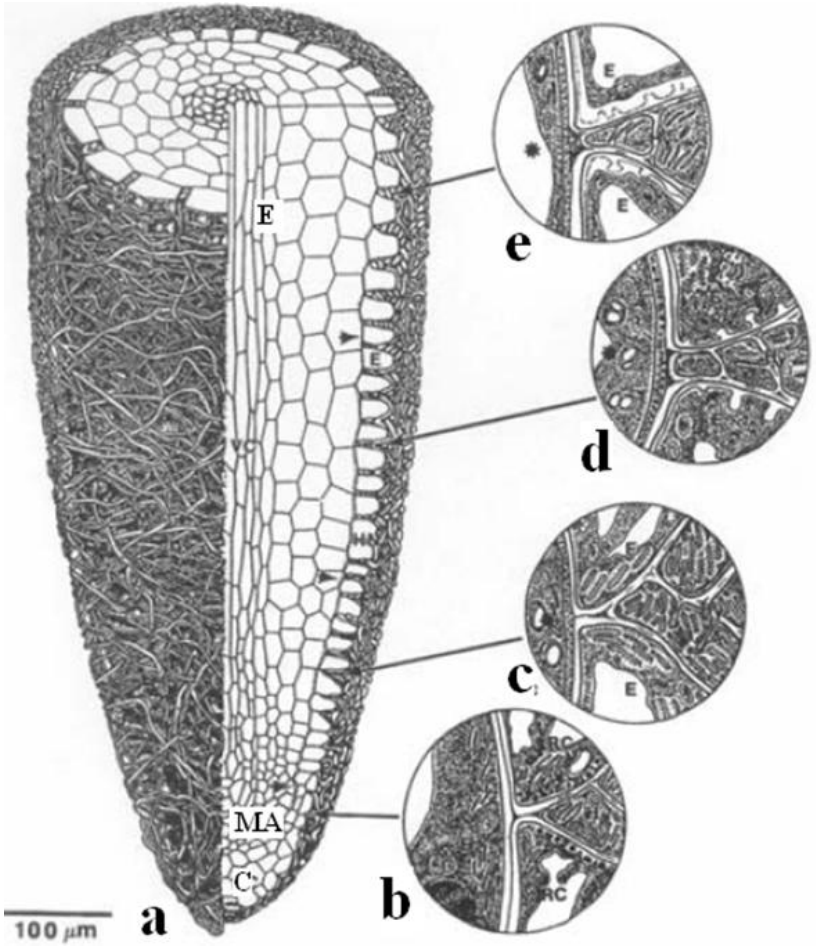



**FIGURA** 143 – Representação esquemática de **endomicorrizas** em raízes de *Alnus crispa:* a) **manto** consistindo de hifas que recobrem densamente toda a superfície radicular numa extensa rede intercelular, **rede de Hartig** que se estende até ao meristema apical (MA). Ocorrem modificações nas paredes tangenciais da exoderme. As células epidérmicas tornam-se progressivamente maiores à medida que nos afastamos do ápice. A coifa (C) mostra um desenvolvimento reduzido; b-e) gradual penetração das hifas do fungo por entre as paredes das células epidérmicas. BEECKMAN (2010).

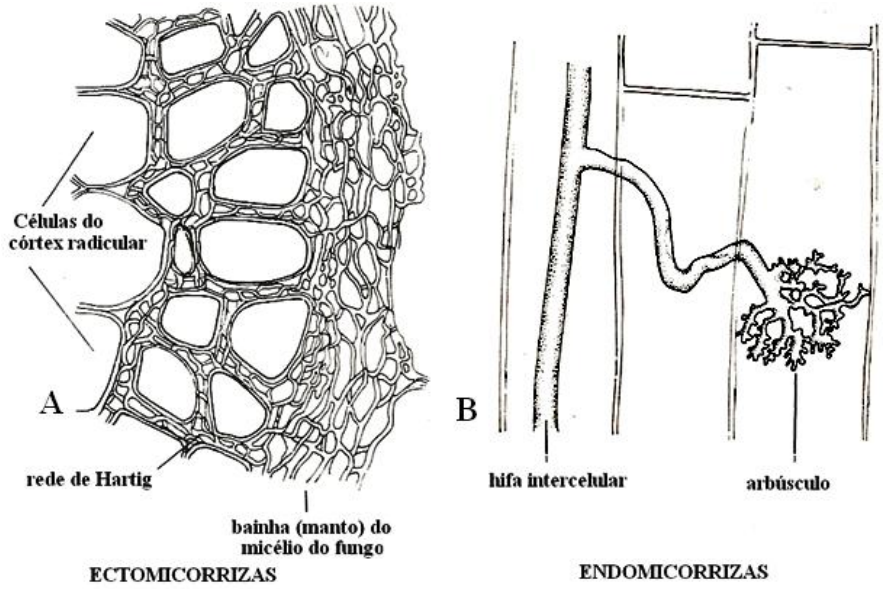



**FIGURA** 144 – Aspectos de pormenor da rede de Hartig (A) e de um arbúsculo (B). KOLTAI & KAPULNIK (2010)

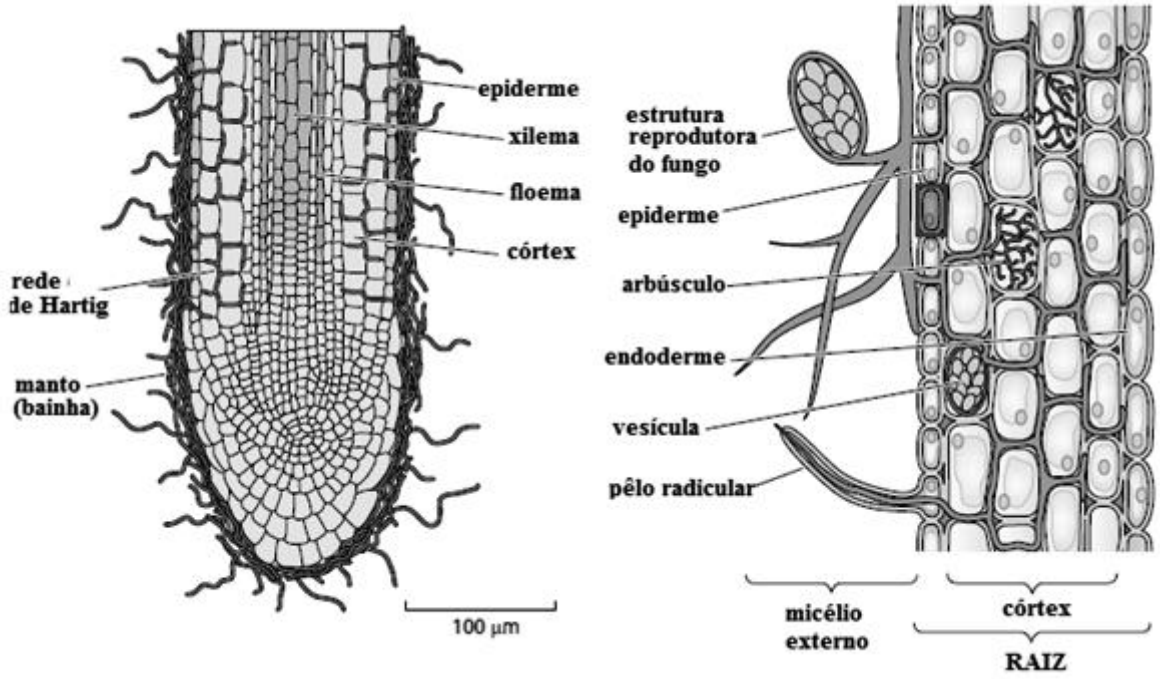



**FIGURA** 145 – À esquerda; raiz com **micorrizas ectotróficas**. As hifas do fungo circundam a raiz formando uma densa bainha de micélio que penetra nos espaços intercelulares do córtex da raiz para formar a rede de Hartig. A massa total de hifas fúngicas pode ser comparável á massa da própria raiz. O micélio fúngico também se estende para o solo, para longe do manto compacto, onde forma hifas individuais ou filamentos contendo estruturas reprodutoras;
À direita; **endomicorrizas** ou micorrizas vesículo-arbusculares. As hifas do fungo crescem nos espaços intercelulares das paredes do córtex e penetram nas células corticais. A medida que se desenvolvem dentro da célula, não rompem a membrana plasmática ou o tonoplasto. Em vez disto a hifa é circundada por essas membranas e forma estruturas conhecidas como arbúsculos e vesículas, que participam activamente na troca de nutrientes entre a planta e o fungo. CAMPBELL & RECCE (2005).

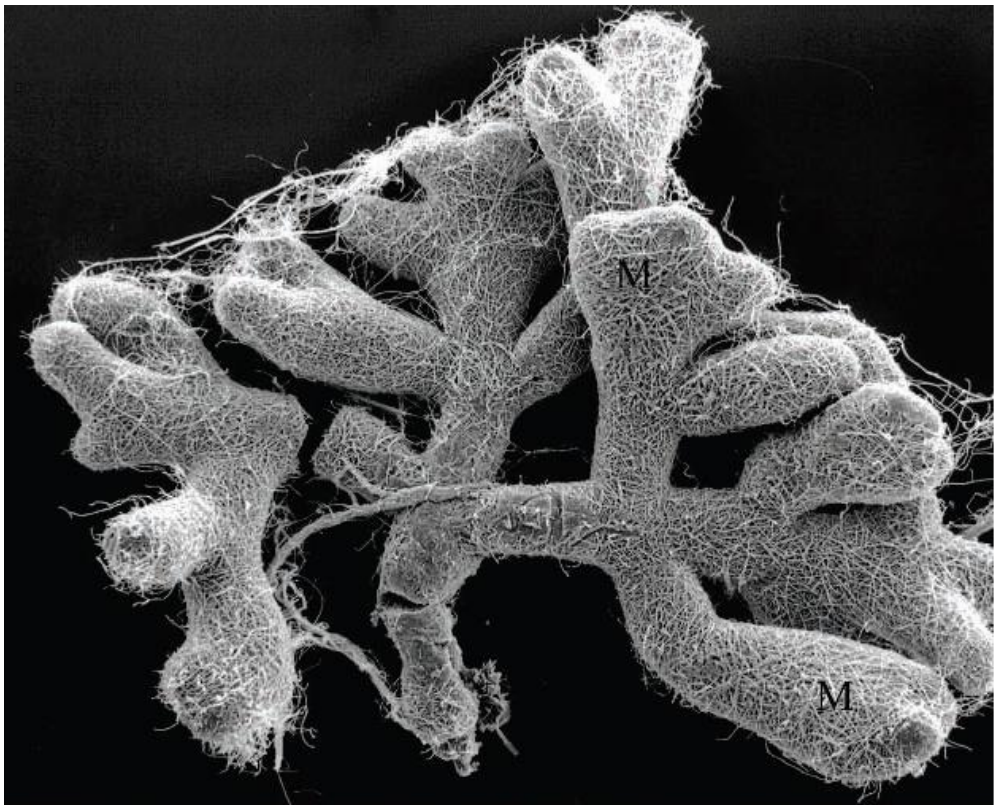



**FIGURA** 146 – Raízes de *Arbutus menziesii* apresentando micorrizas arbutóides. Cada raiz lateral encontra-se revestida por um manto denso de micélio fúngico (M). PETERSON *et al.* (2004)

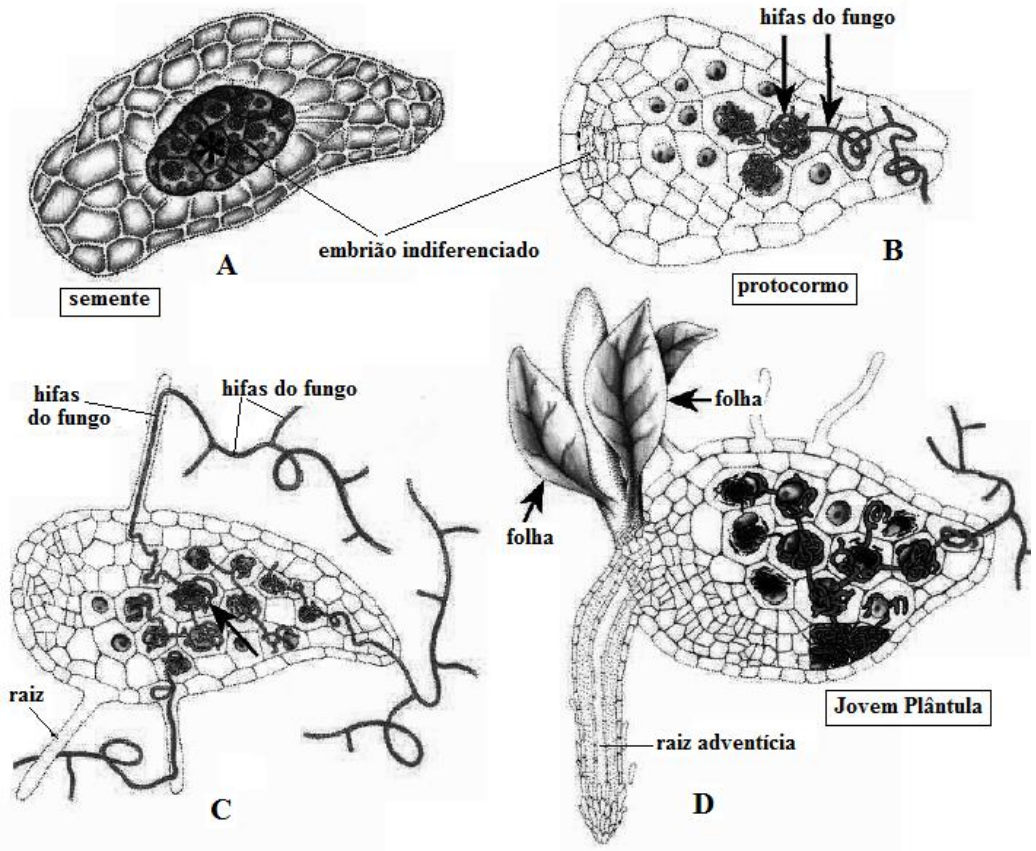



**FIGURA** 147 – A, semente de uma orquídea com embrião indiferenciado; B, fase muito inicial da germinação da semente, estádio de protocormo, em que já foi estabelecida a simbiose com um fungo do solo; C, fase posterior do desenvolvimento do embrião; D, a simbiose com o fungo já está a funcionar em pleno e a plântula de orquídea apresenta a primeira raiz adventícia assim como as primeiras folhas. O seguimento desta simbiose dará lugar ao desenvolvimento de micorrizas orquidóides. PETERSON *et al.* (2004).

Em síntese as principais vantagens das micorrizas são:
a) aumento da área de absorção das raízes já que o micélio do fungo ao associar-se às raízes permite que estas aumentem consideravelmente a sua área de absorção. As hifas do fungo funcionam como extensões das raízes aumentando, até 5 vezes, a área explorada por estas.
b) possibilidade de absorção de nutrientes disponíveis no solo, mas em formas não assimiláveis pelas plantas. É sobretudo o caso do fósforo, que se encontra frequentemente no solo sob formas que as plantas não conseguem absorver. As micorrizas são essenciais pois têm a capacidade de absorver nutrientes insolúveis e torná-los solúveis para a planta, reduzindo a necessidade adubações.
c) as micorrizas constituem uma reserva de água e nutrientes. O armazenamento é efectuado em períodos de abundância e a disponibilização à planta, consoante as suas necessidades, nos períodos de carência, o que aumenta a resistência em situações de stress hídrico.
d) protecção das raízes. O micélio envolve a raiz, e proporciona à planta uma protecção contra agentes patogénicos presentes no solo. Esta protecção é simultaneamente física, ao impedir o acesso à raiz de agentes patogénicos *(Phytohfora spp.* , *Fusarium spp.*, bactérias, entre outros), e biológica pela segregação de antibióticos e hormonas que actuam como antagonistas destes agentes.
e) filtragem de substancias tóxicas. A fisiologia do fungo permite-lhe suportar concentrações elevadas de metais pesados (Pb, Zn, Hg, etc.) e de elementos tóxicos para as plantas, retendo-os e evitando dessa forma a sua absorção com efeitos nocivos pela planta.
f) melhoria da estrutura (agregação das partículas) do solo. As micorrizas têm um papel importante na diminuição da erosão e da permeabilidade do ar e da água na zona radicular, ao segregarem glomalina, substância que actua como uma "*cola biológica*", agregando as partículas do solo.

# RAÍZES CORALÓIDES EM CYCAS

Nas gimnospérmicas pertencentes ao género *Cycas* o seu sistema radicular compreende dois tipos de raízes:

a) Raízes primárias, normais, profundantes, ou seja, crescendo com geotropismo positivo. Apresentam-se geralmente pouco ramificadas e têm crescimento secundário;

b) Raízes secundárias ou **coralóides**, sem geotropismo positivo, são muito profusamente ramificadas dicotomicamente estendendo-se em conjuntos muito densos logo por baixo da superfície do solo. Na região central do córtex destas raízes, ou seja, no **córtex médio**, também designado **região algal**, existem algas fixadoras de azoto, *Anabaena cycadae*, que mantêm uma relação simbiótica com as cicas, fornecendo-lhes azoto assimilável em troca de açucares e outros compostos.

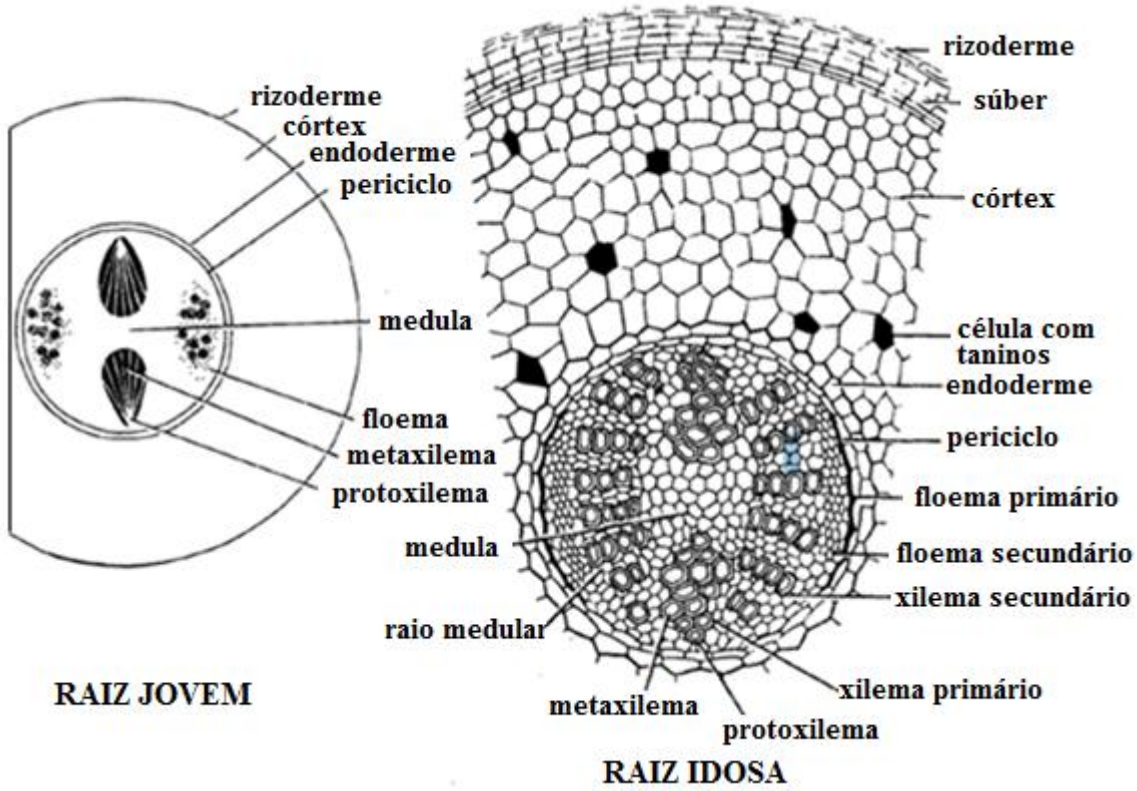



**FIGURA** 148 – Cortes transversais de raízes "normais" de *Cycas* sp., antes e depois de se ter verificado crescimento secundário. Dado que este não é muito significativo a endoderme e o pericíclo mantêm-se. Apenas se verifica a formação de novo tecido de protecção, o súber. BENDRE & KUMAR (2009).

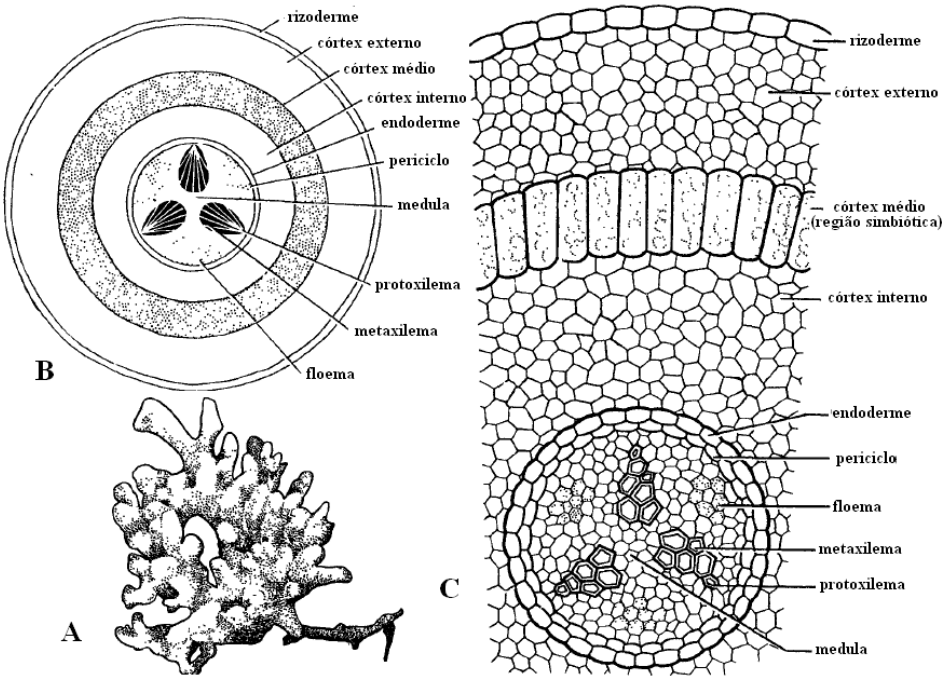



**FIGURA** 149 – Raízes coralóides de *Cycas* sp.: A, aspecto externo; B, diagrama de um corte transversal; C, pormenor de um sector da raiz em corte transversal, para evidenciar a região do **córtex médio**, também designado **região algal**, onde existem algas fixadoras de azoto, *Anabaena cycadae*, que mantêm uma relação simbiótica com as cicas, fornecendo-lhes azoto assimilável em troca de açucares e outros compostos. BENDRE & KUMAR (2009).

# 4. ESTRUTURA PRIMÁRIA DO CAULE

## 4.1. INTRODUÇÃO

A principal função do caule é estabelecer a comunicação entre a raiz, órgão de absorção da água e dos nutrientes, e as folhas, órgãos onde a seiva bruta é transformada em matéria orgânica. O caule confere ainda uma disposição favorável às folhas para um melhor aproveitamento da energia luminosa. Os caules novos, verdes, realizam também a fotossíntese e participam nos processos da respiração e da transpiração.

A estrutura vegetativa de certos espermatófitos não apresenta caule (*e.g.*, lentilhas-de-água, *Lemna* spp., plantas consideradas acaules) ou este apresenta entrenós extraordinariamente curtos e é praticamente inexistente (caso das plantas arrosetadas, e.g., *Bellis* spp.). Nalguns casos porém, as bainhas das folhas longamente envaginantes e adpressas umas sobre as outras podem simular um caule aéreo que de facto não existe. Tal acontece, por exemplo, com o pseudo-caule de *Veratrum album* e o pseudo-tronco das bananeiras (*Musa* spp.).

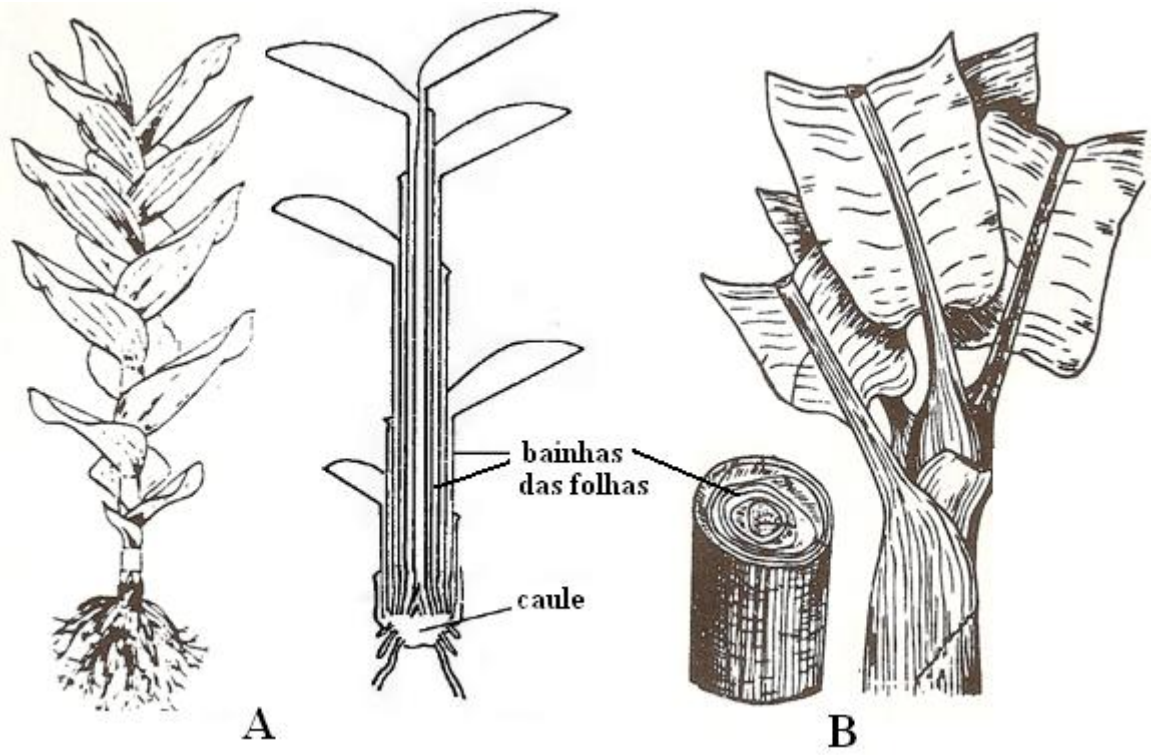



**FIGURA** 150 – Pseudo-caules resultantes da invaginação das bainhas das folhas, muito extensas e densamente sobrepostas umas sobre as outras: A, *Veratrum album*, à esquerda, aspecto externo de um indivíduo; à direita, corte longitudinal; B, bananeira-anã (*Musa acuminata* cv. 'Dwarf Cavendish') aspecto geral e corte transversal do pseudo-caule. O caule em *Musa* é subterrâneo, é um rizoma. As folhas são todas basais, e o único caule aéreo presente é o escapo floral (que transporta as flores). As maiores bananeiras, que podem atingir mais de 4 metros, dada a sua consistência inteiramente herbácea, ou seja, dada a inexistência de tecidos lenhificados, contam-se, como as maiores ervas do planeta. OLIVEIRA (1991).

A maioria das plantas superiores apresenta um ou mais caules com, nós e entrenós muito evidentes nuns casos e pouco perceptíveis, noutros.

Quanto à sua localização o caule pode ser aéreo, subterrâneo ou aquático, o que tem implicações óbvias em termos da sua estrutura anatómica. Algumas espécies, como é o caso da batateira (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) apresentam simultaneamente caules aéreos e subterrâneos (tubérculos).

No que diz respeito à consistência, os caules, à semelhança do que acontece com as raízes, podem ter diferente lenhificação e teores muito variáveis em água apresentando-se desde carnudos (*e.g.*, nos cactos) até lenhosos. O porte e a forma do caule, é também, bastante variável.

A classificação dos principais tipos de caule encontra-se bem estruturada e exemplificada em VASCONCELLOS & COUTINHO (1960). Alguns aspectos respeitantes a formas particulares de adaptação do caule vêm referidos em OLIVEIRA (1991).

O caule desenvolve-se geralmente com geotropismo negativo. O mecanismo de percepção da gravidade não se encontra tão bem esclarecido como no caso da raiz. No entanto, a presença de sensores da gravidade, estatólitos, tem sido observada em diversas espécies, sobretudo em torno dos feixes vasculares no sistema caulinar (RAVEN *et al*., 2004).

Nas palmeiras do género *Acrocomia*, aquando da germinação, a gémula terminal do hipocótilo penetra no solo em vez de crescer em direcção à superfície. Assim, o **caule apresenta inicialmente geotropismo positivo**, enterrando-se no solo, e só quando a sua profundidade atinge cerca de 40-50 cm é que o geotropismo se inverte, prosseguindo o crescimento agora em direcção à superfície do solo. Crê-se, que este processo muito particular de germinação tenha como finalidade permitir à planta estabelecer-se desde início numa camada do solo mais profunda e portanto mais húmida.

Alguns órgãos em certas espécies apresentam **agravitropismo**, desenvolvendo-se de forma indiferente face à força da gravidade (e.g., raízes aéreas de muitos epífitos e flores e inflorescências cujo crescimento é orientado por outros estímulos que não a gravidade).

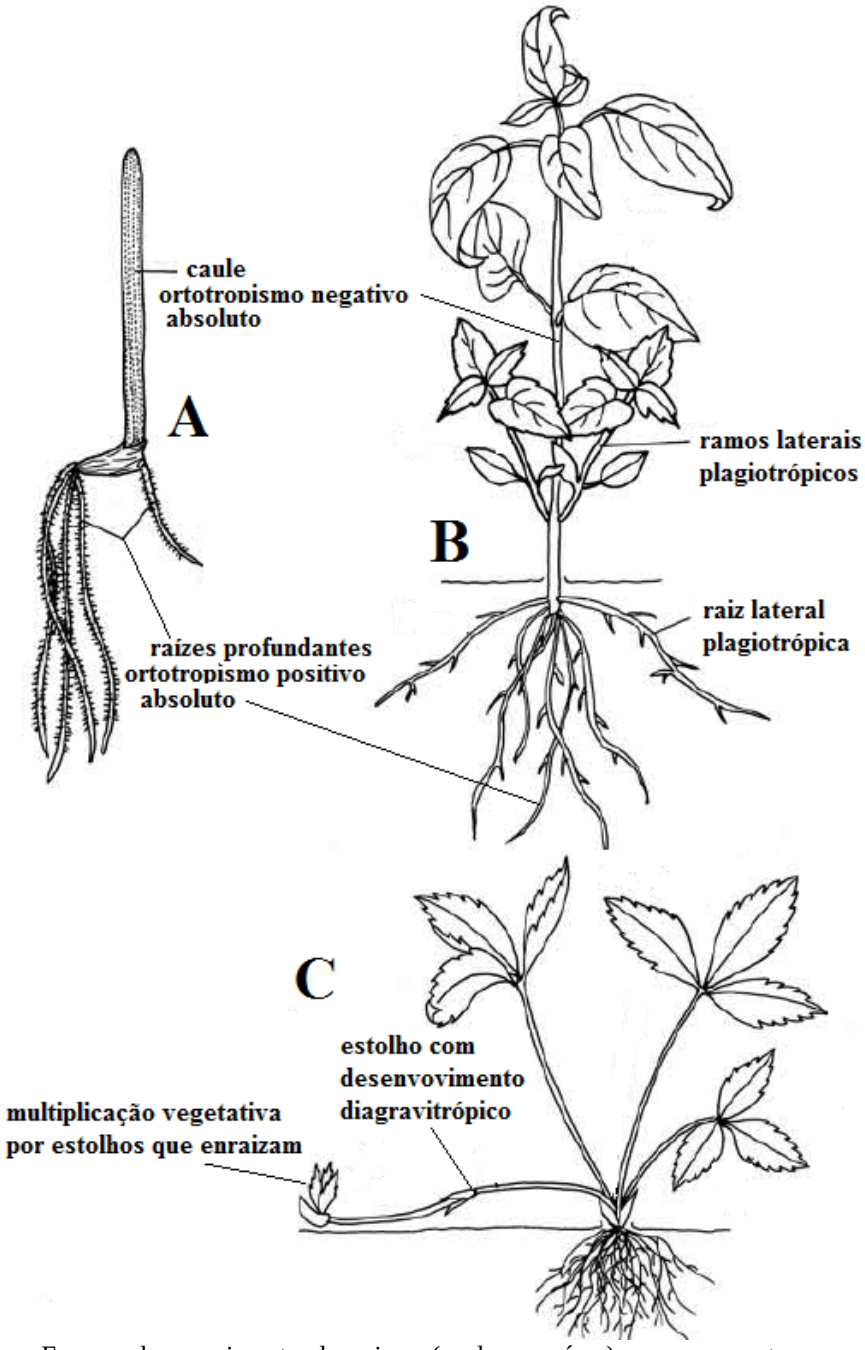



**FIGURA** 151 – Formas de crescimento dos eixos (caules e raízes) como resposta ao geotropismo. A, plântula de *Avena sativa*, apresentando raízes com, geotropismo positivo absoluto e caules, com geotropismo negativo absoluto; B, *Fuchsia* sp., cujos caules e raízes laterais apresentam **plagiotropismo** (desenvolvimento oblíquo); C, morangueiro, *Fragaria vesca*, cujos estolhos apresentam **diagravitropismo**, crescendo mais ou menos paralelos à superfície do solo.

# 4.2. DISPOSIÇÃO DOS TECIDOS PRIMÁRIOS NO CAULE

## INTRODUÇÃO

A organização interna do caule é no geral mais complexa que a da raiz variando muito mais acentuadamente dada a existência de nós e entrenós e de apêndices laterais (folhas), o que não acontece na raiz.

Na estrutura primária do caule das eudicotiledóneas e gimnospérmicas, podem distinguir-se, em corte transversal, da periferia para o centro os mesmos grupos de tecidos que se observam na raiz, ou seja; a epiderme, o córtex e o cilindro central.

Nas monocotiledóneas, pelo contrário, dada a disposição dos feixes vasculares de forma dispersa por todo o eixo é normalmente impossível distinguir córtex e medula, falando-se apenas em parênquima fundamental.

Ao contrário da raiz em que existe uma estrutura própria para proteger o meristema apical a protecção do meristema caulinar é assegurada pelas próprias folhas e esboços foliares.

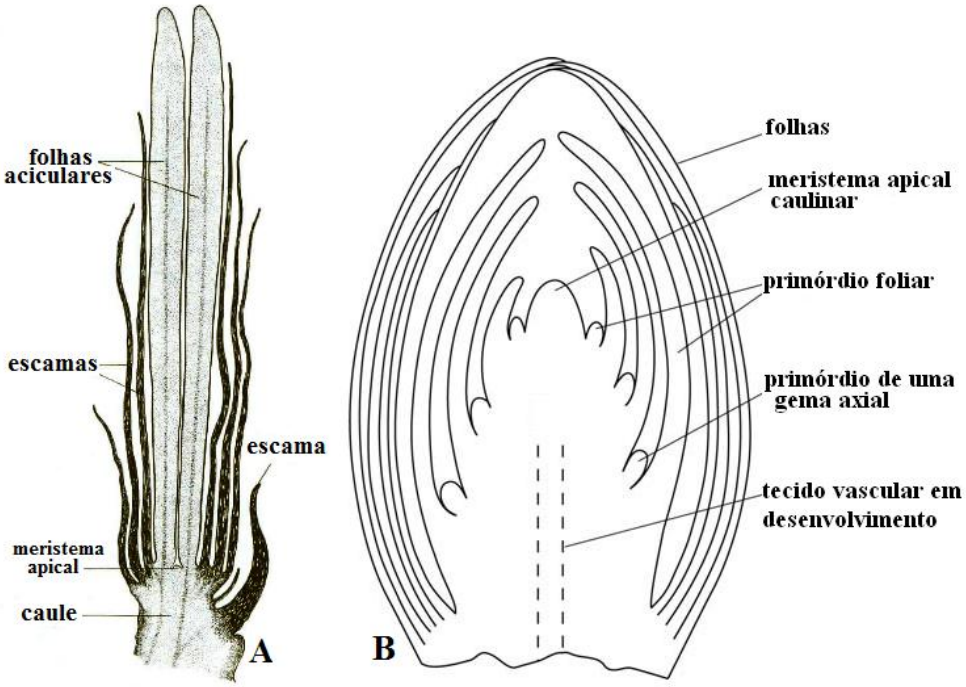



**FIGURA** 152 – Diagrama que ilustra a protecção do meristema apical caulinar: A, pelas folhas aciculares, sendo o meristema apical extremamente pequeno quando comparado com estas, em *Pinus* (gimnospérmicas); B, pelas próprias folhas e esboços foliares numa eudicotiledónea. Adap. GIFFORD & FOSTER (1989).

O meristema apical caulinar produz de forma ordenada e regular, sucessivas, **unidades de desenvolvimento** ou **fitómeros**, sendo que cada um destes é constituído por, nó, entrenó, folha(s) e gema ou gemas axilares.

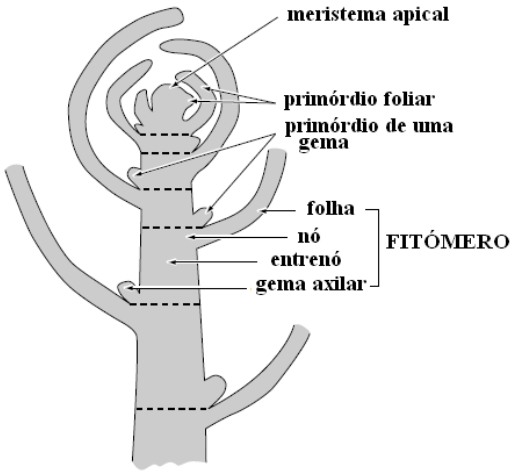



**FIGURA** 153 – Corte longitudinal da extremidade do caule de uma eudicotiledónea, observando-se o meristema apical e os órgãos por ele produzidos – folhas e gemas (primórdios de ramificações) – de forma ordenada e regular. As unidades que se repetem são constituídas por folha(s), nó, entrenó e gema e são designadas **fitómeros**.

De comum, os caules de monocotiledóneas por um lado e de eudicotiledóneas e Gimnospérmicas, por outro, têm a mesma simetria radial, feixes duplos e uma endoderme e um periciclo inexistentes ou muito pouco perceptíveis. De facto, a endoderme apenas é claramente distinta a nível dos caules aéreos nas plantas vasculares menos evoluídas, como sejam os pteridófitos. Ela é inexistente na generalidade dos caules aéreos dos espermatófitos. Quando existe, como acontece, nalguns caules subterrâneos e nos caules aéreos jovens de algumas eudicotiledóneas herbáceas, ela tem, normalmente, mesmo aí, características e funções diferentes da endoderme das raízes, sendo acertadamente designada por **camada ou bainha amilífera** ou **endodermóide**, pois as suas células são caracterizadas não pela presença de bandas de Caspary ou de qualquer outro tipo de espessamento nas suas paredes, mas de muitos grânulos de amido, que se crê funcionem como estatólitos.

Excepcionalmente, os caules aéreos jovens de algumas eudicotiledóneas herbáceas (*e.g. Senecio vulgaris* e *Piper* spp.), apresentam uma endoderme propriamente dita com bandas de Caspary.

Por outro lado, como refere FAHN (1990), diversos investigadores têm demonstrado que é possível induzir a formação de uma endoderme em tudo semelhante à que se forma nas raízes, nos caules tanto de eudicotiledóneas como de monocotiledóneas, em plantas cultivadas em condições muito especiais (carência de sais minerais, elevado arejamento do solo, ... etc.). E CUTTER (1987) refere que os caules aéreos de certas espécies quando se desenvolvendo em condições de obscuridade podem diferenciar a partir da bainha endodermóide uma verdadeira endoderme com espessamento em bandas de Caspary.

O periciclo, é também normalmente inexistente a nível do caule, mas quando existe pode ser constituído por uma ou várias camadas de células, por dentro da bainha amilífera, cujas paredes são celulósicas ou mais frequentemente lenhificadas, constituindo-se então o periciclo como um anel, de forma mais ou menos regular, contínuo ou descontínuo, de fibras contíguas ao floema, as **fibras pericíclicas.**

Verifica-se assim que na esmagadora maioria dos espermatófitos, ao nível do caule, não ocorre qualquer camada separadora entre o floema e córtex, nem endoderme, nem periciclo. Menos frequentemente embora exista uma bainha amilífera (endoderme) e/ou um periciclo constituído pelas fibras do floema (ou fibras perivasculares) a aplicação destas designações é um tanto dúbia tanto num caso como noutro. E apenas, muito raramente os caules de espermatófitos são providos de endoderme e periciclo constituídos por células com as mesmas características que as das raízes (RAVEN *et al.*, 2004).

# 4.3. EUDICOTILEDÓNEAS e GIMNOSPÉRMICAS *versus* MONOCOTILEDÓNEAS

## 4.3.1. EUDICOTILEDÓNEAS E GIMNOSPÉRMICAS

Na estrutura primária do caule de eudicotiledóneas e gimnospérmicas, podem geralmente observar-se os seguintes tecidos:

### a) EPIDERME

Normalmente unisseriada, ou seja, constituída por uma única camada de células de parede exterior cutinizada, sem espaços intercelulares, sem cloroplastos, mas com estomas e frequentemente com pêlos.

Os primeiros estádios da formação dos estomas e tricomas podem ser observados nos entrenós mais jovens, que ocupam posição contígua ao meristema apical. Nos entrenós inferiores, mais velhos, os tricomas e os estomas encontram-se em fases progressivas de desenvolvimento. A cutícula é extremamente delgada na região do meristema apical, mais espessa na região subapical e geralmente apresenta-se completamente formada a alguns entrenós do ápice caulinar.

Em particular nas espécies com desenvolvimento tardio da periderme, as células da epiderme mantêm por longo tempo a sua actividade mitótica respondendo com divisões radiais e alongamento tangencial às tensões geradas com o crescimento primário e início do engrossamento secundário.

### b) CÓRTEX OU ZONA CORTICAL.

Compreende normalmente, do exterior para o interior:

• **parênquima clorofilino (clorênquima)** geralmente subjacente à epiderme, conferindo aos caules jovens a cor verde. Em muitas espécies o clorênquima localiza-se internamente ao colênquima.

• **colênquima**, na forma de anel contínuo ou não, logo por baixo da epiderme ou a seguir ao clorênquima. As células do colênquima apresentam por vezes cloroplastos.

O colênquima é o tecido de suporte por excelência de caules herbáceos em crescimento, já que nas espécies lenhosas o estereoma tende a ocorrer não perifericamente, mas numa posição muito mais central e a ser constituído por esclerênquima. É constituído por células vivas mais ou menos alongadas com paredes celulares desigualmente espessadas, em geral interpretadas como paredes primárias. É um tecido plástico pois as suas células empreendem deformações normalmente irreversíveis.

O colênquima pode empreender desdiferenciação participando na formação da felogene ou pelo contrário prosseguir a sua diferenciação originando fibras (esclerênquima).

O colênquima presente pode ser de um dos seguintes tipos:

a) **colênquima angular**, em que os espessamentos das paredes celulares ocorrem principalmente nos ângulos resultantes da união de várias células. Os meatos são inexistentes ou muito reduzidos;

b) **colênquima anular**, em que as paredes são mais ou menos uniformemente espessadas em anel;

c) **colênquima lacunar**, em que os espessamentos ocorrem intensamente apenas na parte das paredes que contactam com os espaços intercelulares que podem ter desenvolvimento variável;

d) **colênquima laminar ou tangencial,** em que os espessamentos são depositados principalmente nas paredes tangenciais.

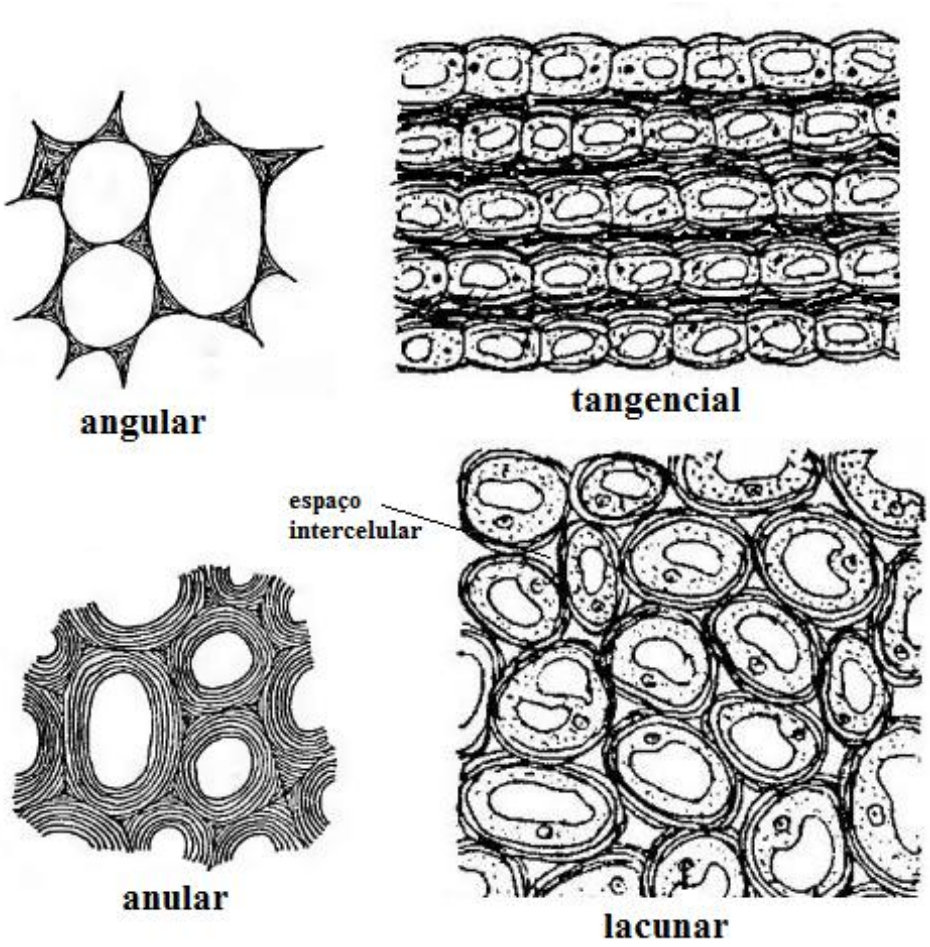



**FIGURA** 154 – Representação dos vários tipos de colênquima: angular, tangencial ou laminar, anular e lacunar.

• **parênquima incolor de reserva**, constituído por células maiores, de parede primária delgada, às quais podem estar, por vezes associados, tecidos secretores. Na maioria das plantas, as células corticais organizam-se compactamente; mas em algumas angiospérmicas, particularmente nas aquáticas, desenvolvem-se grandes canais aeríferos para flutuação, formando-se um aerênquima. Neste caso, não se observam tecidos de suporte na região cortical. Plantas com caules suculentos, possuem no córtex células com paredes delgadas, capazes de armazenarem grandes quantidades de água, formando um parênquima aquífero.

• **esclerênquima**; quando ocorre é, tal como o colênquima, um tecido de suporte que forma ou não anéis contínuos. É constituído por células geralmente mortas na maturação que podem ser de dois tipos principais, fibras (alongadas), e escleritos (isodiamétricos) embora possam ocorrer formas intermédias, os fibroescleritos. É

característico de órgãos maduros nos quais já se encontra concluído o crescimento. O esclerênquima é um tecido elástico sendo que as suas células empreendem deformações normalmente reversíveis. O **esclerênquima perivascular ou pericíclico** é aquele que se encontra localizado na periferia externa do sistema vascular; ou seja do floema secundário.

• **endoderme**, camada amilífera ou bainha endodermóide, geralmente indistinta embora algumas eudicotiledóneas herbáceas a apresentem.

c) **CILINDRO CENTRAL.** Compreende normalmente do exterior para o interior:

• **periciclo**, normalmente inexistente ou indistinto ou quando presente constituído por um anel mais ou menos regular de fibras, contíguas ao floema.

• **feixes condutores** primários, constituídos por xilema e floema associados normalmente na forma de **feixes colaterais abertos**; menos frequentemente, na forma de **feixes bicolaterais**, (e.g., muitas compostas, cucurbitáceas, solanáceas, convolvuláceas) em que o xilema ocorre entre duas porções de floema, o interno e o externo, ou raramente na forma de **feixes concêntricos.**

Os feixes dispõem-se geralmente num único anel. Entre outros casos, algumas berberidáceas e ranunculáceas apresentam os feixes vasculares dispersos por todo o parênquima fundamental, como acontece nas monocotiledóneas.

Os feixes vasculares apresentam-se normalmente afastados por largos raios medulares (estela descontínua). Menos frequentemente, os feixes condutores aparecem desde logo, na estrutura primária quase ligados uns aos outros, na forma de uma estela praticamente contínua *(e.g., Tilia).*

A formação do xilema é sempre centrífuga. O protoxilema é endarco, ao contrário do que acontece na raiz.

• **Medula**; apresenta maior ou menor extensão e é constituída normalmente, por parênquima incolor de reserva, que pode, nalguns casos, evoluir por espessamento secundário das suas paredes com lenhina para um esclerênquima, ou ser destruído parcial ou totalmente aquando do crescimento pela formação de um canal rexigéneo.

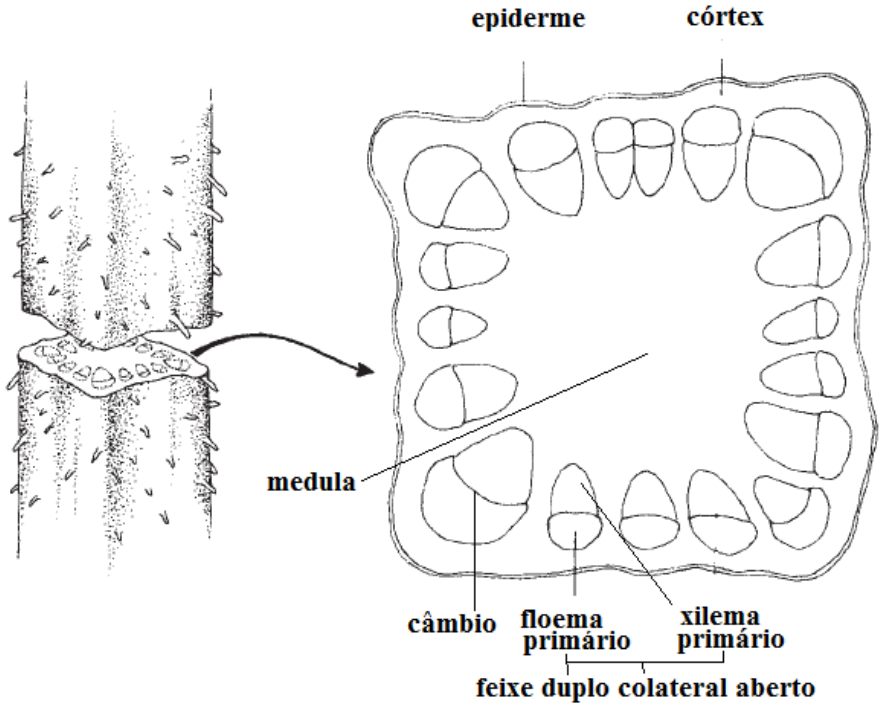



**FIGURA** 155 - Porção de um caule de uma eudicotiledónea herbácea; aspecto externo e corte transversal.
O crescimento secundário em muitos destas herbáceas é incipiente pelo que a periderme não chega a formar-se.

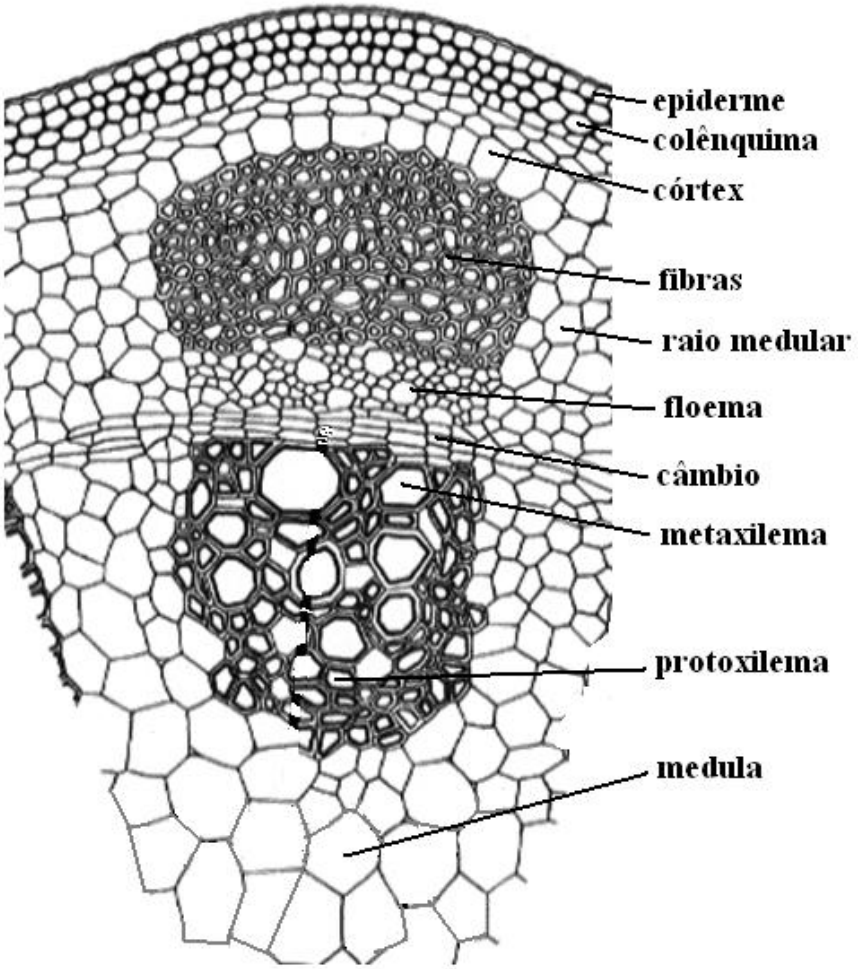



**FIGURA** 156 – Pormenor de um feixe duplo colateral aberto de um caule de uma eudicotiledónea herbácea.

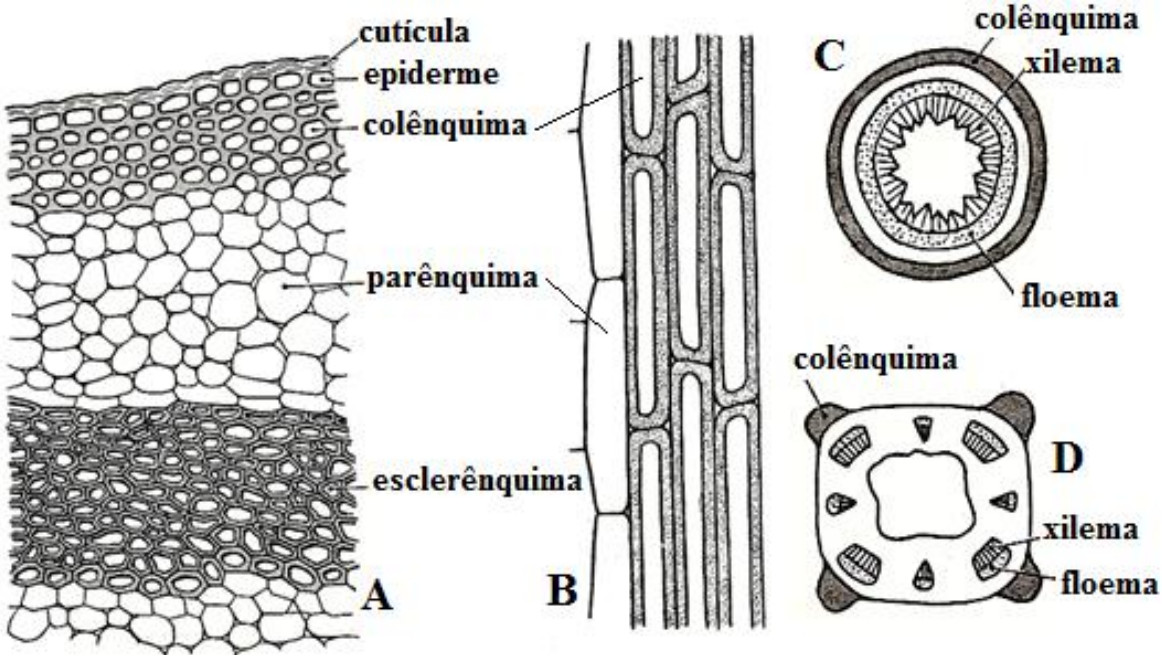



**FIGURA** 157 – A-B, caule de *Aristolochia clematitis*; A, Corte transversal observando-se um conjunto de tecidos de suporte (estereoma) que compreende não apenas colênquima (subepidérmico) mas também esclerênquima cortical; B, corte longitudinal; C-D, exemplos da distribuição do colênquima nos caules de *Sambucus* (C) e *Lamium* (D). CAMEFORT (1997).

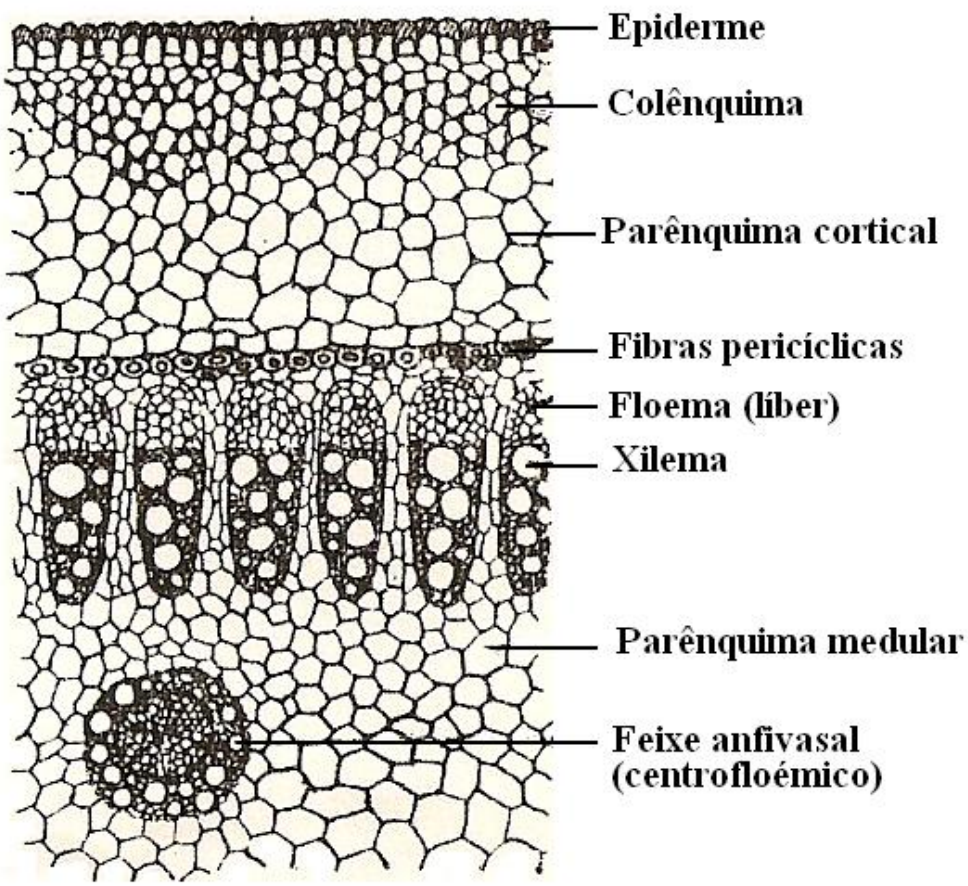



**FIGURA** 158 - Porção de um corte transversal do caule de *Phytolacca dioica*. VASCONCELLOS & COUTINHO (1960).

# 4.3.2. MONOCOTILEDÓNEAS

A generalidade das monocotiledóneas apresenta a nível do caule os seguintes tecidos:

## a) EPIDERME

Normalmente de uma única assentada de células de parede exterior cutinizada, sem espaços intercelulares, mas com estomas e frequentemente com pêlos.

## b) PARÊNQUIMA FUNDAMENTAL.

Região ampla que inclui:

• **parênquima clorofilino (clorênquima)** geralmente subjacente à epiderme o que confere aos caules jovens a cor verde, outras vezes por dentro do colênquima.

• **colênquima**, na forma de anel contínuo ou não, logo por baixo da epiderme ou a seguir ao clorênquima. As células do colênquima podem apresentar cloroplastos.

O colênquima é o tecido de protecção por excelência destes caules herbáceos. As células do colênquima evoluem mais tarde, em muitos casos, por espessamento secundário das suas paredes com lenhina, para um esclerênquima.

• **parênquima incolor de reserva**, constituído por células maiores, de parede primária delgada.

• **feixes condutores** primários, constituídos por xilema e floema associados normalmente na forma de **feixes colaterais fechados**. Por vezes, os elementos de xilema apresentam a disposição em V ou em U. Menos frequentemente, o xilema e o floema apresentam-se associados em **feixes concêntricos anfivasais** ou mesmo **biconcêntricos**, onde o xilema forma dois anéis concêntricos separados por um anel de floema

Os feixes vasculares dispõem-se:

i) de forma mais ou menos desordenada, ou dispersa por todo o caule, caso mais geral;
ii) segundo dois ou mais círculos (disposição policíclica);
iii) muito raramente *(e.g., Coix)*, segundo um único anel, como nas eudicotiledóneas e gimnospérmicas.

• **Medula**; normalmente impossível de distinguir devido à disposição dos feixes. No entanto, quando existe, é constituída, por parênquima incolor de reserva, que pode nalguns casos evoluir por espessamento secundário das suas paredes com lenhina para um esclerênquima, ou ser destruído parcial ou totalmente aquando do crescimento pela formação de um canal rexigéneo (como acontece, por exemplo, nos caules fistulosos das gramíneas).

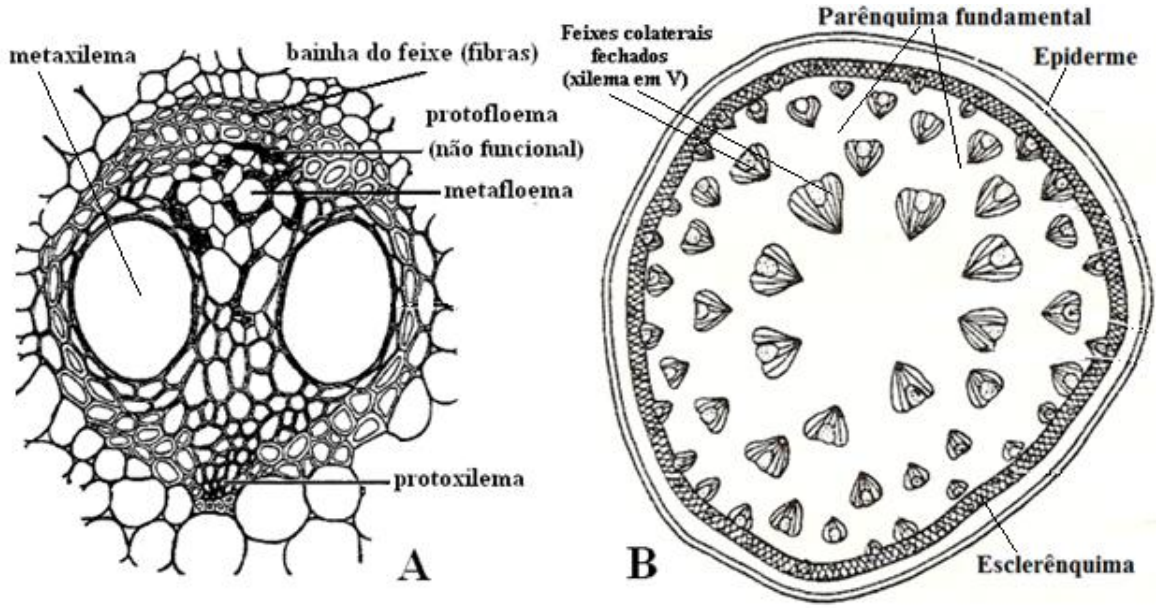



**FIGURA** 159 – A, pormenor de um feixe colateral fechado de *Smilax herbacea*; B, Estrutura geral do caule de *Asparagus* sp., em corte transversal. Adap. DICKISON (2000).

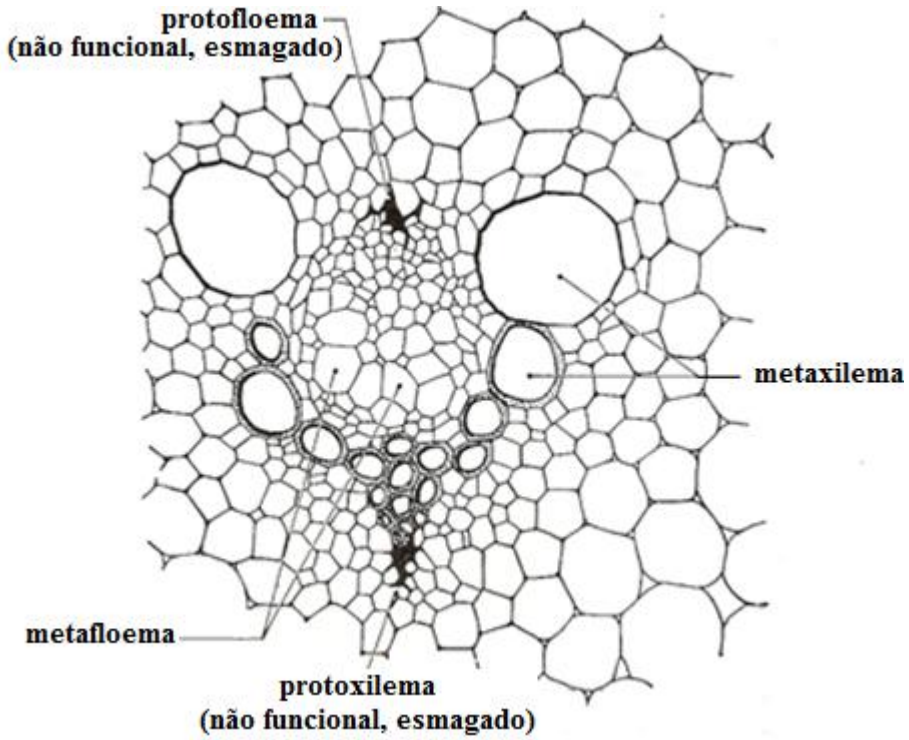



**FIGURA** 160 – Pormenor de um feixe duplo colateral fechado de *Asparagus* sp., em corte transversal. CAMEFORT (1997).

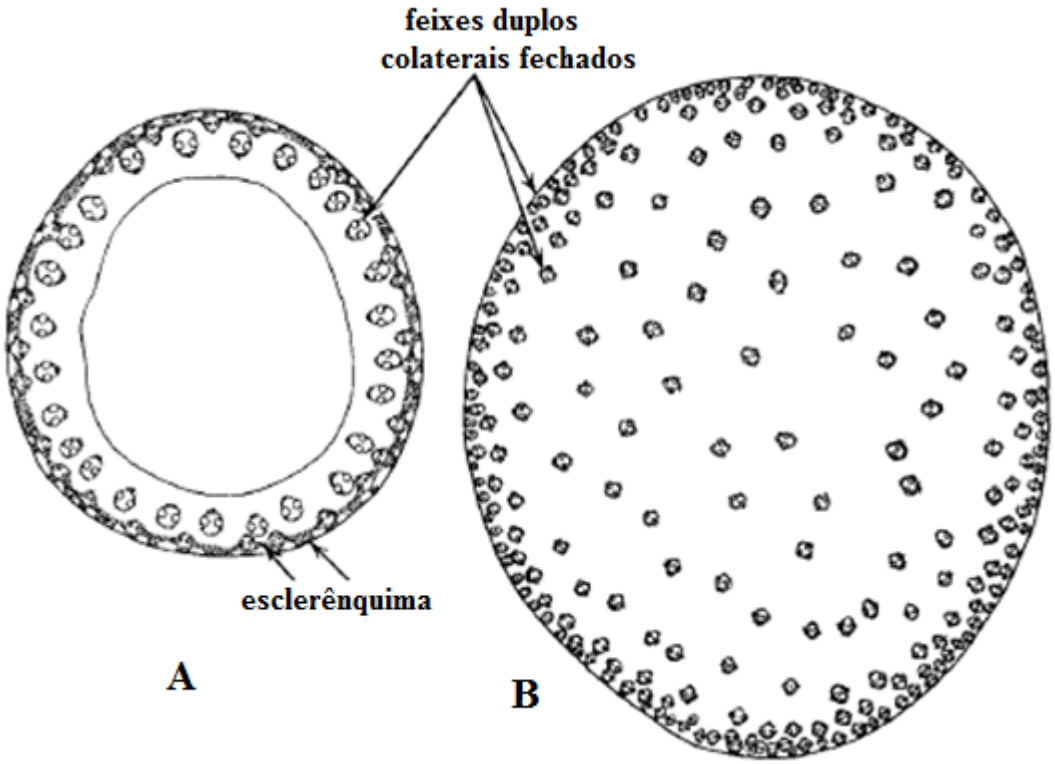



**FIGURA** 161 – Cortes transversais dos caules de duas gramíneas, uma com o colmo oco (fistuloso), o trigo, *Triticum aestivum* (A) e outra com o colmo cheio (maciço), o sorgo; *Sorghum halepense* (B). No trigo, os feixes apresentam-se dispostos em dois anéis concêntricos, enquanto no sorgo eles apresentam-se dispersos por todo o parênquima fundamental. Adap. DICKISON (2000).

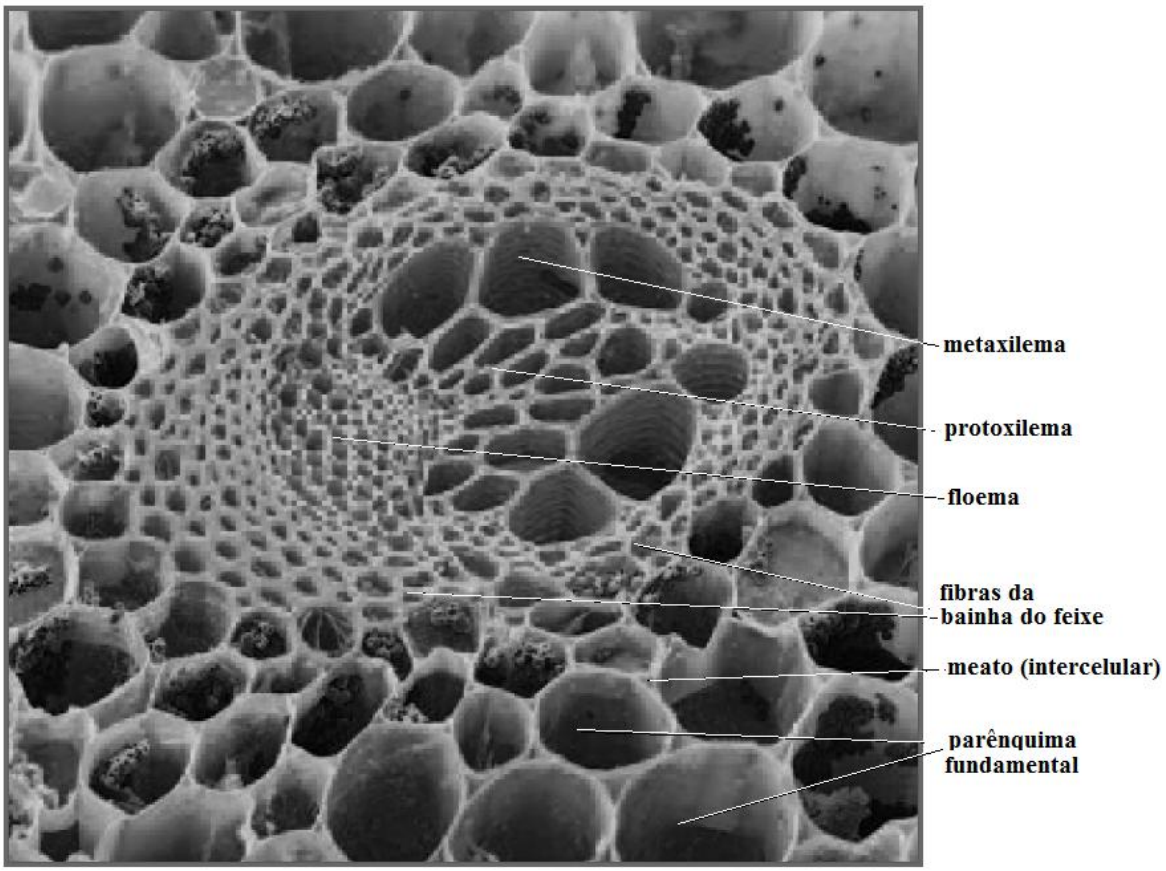



**FIGURA** 162 – Microfotografia de um dos feixes de *Triticum aestivum* e do parênquima fundamental envolvente.

# 4.3.3. PTERIDÓFITOS

De uma forma geral a distinção entre epiderme, córtex e cilindro central é bastante evidente.

A epiderme é geralmente unisseriada, com estomas e apresenta com muita frequência tricomas. O tipo de tricomas, em particular a forma e o tamanho dos pêlos e escamas tem apreciável valor taxonómico sobretudo em certas famílias.

Frequentemente a camada mais externa do córtex é constituída, nos caules aéreos, por clorênquima. O tecido de suporte é geralmente constituído por esclerênquima pois o colênquima raramente pode ser encontrado no caule dos pteridófitos. A distribuição do esclerênquima é muito variável.

O parênquima do córtex e medula pode apresentar diversas substâncias de reserva. Tanto o córtex como a medula de alguns fetos apresentam estruturas secretoras. Sobretudo no córtex de algumas espécies aquáticas pode observar-se um aerênquima bem desenvolvido.

É típico dos pteridófitos, o facto da endoderme, envolver normalmente, cada um dos feixes vasculares sendo, como regra, facilmente discernível dos tecidos envolventes.

Os feixes vasculares são na maior parte das espécies concêntricos em que o floema envolve o xilema, mas diversas espécies apresentam outros tipos de feixes vasculares, colaterais e bicolaterais. Raramente, como acontece em algumas espécies de *Lycopodium*, os feixes caulinares são simples, radiais e alternos, facto que acontece apenas normalmente nas raízes das plantas superiores.

Segundo OGURA (1972) enquanto nos espermatófitos todo o protoxilema caulinar é geralmente exarco, em certos pteridófitos há formação de protoxilema mesarco ou mesmo de protoxilema endarco.

O periciclo é um anel uni ou multisseriado, geralmente distinto, entre o floema do feixe vascular e a endoderme. Noutras organizações estelares a endoderme envolve a parte mais interna do córtex e separa este do cilindro central. As suas células apresentam geralmente espessamentos em bandas de Caspary. Segundo OGURA (1972), nos casos em que a endoderme se encontra ausente o periciclo também não é discernível, como acontece nos caules adultos de algumas espécies.

O engrossamento secundário, outrora tão frequente nos táxones arborescentes, é hoje muito raro *(e.g., Isoetes, Stylites, Botrychium),* sendo inexistente nos fetos arbóreos actuais.

Os tipos de organização da estela são muito diversificados nos pteridófitos. A este respeito, consultar OGURA (1972).

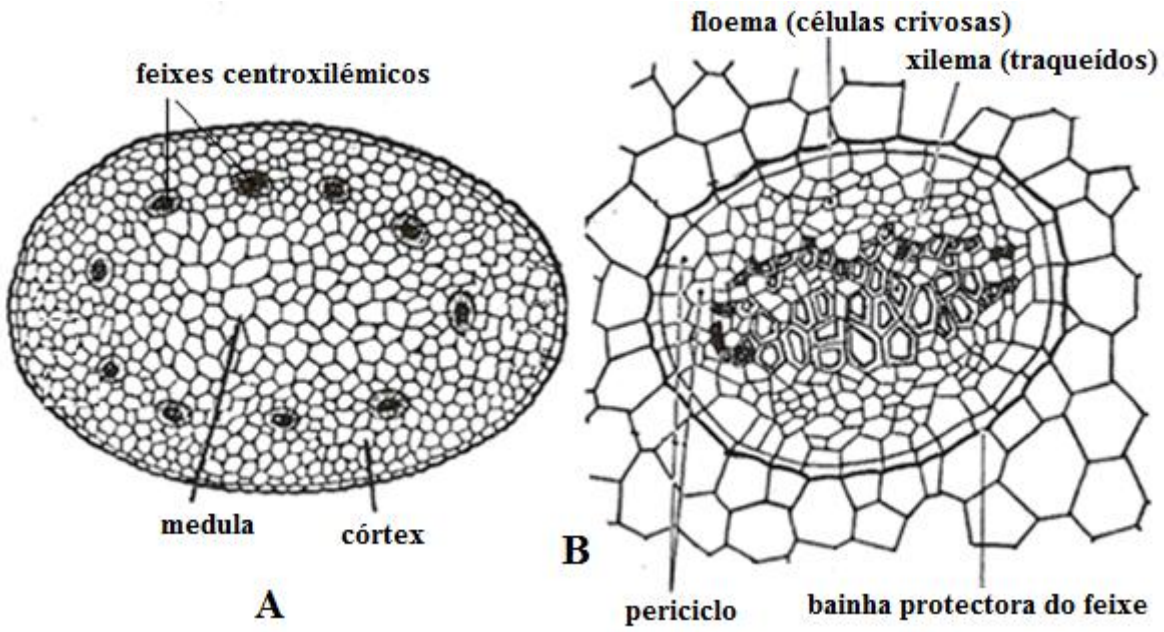



**FIGURA** 163 – Rizoma de *Polypodium* sp.: A, estrutura geral em corte transversal; B, pormenor de um dos feixes vasculares. Adap. CAMEFORT (1997).

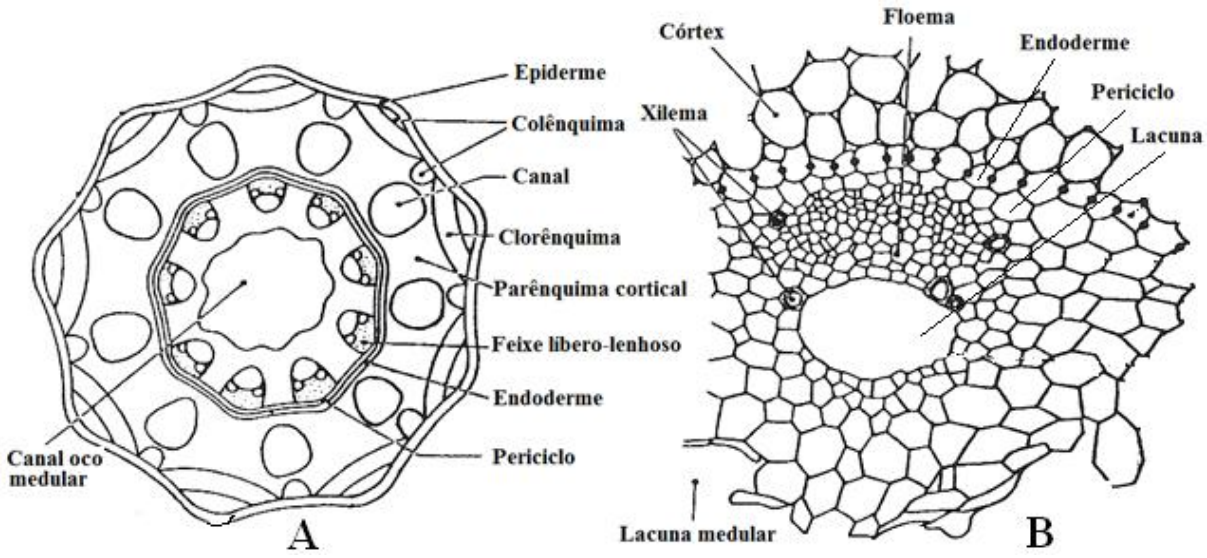



**FIGURA** 164 - Estrutura do caule aéreo de *Equisetum arvense*. A, estrutura geral em corte transversal; B, pormenor de um feixe libero-lenhoso e da região envolvente. CAMEFORT (1997).

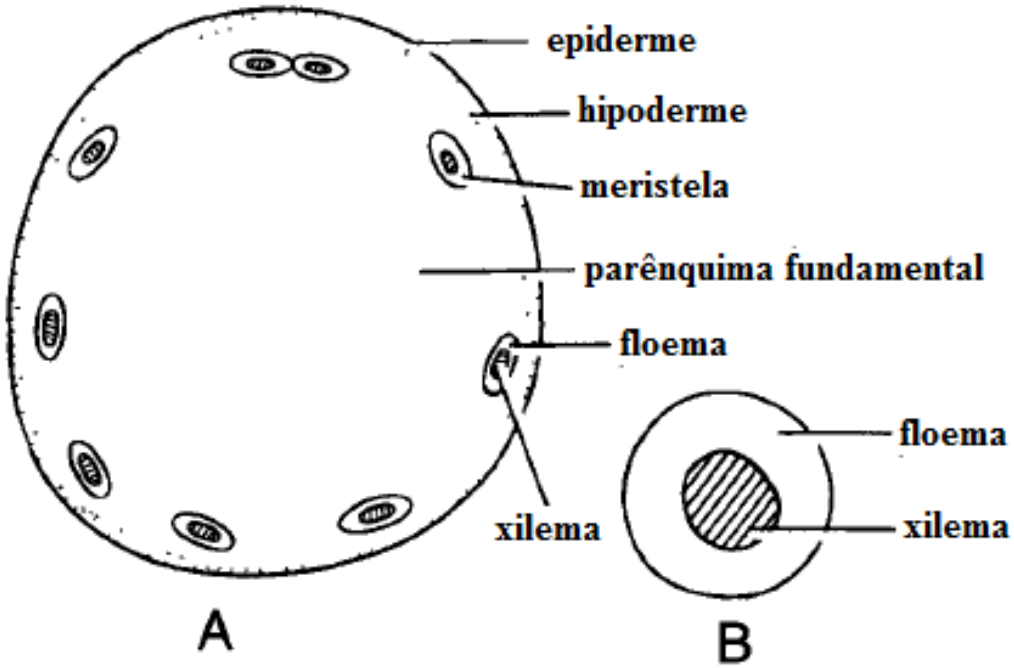



**FIGURA** 165 – Rizoma de *Nephrolepis* sp.: A, estrutura geral em corte transversal; B, pormenor de uma das meristelas. As células da hipoderme são esclerenquimatosas. O parênquima fundamental é muito abundante e apresenta importante função de armazenamento de reservas. O tipo de estela é um tanto variável com a região do rizoma. Frequentemente as meristelas apresentam-se distribuídas num único anel. Cada meristela é constituída por floema a envolver uma região central de xilema. BENDRE & KUMAR (2009).

Nalguns pteridófitos *(e.g., Selaginella* spp., *Oleandra* spp.) as raízes não partem directamente do caule folhoso normal, mas antes de órgãos não ramificados e desprovidos de clorofila, designados por **rizóforos.** Estes, são interpretados como um caule modificado pelo facto de terem origem exógena no caule folhoso, e porque em determinadas condições, podem reverter à condição de caule folhoso. Na sua extremidade, ao contacto com o solo, desenvolvem-se raízes endógenas providas de coifa e pêlos absorventes.

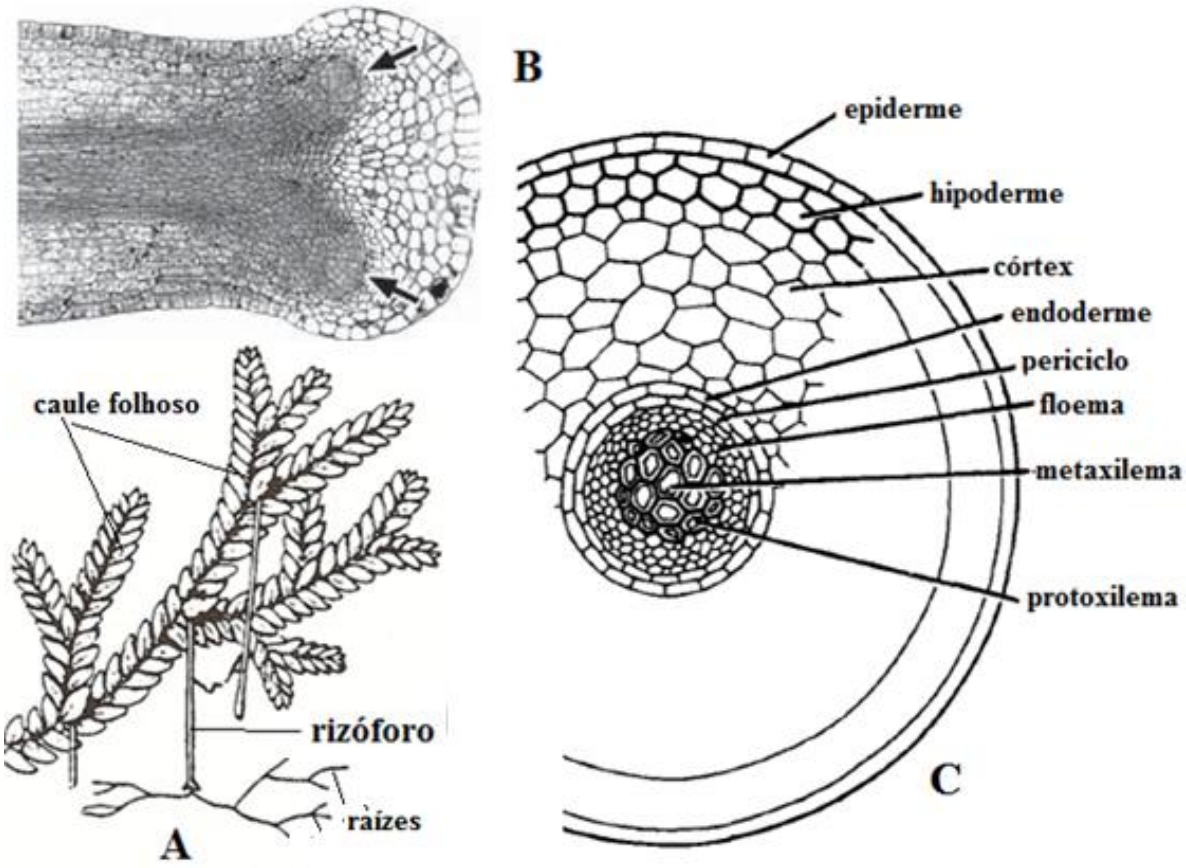



**FIGURA** 166 – Rizóforo de *Selaginella kraussiana*.: A, aspecto geral de um indivíduo provido de rizóforos, caules modificados onde se inserem as raízes; B, corte transversal da extremidade de um rizóforo evidenciando a origem endógena das raízes, nomeadamente a formação (dicotómica) de dois primórdios radiculares (referenciados pelas setas); C, aspecto parcial de um corte transversal de um rizóforo. A hipoderme compreende 2 a 3 assentadas de células esclerificadas. A endoderme e o periciclo são unisseriados. A estela é do tipo protostélico. A estrutura anatómica das raízes é geralmente muito semelhante à dos rizóforos. Adap. BENDRE & KUMAR (2009).

## 4.4. CONCEITO E TIPOS DE ESTELA

O feixe vascular foi durante bastante tempo considerado pelos especialistas de anatomia vegetal como sendo a unidade fundamental do sistema vascular de pteridófitos e espermatófitos.

Apenas no Sec. XIX, mais precisamente em 1886, VAN TIEGHEM e DOULIOT formulam a teoria estelar, hoje comummente aceite, de que as partes fundamentais de um **eixo** ou **cormus** (raiz ou caule primários) são, o córtex (revestido pela epiderme), e o cilindro central que recebe a designação de **estela**, palavra derivada do grego, cujo significado etimológico é coluna.

A estela compreende o periciclo, nem sempre distinto, os tecidos vasculares e a medula quando existe.

O eixo da planta, tanto a nível do caule como da raiz, ou seja o *cormus*, passa a ser interpretado como constando de uma coluna central (estela), revestida pelo córtex, com a epiderme na superfície deste.

Os **limites entre a estela e o córtex são:**

-uma endoderme bem distinta, na raiz de pteridófitos e espermatófitos e no caule dos pteridófitos.

-uma bainha amilífera (endodermóide), nos caules jovens de certas eudicotiledóneas.

-em todas as gimnospérmicas e eudicotiledóneas arborescentes bem como em muitas angiospérmicas herbáceas, a estela contacta directamente com o córtex, dada a ausência de endoderme e mesmo de bainha amilífera.

Os tipos de estela relacionam-se com a estrutura primária e aplicam-se tanto ao caule como à raiz.

Na generalidade das plantas vasculares o eixo apresenta uma só estela (**monostelia**). No entanto, algumas espécies apresentam vários cilindros vasculares a nível do eixo, situação que é conhecida por **polistelia**. Tal é o caso das raízes tuberosas de certas orquídeas (*Orchis* spp.) em que podem observar-se em corte transversal vários cilindros vasculares não concêntricos, cada um deles revestido por uma endoderme.

Por outro lado, nalgumas plantas, sobretudo pteridófitos (e.g., *Pteridium*, *Marattia*, *Matonia* ), o eixo apresenta dois ou mais cilindros concêntricos de tecido vascular, pelo que tais estelas se denominam **policíclicas**. O caso das **estelas unicíclicas** é no entanto muitíssimo mais frequente.

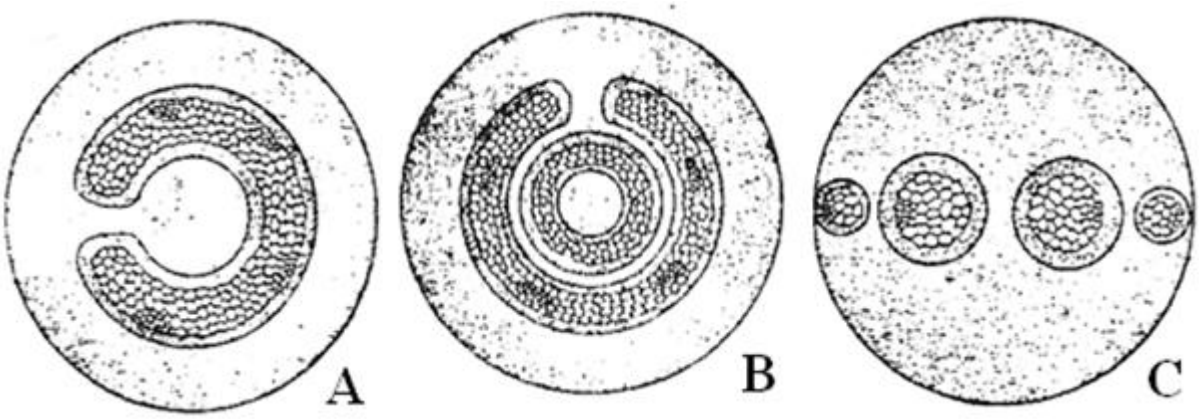



**FIGURA** 167 - A e B eixos monostélicos; A, estela unicíclica; B, estela policíclica; C, eixo polistélico.

Considerando apenas o caso dos eixos monostélicos, costumam distinguir-se os seguintes tipos principais de organização estelar (FAHN, 1990; ESAU, 2002; MAUSETH, 2008):

## A) **PROTOSTELAS**

Constituem o tipo mais simples e primitivo de estela, em que os tecidos vasculares primários formam um cilindro contínuo de xilema envolvido por floema, estando a medula ausente.

Ocorrem nos caules de muitos pteridófitos primitivos e de outros actuais (*Lycopodium, Selaginella* ) e mesmo nalgumas angiospérmicas aquáticas.

As raízes, de muitas plantas vasculares, não apresentando medula, são também consideradas como protostelas.

Nas protostelas podem distinguir-se três subtipos; **haplostelas**, **actinostelas** e **plectostelas** consoante a parte central xilémica se apresenta respectivamente: a) lisa; b) com costas radiais; c) dividida num certo número de placas separadas que se dispõem paralela ou radialmente umas em relação às outras. Podem observar-se estes tipos de estelas, por exemplo, nos eixos de *Rhynia* e *Selaginella* (haplostela), *Psilotum* (actinostela), *Lycopodium* (plectostela).

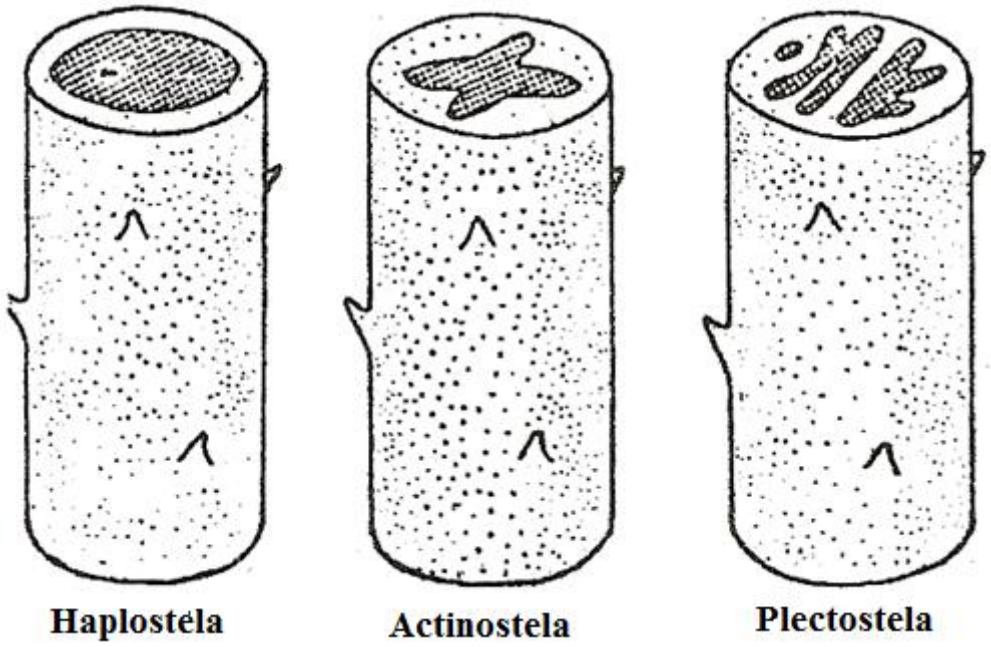



**FIGURA** 168 – Três tipos de protostelas; **haplostela**, porção central xilémica lisa; **actinostela**, região central xilémica com costas radiais; **plectostela**, porção central xilémica dividida em placas separadas que se dispõem paralelamente umas em relação às outras.

# B) **SIFONOSTELAS**

Considerado um tipo de organização estelar mais evoluído, têm a particularidade de apresentar sempre uma porção central não vascular, a medula, que se encontra envolvida pelos tecidos condutores.

Para explicar a evolução de uma protostela numa sifonostela existem basicamente duas teorias (SMITH, 1979):

- uma, defende que a medula é de origem cortical, tendo-se verificado uma intrusão ou "invasão" da região central pelo tecido cortical.
- outra, defende que a sifonostela deriva da protostela por metamorfose dos elementos vasculares internos em parênquima. E tem aparentemente a seu favor o facto de se poder observar nas sifonostelas de alguns pteridófitos "medulas mistas", em que elementos traqueais do xilema se encontram misturados com células parenquimatosas da medula. Tais estelas têm sido consideradas como verdadeiras formas de transição entre a protostela e a sifonostela.

Atendendo ao facto de se tratar de **estelas contínuas**, em que o tecido vascular ocorre na forma de um anel contínuo ou de **estelas descontínuas ou dissectas**, em que o tecido vascular se apresenta em sectores ou feixes, e à localização do floema em relação ao xilema, costuma adoptar-se a seguinte classificação das sifonostelas:

• **sifonostelas ectoflóicas**, em que o floema apenas rodeia o xilema externamente
- nos casos (considerados mais evoluídos), em que o tecido vascular aparece não na forma de um anel contínuo, mas de feixes distintamente separados, designam-se estas sifonostelas por **eustelas**.
- caso os tecidos vasculares ocorram na forma dum anel contínuo, estamos perante **sifonostelas ectoflóicas**.

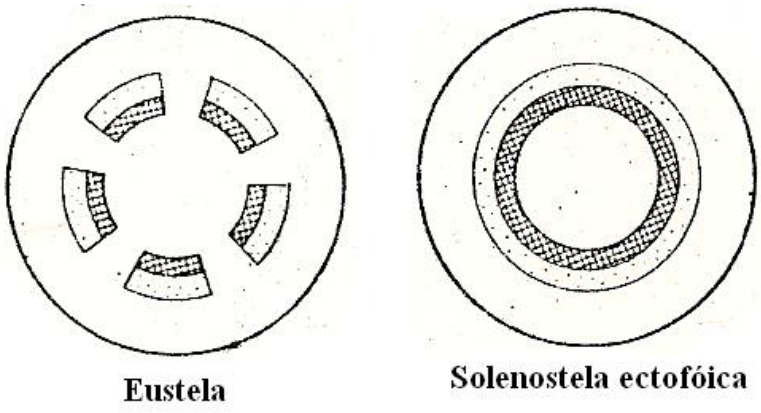



**FIGURA** 169 - Sifonostelas ectofóicas: eustela e solenostela ectoflóica.

• **sifonostelas anfiflóicas**, em que o floema rodeia o xilema externa e internamente.
- nos casos (considerados mais evoluídos) em que o tecido vascular, ocorre na forma de feixes distintamente separados, designam-se estas sifonostelas por **dictiostelas**.
- caso os tecidos vasculares ocorram na forma de um anel contínuo, estamos perante, **solenostelas anfiflóicas**.

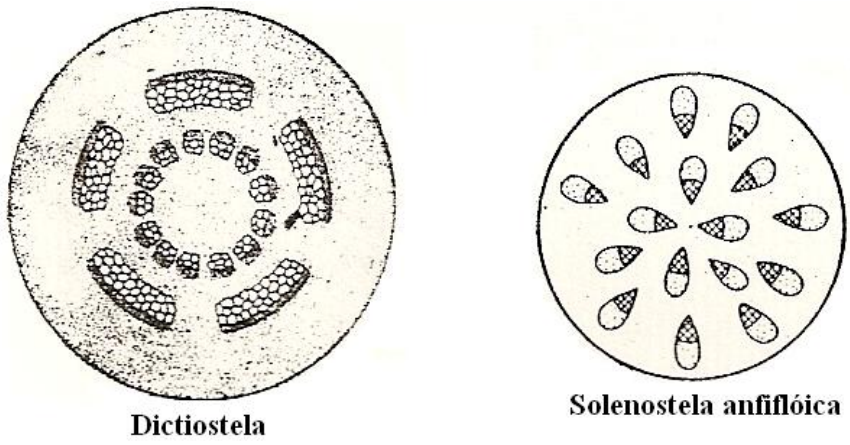



**FIGURA** 170 - Sifonostelas anfiflóicas: dictiostela e solenostela anfiflóica.

Os adeptos da teoria da intrusão sugerem que nas sifonostelas anfiflóicas o floema interno terá surgido por intrusão, enquanto muitos dos adeptos da teoria da metamorfose defendem que o floema interno, à semelhança do que acontece com a medula, também é de origem intraxilémica.

Nos casos em que o sistema vascular consiste, como acontece na generalidade das monocotiledóneas, de inúmeros feixes amplamente distribuídos, usa-se a designação de **atactostelas**.

O conceito de **meristelia** tem sido aplicado para designar os casos em que não existe claramente definida uma única estela (polistelia, estelas policíclicas), atribuindo-se a designação de **meristela** a cada uma das estelas parciais.

A designação por que são conhecidas as estelas policíclicas e as polistelas, deriva da nomenclatura referida acima, com as convenientes adaptações, veja-se o exemplo da **FIGURA** 167.

É importante não esquecer que os tipos de estela dizem respeito unicamente à estrutura primária dos eixos, pelo que nos casos em que as espécies apresentam engrossamento secundário a identificação do tipo de estela num estádio secundário de crescimento deixa normalmente de fazer sentido.

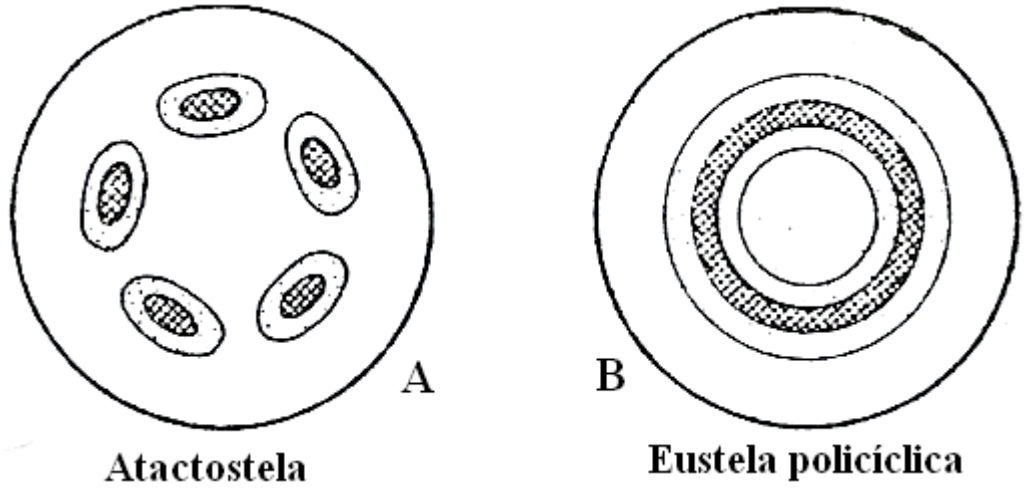



**FIGURA** 171 -A, atactostela; B, eustela policíclica.

Numa perspectiva evolutiva, verifica-se que a partir da protostela, situação em que os tecidos condutores formam um cilindro cheio e contínuo, se passa para organizações estelares mais evoluídas em que começa por aparecer uma medula central rodeada por um anel contínuo de tecidos vasculares (sifonostelas do tipo das solenostelas) e mais tarde se dá a partição deste anel em várias porções distintas, feixes, ou sectores (dictiostela, eustela, atactostela).

Segundo GIFFORD & FOSTER (1989) e CAMFORT (1997), este padrão evolutivo parece estar estreitamente associado com a importância crescente das folhas, nomeadamente no que respeita à sua vascularização. Assim, enquanto as protostelas e solenostelas ocorrem em espécies cujas folhas são de dimensões reduzidas e com vascularização incipiente ou de todo inexistente (**micrófilos**); a presença de folhas de limbo alargado e com um sistema ramificado de nervuras (**macrófilos**) está normalmente associada aos tipos de organização estelar mais evoluídos.

As hipóteses acerca da evolução estelar encontram fundamento no facto dos pteridófitos fósseis mais primitivos que se conhecem (Rhyniophyta, Trimerophytophyta, Zosterophyllophyta) apresentarem eixos protostélicos. Além disso, o estudo da anatomia dos esporófitos de pteridófitos actuais revela que as estelas de muitos caules recapitulam as hipóteses da evolução estelar durante a sua ontogenia. Assim, muitas espécies começam por apresentar eixos protostélicos na porção que primeiro se diferencia, ou seja, nos caules do jovem esporófito, e sifonostélicos nas partes diferenciadas mais tarde. Segundo SMITH (1979), *Matonia pectinata*, constitui um dos melhores exemplos desta recapitulação já que os primeiros eixos a serem formados são protostélicos, mais tarde são formados eixos sifonostélicos e, posteriormente, a estela adquire a condição policíclica, começando o tecido vascular interno por ter organização protostélica e concluindo com organização sifonostélica.

As estelas policíclicas são normalmente consideradas as mais complexas e evoluídas.

A interpretação exaustiva do significado evolutivo dos diversos padrões de organização estelar é, no entanto, complexa e difícil pois é certo que podem observar-se variações acentuadas dentro dos limites restritos de uma família ou mesmo de um único género (e.g. *Gleichenia*, em que certas espécies são protostélicas e outras solenostélicas).

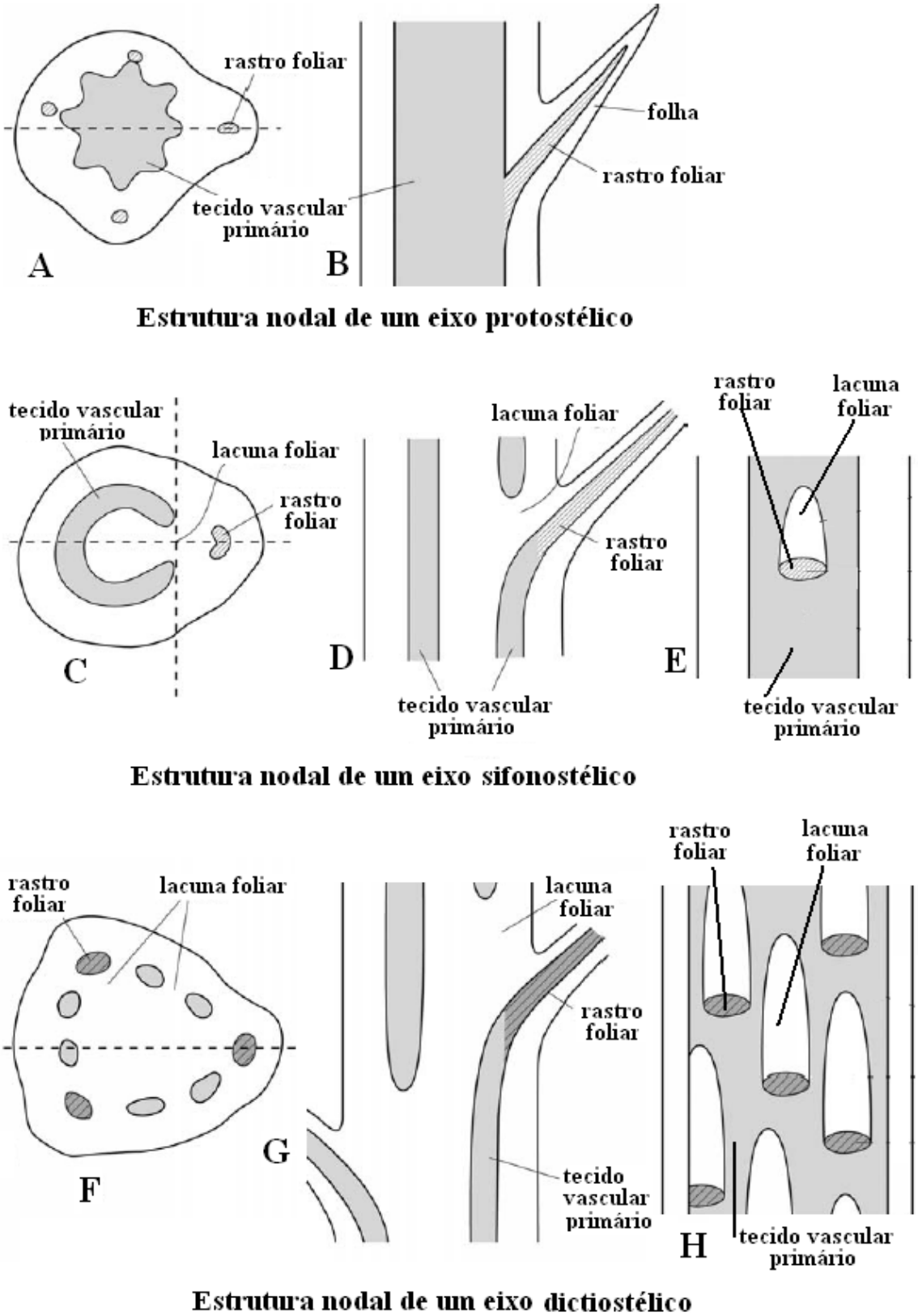



**FIGURA** 172 - Representação esquemática da estrutura nodal nos eixos protostélico (A-B), sifonostélico (C-E) e dictiostélico (F-H). BECK (2009).

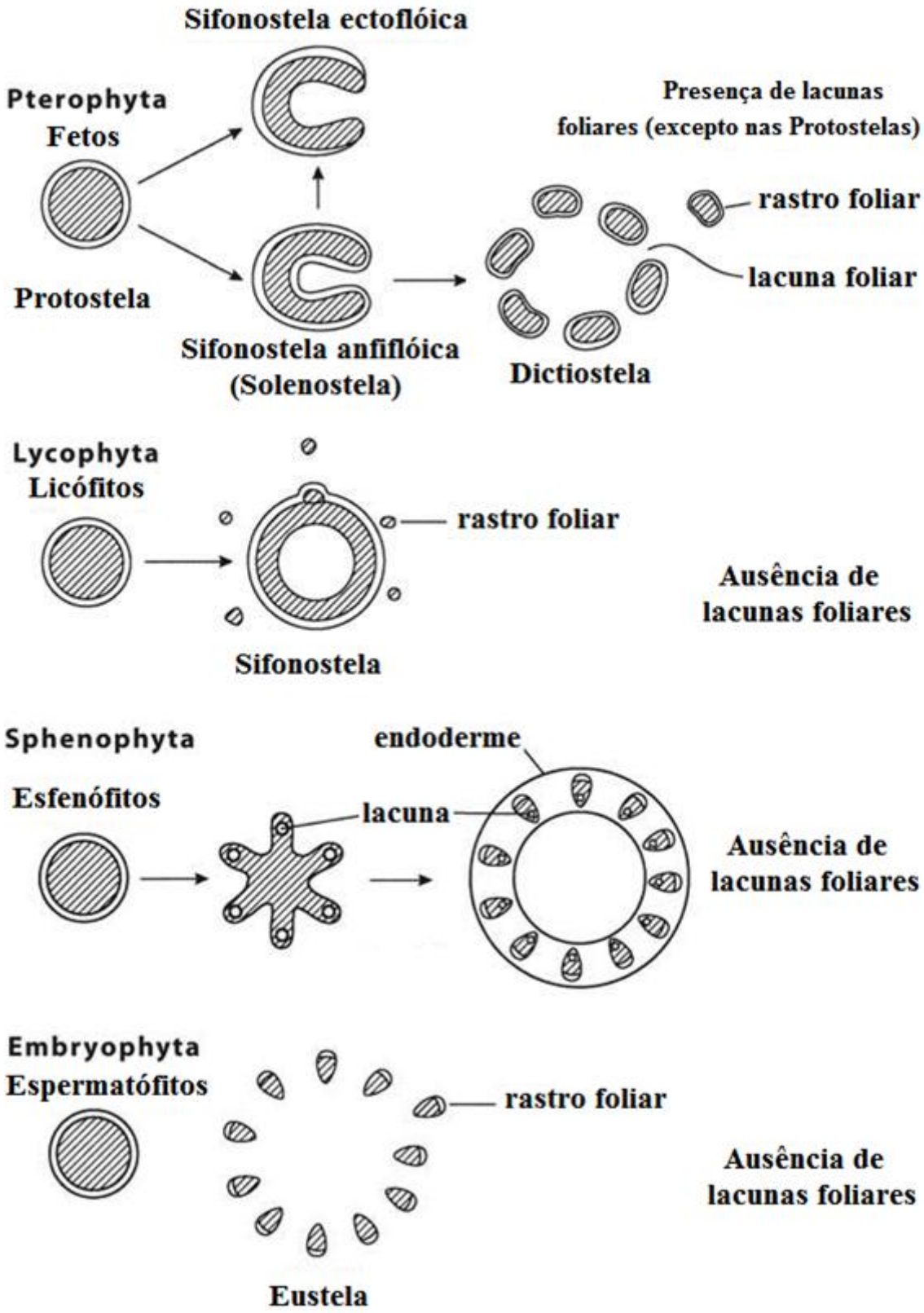



**FIGURA** 173 - Representação esquemática da organização estelar nos espermatófitos, fetos e plantas afins (licófitos e esfenófitos) em que fica evidente a evolução da protostela, para a sifonostela e finalmente para a eustela e da presença de lacunas foliares para a sua ausência. BECK (2009)

Refira-se ainda que o esquema de classificação aqui apresentado dos tipos de estela é bastante elementar assim como foram simplificadas as considerações acerca da teoria da evolução da organização estelar. Outras classificações são normalmente mais complexas e exaustivas. É o caso, por exemplo, da classificação de OGURA (1972), que distingue no caso dos pteridófitos 5 tipos básicos de organização das estelas, protostelas,

solenostelas, dictiostelas, estelas policíclicas e polistelas (ou estelas acíclicas), com mais de 40 subtipos diferentes no total.

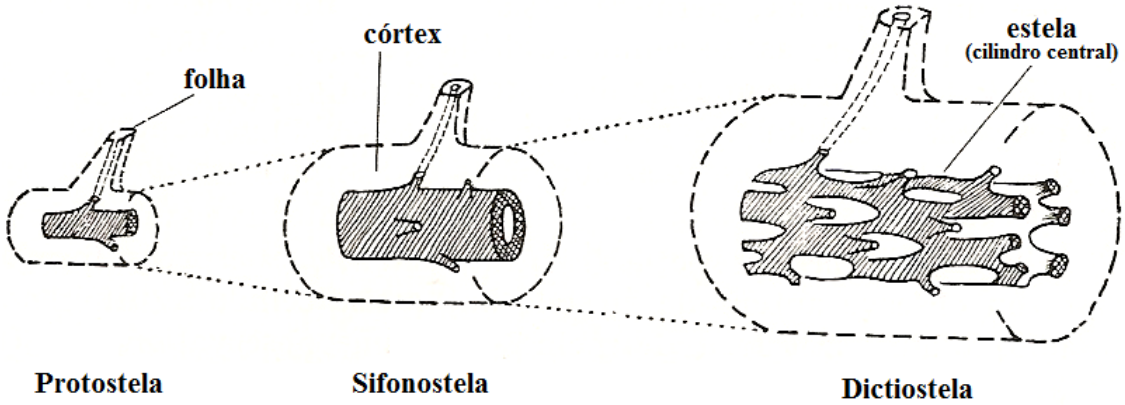



**FIGURA** 174 - Representação esquemática das diversas fases por que passa a evolução da organização estelar num rizoma de um feto do género *Polystichum filix-mas*. CAMEFORT (1997).

## 4.5. LIGAÇÃO DOS FEIXES CONDUTORES DO CAULE ÀS FOLHAS E ÀS RAMIFICAÇÕES

Os feixes condutores do caule prolongam-se para as folhas dando continuidade ao sistema vascular.

No caule, a porção oblíqua do feixe que se estende desde a base da inserção da folha até ao correspondente feixe caulinar vertical é designada por **rastro** ou **traço folhear**. Em correspondência, aí também na região nodal, onde o traço folhear se curva do centro do caule em direcção à base da folha existe sempre uma área de parênquima no cilindro central que é designada por **lacuna folhear**. Caso o rastro não divergisse para à folha ele ocuparia à região desta lacuna.

A anatomia do nó é um aspecto com alguma importância taxonómica. O número de rastros e lacunas, varia consoante as espécies vegetais e por vezes na mesma planta, consoante as folhas estão inseridas a diferentes níveis. O seu número é geralmente de um por folha (pteridófitos); um ou dois (gimnospérmicas); três na maioria das angiospérmicas, podendo também nestas ocorrer em número de um, cinco ou muitos (caso de folhas terminando numa larga bainha).

Nos nós do caule assim como nos rastros foliares as células de transferência são muito frequentes no xilema (MAUSETH, 2008).

À semelhança do que se passa com a ligação a nível dos nós dos feixes folheares aos caulinares através dos rastros folheares, assim também, os feixes dos raminhos se encontram em continuidade com os caulinares através dos **rastros rameais** ou rastros dos raminhos.

Em correspondência com o rastro rameal, pode também observar-se, normalmente, pelo menos numa fase inicial, uma **lacuna rameal**, isto é, uma interrupção no cilindro dos tecidos condutores (mais evidente por isso nas estelas contínuas) em volta ou acima do ponto de partida do rastro.

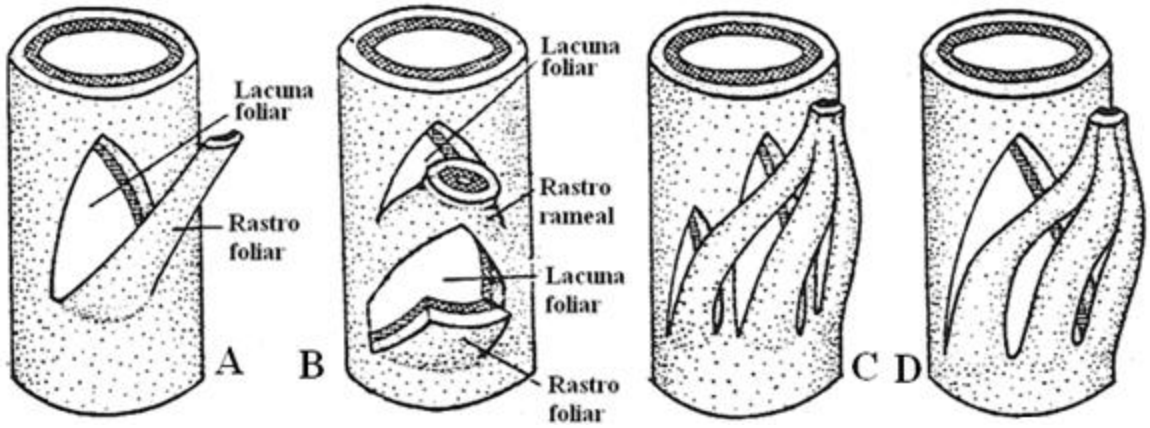



**FIGURA** 175 - Diagramas tridimensionais do modo como se faz a ligação dos feixes vasculares das folhas aos tecidos correspondentes do caule: A, nó unilacunar com um rastro foliar; B, nó unilacunar com um só rastro, mas com folha e ramo axilar; C, nó trilacunar com três rastros folheares; D, nó unilacunar com três rastros folheares. FAHN, 1990.

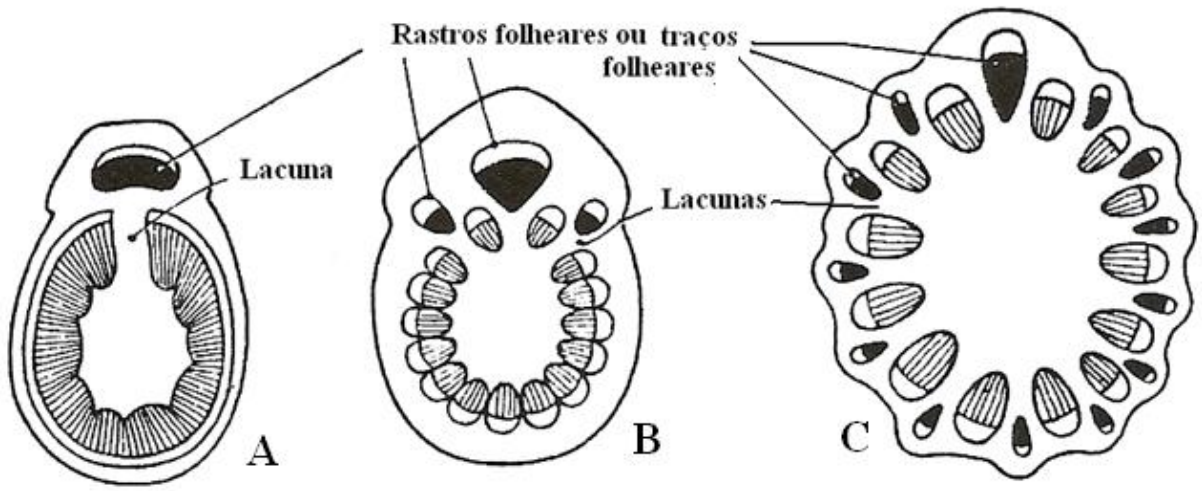



**FIGURA** 176 - Cortes transversais de caules, mostrando o modo como se faz a ligação dos feixes vasculares das folhas aos tecidos correspondentes do caule: **A**, estrutura nodal unilacunar; **B**, estrutura nodal trilacunar; **C**, estrutura nodal plurilacunar. Adap. ESAU, 2002.

## 4.6. RECONSTITUIÇÃO DA ESTRUTURA VASCULAR DO CAULE

É possível nalguns casos, após um estudo aprofundado da anatomia do caule a nível dos nós, assim como, a vários níveis nos entrenós, reconstituir na sua maior parte a organização vascular do caule.

A complexidade de tal organização varia bastante com as espécies vegetais consideradas e apresenta estreita relação com o tipo de filotaxia presente, ou seja, com o padrão de disposição das folhas no caule.

## MONOCOTILEDÓNEAS

O sistema vascular dos caules das monocotiledóneas é bastante complexo.

Acompanhando o percurso ascendente de cada feixe, é possível verificar que, em geral, todos eles se deslocam em direcção ao centro do caule, até determinada altura, quando então divergem abruptamente para fora e originam os traços foliares, que irão vascularizar as folhas e inúmeras pontes vasculares que os interconectam aos feixes adjacentes. Em seguida, o feixe maior repete o seu percurso ascendente em direcção ao centro do caule, onde novamente ocorre uma divergência abrupta, originando novo traço foliar e novas pontes vasculares.

Nas monocotiledóneas, as folha normalmente embainhantes, recebem vários traços foliares, provenientes de feixes ascendentes diferentes; estes traços e as respectivas pontes vasculares somam-se aos feixes já existentes no caule (geralmente em grande número) e contribuem para o aspecto aparentemente caótico da distribuição vascular.

Segundo FAHN (1990), existem dois grandes tipos de organização vascular:

1) o caso, de longe mais frequente, em que todos os feixes vasculares, após um percurso mais ou menos longo e intricado acabam por se ligar às folhas através de rastros folheares.
2) O caso, muito menos frequente em que os feixes são de dois tipos; **feixes caulinares** que percorrem longitudinalmente o caule sem ter relação directa com as folhas e outros ditos **feixes folheares** que terminam nos rastros das folhas. Os primeiros dispõem-se mais para o centro do eixo e percorrem o caule em toda a sua extensão sem nunca derivarem para as folhas, enquanto os segundos, mais numerosos, se dispõem para a periferia do caule e têm continuidade com os rastros folheares. Este tipo de estrutura vascular é conhecido pela designação de "**tipo commelinaceae".**

Se os feixes caulinares forem seguidos tanto para cima como para baixo no caule, poderão ser encontrados em associação com vários traços foliares. Um feixe do caule e os seus rastros foliares associados são denominados de ***simpódio***. Em certos caules, alguns ou todos os simpódios estão interconectados, enquanto que em outros, todos os simpódios são unidades independentes do sistema vascular. Em função disto, o padrão do sistema vascular no caule é reflexo do arranjo das folhas neste (filotaxia).

Nas axilas das folhas desenvolvem-se uma ou várias gemas e o seu sistema vascular está também, como não poderia deixar de ser, interligado com o do caule principal através dos **rastros rameais.** Assim, em cada nó, tanto os rastros foliares quanto os rastros de ramos divergem do caule principal. Por outras palavras, a filotaxia e a ramificação do caule são as grandes condicionantes da vascularização geral do caule.

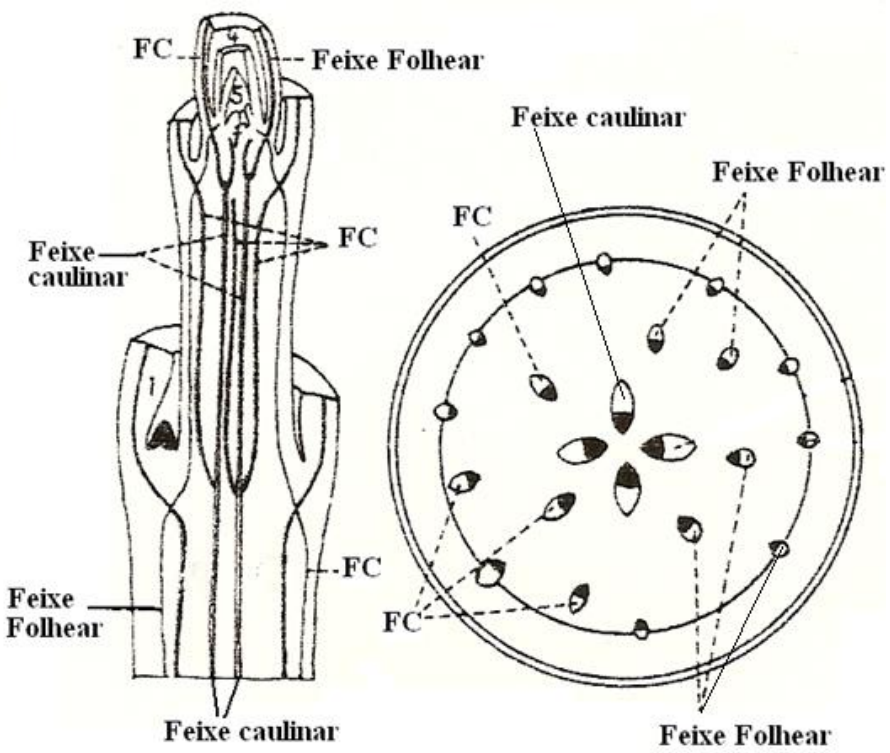



**FIGURA** 177 - Cortes transversal e longitudinal do caule de uma monocotiledónea com vascularização do "tipo Commelinaceae ". Adap. EAMES, 1961.

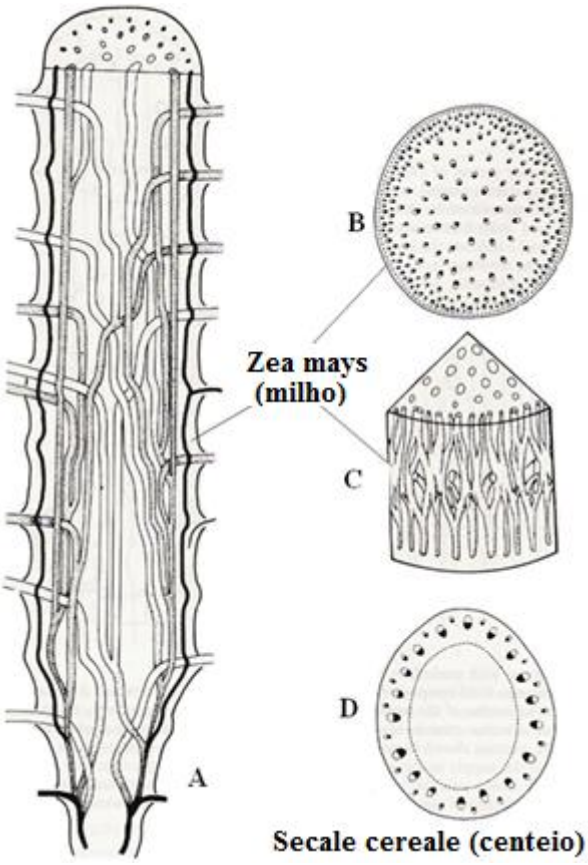


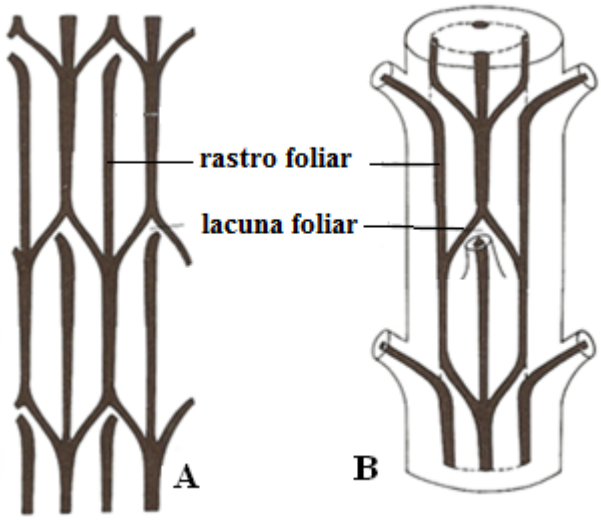

**FIGURA** 178 - A-C, *Zea mays* (milho): A, representação tridimensional da organização do sistema vascular. Os feixes centrais estão representados a branco e os mais periféricos a cores progressivamente mais carregadas; B, corte transversal do caule (colmo maciço), observando-se inúmeros feixes colaterais fechados dispersos no parênquima fundamental; C, diagrama de uma porção de um nó observando-se inúmeros rastros que divergem para a bainha da folha (igualmente com inúmeros feixes); D, corte transversal do colmo fistuloso do centeio *(Secale cereale)* em que os feixes se dispõem em dois anéis. Adap FAHN

# EUDICOTILEDÓNEAS

Distinguem-se normalmente dois tipos de organização vascular: o tipo **fechado** e o **aberto**.

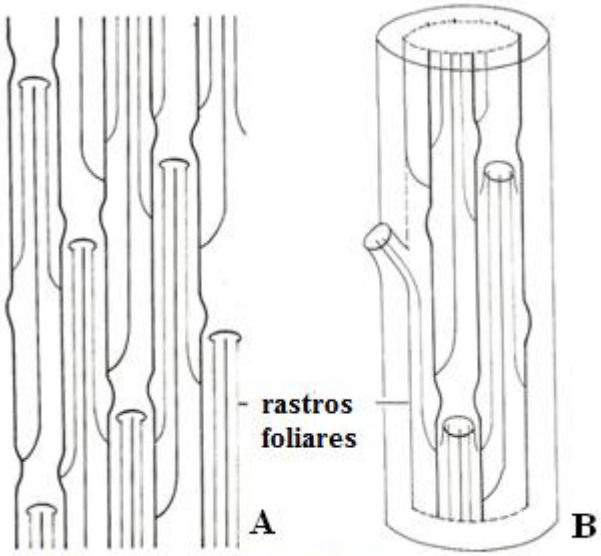
Na organização vascular do **tipo aberto**, mais frequente nas eudicotiledóneas com filotaxia alterna, cada rastro folhear diverge lateralmente de um único feixe vascular ou **simpódio (**feixe do caule e traços foliares que lhe estão associados). Não existem interligações entre os simpódios através dos rastros foliares. Cada simpódio consiste no feixe vascular caulinar e nas suas ramificações.

Por outro lado, na organização vascular do **tipo fechado**, mais frequente nas eudicotiledóneas com folhas decussadas (oposto-cruzadas), cada rastro foliar resulta da fusão na sua base de dois rastros foliares de simpódios contíguos. Os simpódios apresentam-se interligados através dos rastros foliares.




Organização vascular do tipo fechado

**FIGURA** 179 – Diagrama representando o sistema vascular de *Anabasis articulata*: A, Representação dos feixes num plano; B, representação tridimensional da organização vascular do caule. Trata-se de uma eudicotiledónea herbácea que apresenta organização vascular do tipo fechado, mais frequente nas espécies com folhas decussadas (oposto-cruzadas). Cada rastro foliar resulta da fusão na sua base de dois rastros foliares de simpódios contíguos. Os simpódios apresentam-se interligados através dos rastros foliares. FAHN (1990).




Organização vascular do tipo aberto

**FIGURA** 180 – Diagrama representando o sistema vascular de *Chenopodium glaucum*: A, Representação dos feixes num único plano; B, representação tridimensional da organização vascular do caule. Trata-se de uma eudicotiledónea herbácea que apresenta organização vascular do tipo aberto, mais frequente nas espécies com filotaxia alterna. Cada rastro folhear diverge lateralmente de um único feixe vascular ou simpódio **(**feixe do caule e traços foliares que lhe estão associados). Não existem interligações entre os simpódios através dos rastros foliares. Cada simpódio consiste no feixe vascular caulinar e nas suas ramificações. FAHN (1990).

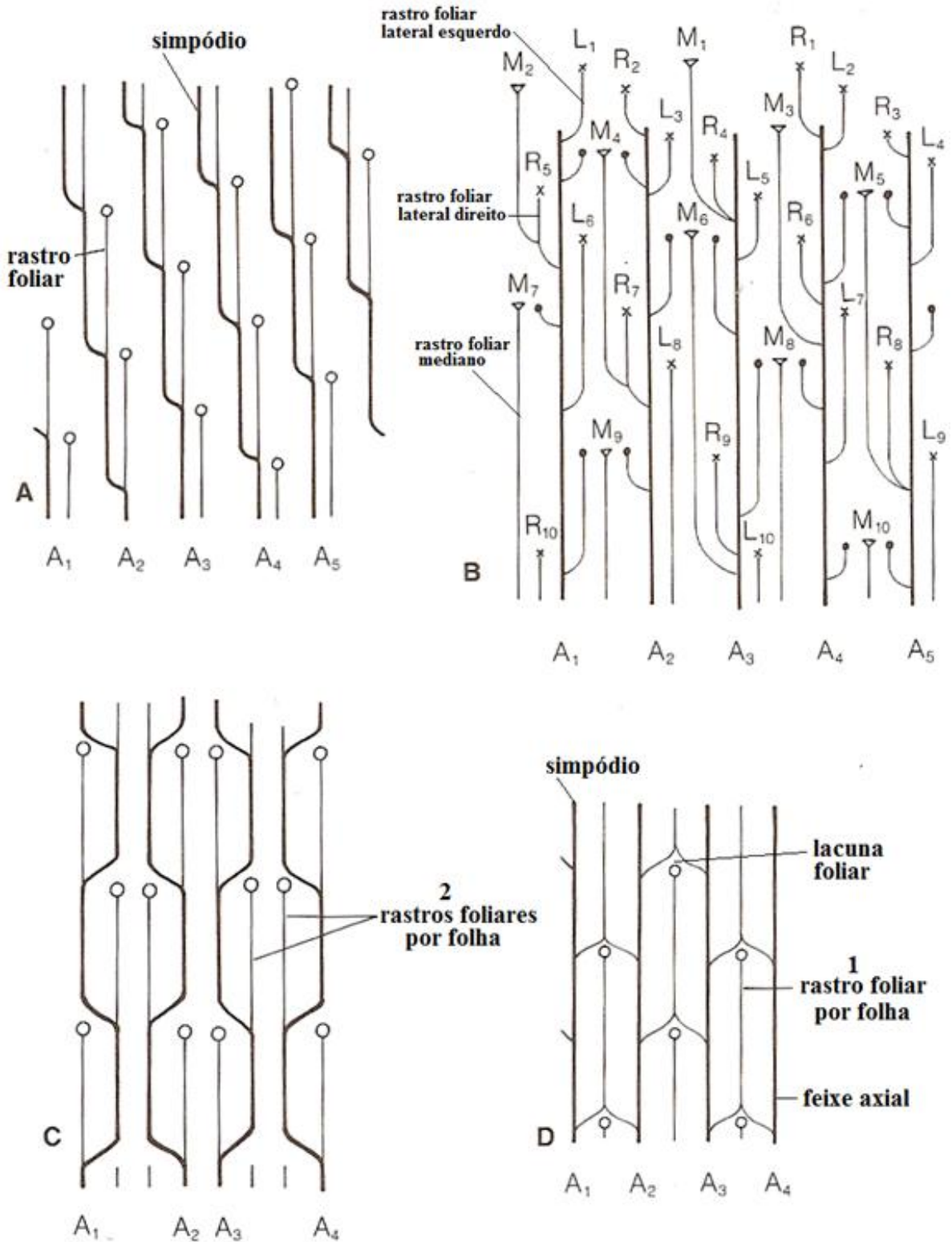



**FIGURA** 181 - Representação esquemática da organização vascular de caules de eudicotiledóneas. A-C, organização vascular do **tipo aberto**. A, *Godetia* sp., 5 simpódios, nós unilacunares com um único rastro; B, *Potentilla* sp., 5 simpódios, estrutura nodal trilacunar com três rastros foliares; C, *Ascarina* sp., 4 simpódios, nós unilacunares, com dois rastros foliares; D, organização vascular do **tipo fechado** em *Kalanchoe*, 4 simpódios, estrutura nodal unilacunar resultando o rastro foliar da fusão de dois pequenos rastros foliares que divergem a partir de simpódios contíguos. M, L, R, rastros foliares mediano, esquerdo e direito, respectivamente. A1, A2, ... A5, feixes axiais do simpódio. GIFFORD & FOSTER (1989).

# PTERIDÓFITOS

A organização tridimensional do sistema vascular dos caules (tanto aéreos como subterrâneos) dos pteridófitos é muito diversificada.

Para um aprofundamento desta matéria consultar, entre outros, OGURA (1972), GIFFORD & FOSTER (1989), EVERT & EICHORN (2006).

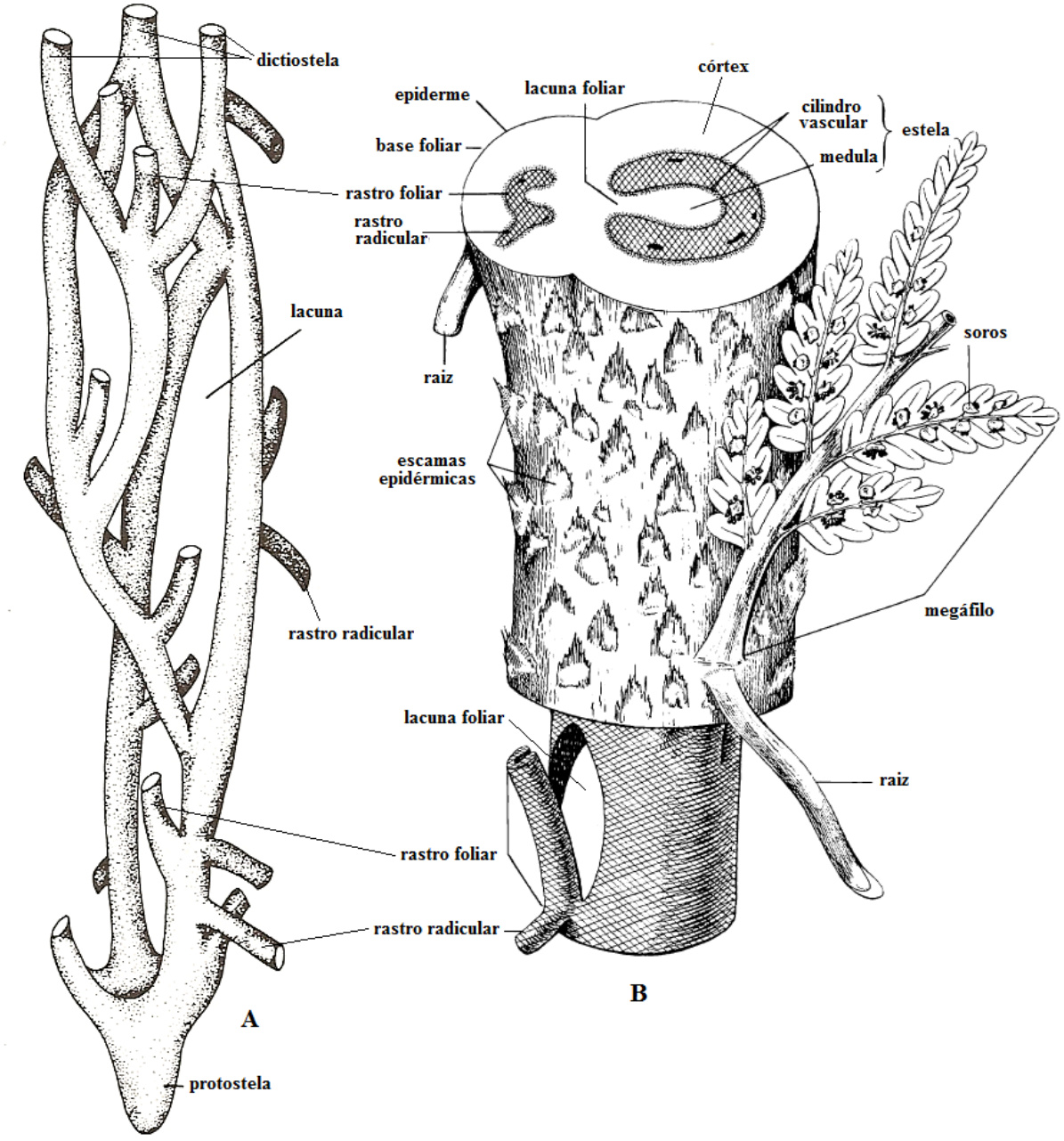



**FIGURA** 182 – Representação tridimensional da organização vascular em dois pteridófitos; A, representação do rizoma de *Ophioglossum lusitanicum*. A maior parte da estela é do tipo dictiostela tendo apenas a região basal organização do tipo protostélico. Tanto os rastros foliares como os rastros radiculares partem dos feixes que se apresentam ladeados por lacunas; B, representação de um caule aéreo de um feto em que o rastro foliar para a folha do tipo macrófilo é acompanhada da correspondente lacuna. Adap. GIFFORD & FOSTER (1989)

# 4.7. ORIGEM, CRESCIMENTO E RAMIFICAÇÃO DO CAULE

Nos espermatófitos, o caule folhoso encontra normalmente homologia no hipocótilo do embrião da semente e resulta do crescimento deste através da sua gémula terminal. A **plúmula** ou **gémula do embrião** deve ser considerada a primeira gema ou ápice caulinar da planta.

Os principais processos, que do ponto de vista anatómico, se realizam no caule são:

- intensa divisão celular ao nível do meristema terminal (**meresis**), sem esquecer que na periferia deste meristema são desde logo formadas as folhas e os esboços das ramificações (gemas), exogenamente.
- aumento do tamanho das células jovens (**auxesis**). Processo que contribui significativamente para um acentuado alongamento do caule.
- diferenciação celular que leva à formação dos diversos tecidos definitivos primários.
- formação de meristemas secundários e desenvolvimento, a partir destes, de tecidos secundários o que leva a um aumento de diâmetro do caule (apenas nas gimnospérmicas e eudicotiledóneas com engrossamento secundário).

## 4.7.1. ORGANIZAÇÃO DO MERISTEMA APICAL

Nos briófitos e na generalidade dos pteridófitos (excepto Lycopodiaceae e Isoetaceae), apenas uma célula apical, origina, em última análise, todo o corpo destas plantas.

Nos espermatófitos, pelo contrário, são um grupo de células, ditas iniciais, organizadas num **ápice** ou **cone vegetativo** que são responsáveis pelo crescimento do caule.

As células do ápice vegetativo caulinar remontam ao embrião da semente (mais concretamente à gémula), de onde tiveram origem, sem nunca ter havido quebra de continuidade meristemática. Designam-se, por isso, com toda à propriedade por iniciais e o seu conjunto constitui com todo o rigor um meristema primário.

O ápice vegetativo caulinar, como aliás acontece também com o radicular, compreende um conjunto de iniciais com actividade mitótica elevada e que se mantêm indefinidamente por auto-perpetuação, constituindo o **promeristema**, e por células derivadas destas, que se vão diferenciar, já se notando inclusive, em certos casos, nalgumas células um início de diferenciação.

O meristema apical caulinar encontra-se protegido, consoante os casos, por folhas adaptadas a esta função, os catáfilos (constituindo-se os gomos) ou pelas próprias folhas vegetativas ainda no estado rudimentar, os esboços folheares (constituindo-se os olhos ou gemas). Nunca existe, como na raiz, uma estrutura homóloga à coifa.

O meristema apical caulinar é muito mais variável na sua forma e dimensões e sem dúvida mais complexo no seu funcionamento do que o meristema radicular, dado que além de promover o alongamento é responsável pela formação de primórdios foliares, estruturas com simetria dorsiventral e crescimento determinado e gemas, estruturas com simetria radial e crescimento indeterminado. Além disso, frequentemente, mais tarde, aquando da indução floral, vai verificar-se uma importante alteração da sua natureza passando o meristema a produzir as diversas partes florais (MAUSETH, 2008).

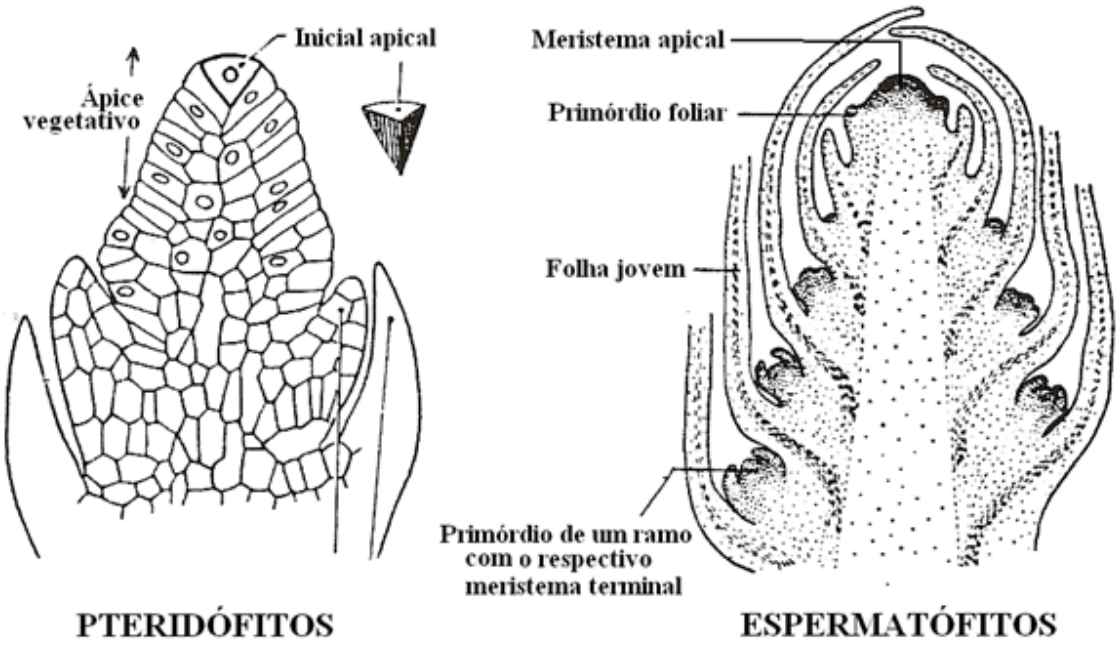



**FIGURA** 183 - Representação esquemática do ápice de um pteridófito e de um espermatófito (ver texto). Adap. CAMEFORT, 1997.

Sobre a organização e funcionamento dos cones ou ápices vegetativos, várias teorias têm sido propostas (CLOWES, 1972; DORMER, 1972; CUTTER, 1987; STEEVES & SUSSEX, 1989; CAMEFORT, 1997):

## A) TEORIA DOS HISTOGENES

Segundo esta teoria interpretativa da organização do ápice caulinar, que foi primeiro proposta por HANSTEIN em 1868, podem distinguir-se três camadas sobrepostas de células, ou histogenes, de cujas divisões sucessivas resultam os tecidos do caule. Estes três histogenes são:

- a **dermatogene** ou células iniciais da epiderme, camada mais externa que origina a epiderme;
- o **periblema** ou células iniciais do córtex, camada de células que supostamente vão originar o parênquima cortical;
- o **pleroma** ou células iniciais do cilindro central, camada mais interna do meristema que diferenciando-se origina os tecidos vasculares e a medula.

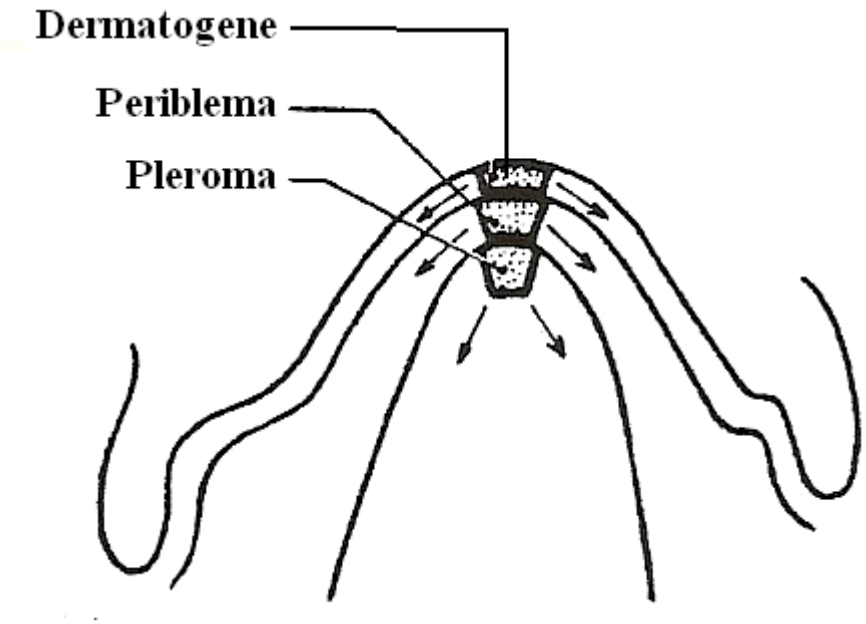



**FIGURA** 184- O meristema apical, segundo a teoria dos histogenes: representação da sua estrutura e modo de funcionamento. CAMEFORT, 1997.

Alguns autores utilizam outra nomenclatura, designando aquelas sub-regiões do meristema por **protoderme**, **meristema do córtex** e **meristema do cilindro central**. E outros ainda, como é o caso de ESAU, prefere as designações de **protoderme** (equivalente à dermatogene); **procâmbio**, responsável pela diferenciação do tecido vascular; **meristema fundamental**, cujas células se diferenciam nos tecidos fundamentais (parênquimas).

Crê-se que as células-mãe dos vários sistemas de tecidos são substituídas ao fim de algum tempo por novas células derivadas das iniciais permanentes comuns e que mais do que um tecido se forma em muitos casos a partir das mesmas iniciais temporárias.

Este facto associado à impossibilidade de observar, na maioria dos vegetais, os histogenes tão distintos conforme o conceito de HANSTEIN, sobretudo a dificuldade em delimitar o periblema do pleroma, já que a dermatogene é normalmente evidente, conduziu ao aparecimento de outras interpretações.

## B) TEORIA DA TÚNICA-CORPO

Segundo esta teoria, primeiramente proposta por SCHMIDT em 1924, aponta-se para a distinção no ápice vegetativo de apenas duas sub-regiões:

- a **túnica**, formada por uma a nove (mais frequentemente duas) assentadas periféricas de células, em que estas empreendem, quase exclusivamente, divisões anticlinais, para promoverem um rápido aumento da superfície do meristema;

- o **corpo** ***(corpus)***, massa de células ocupando o centro do ponto vegetativo, que se dividem segundo vários planos, acrescentando massa ou seja volume ao ápice caulinar.

Contrariamente à teoria dos histogenes, esta teoria não considera haver uma relação constante entre as duas sub-regiões do meristema e os tecidos definitivos. Assim, por exemplo, consoante os casos, a túnica pode originar só a epiderme, a epiderme e parte do córtex ou mesmo a epiderme, o córtex e parte do cilindro central.

Esta teoria tem sido utilizada para explicar a organização apenas do meristema caulinar. Mesmo aí, no caso da maioria das gimnospérmicas a sua aplicação parece inapropriada dado que nem sempre existem camadas superficiais estáveis dividindo-se apenas no sentido anticlinal (MAUSETH, 2008).

Segundo METCALFE & CHALK (1989) o número de camadas da túnica tem significado taxonómico no caso das gramíneas.

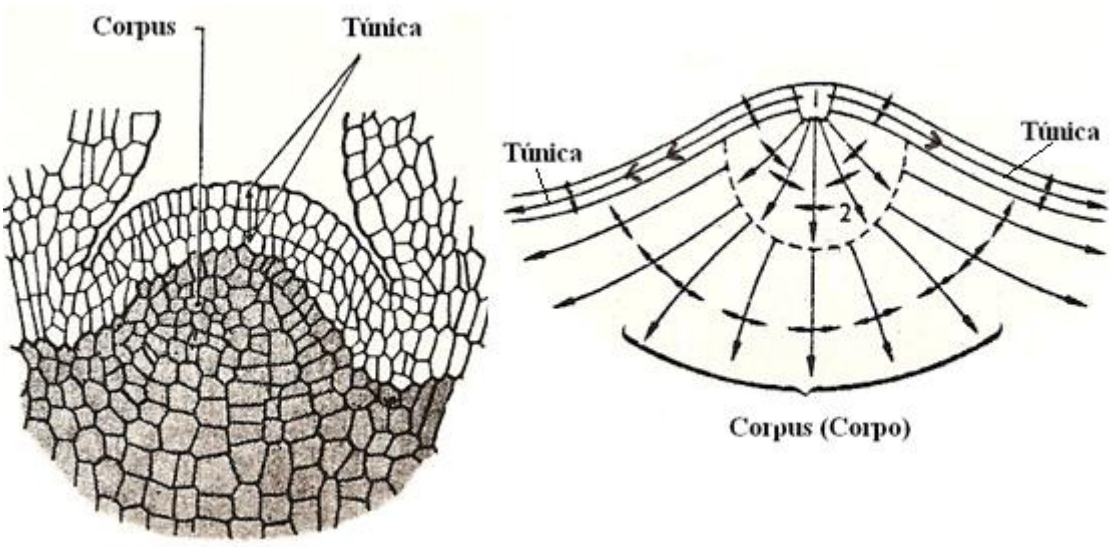



**FIGURA** 185 - O meristema apical do caule segundo a teoria da túnica-corpo; representação da sua estrutura e funcionamento. Adap. CUTTER, 1987.

NEWMAN (1956) numa análise crítica das várias teorias sobre a organização e funcionamento do meristema apical tem uma perspectiva que embora menos elaborada tem algumas semelhanças com a teoria da túnica-corpo. Ele rejeita o conceito de promeristema, ou seja, a existência de células que se mantenham permanentemente como iniciais e defende a existência de iniciais temporárias organizadas num "meristema residual contínuo" de cuja actividade resulta um "meristema geral" responsável pela formação dos vários tecidos. Considera três tipos de organização do meristema apical:

- o **tipo monoplex,** característicos dos pteridófitos, em que o "meristema residual contínuo" compreende apenas a camada superficial do meristema apical e nesta apenas uma célula dividindo-se tanto anticlinalmente como periclinalmente é responsável pelo crescimento.

- o **tipo simplex**, que ocorre na generalidade das gimnospérmicas, toda a camada superficial do meristema com uma única célula de espessura é responsável pelo crescimento.

- o **tipo duplex,** característicos dos ápices da maioria das angiospérmicas. O "meristema residual contínuo" compreende pelo menos duas camadas superficiais, na mais externa apenas ocorrem divisões anticlinais enquanto na(s) mais interna(s) ocorrem divisões anticlinais e periclinais.

A dificuldade em caracterizar de forma precisa o ápice de uma determinada espécie quer à luz da teoria da túnica-corpo quer de uma forma mais simplista em ápice *monoplex*, *simplex* ou *duplex*, é tanto mais problemática quanto é certo que diversos autores, observaram que um mesmo ápice, consoante os diferentes estádios do plastocromo pode apresentar organização e padrão de funcionamento susceptível de ser classificada em vários tipos diferentes (STERN *et al.*, 2010).

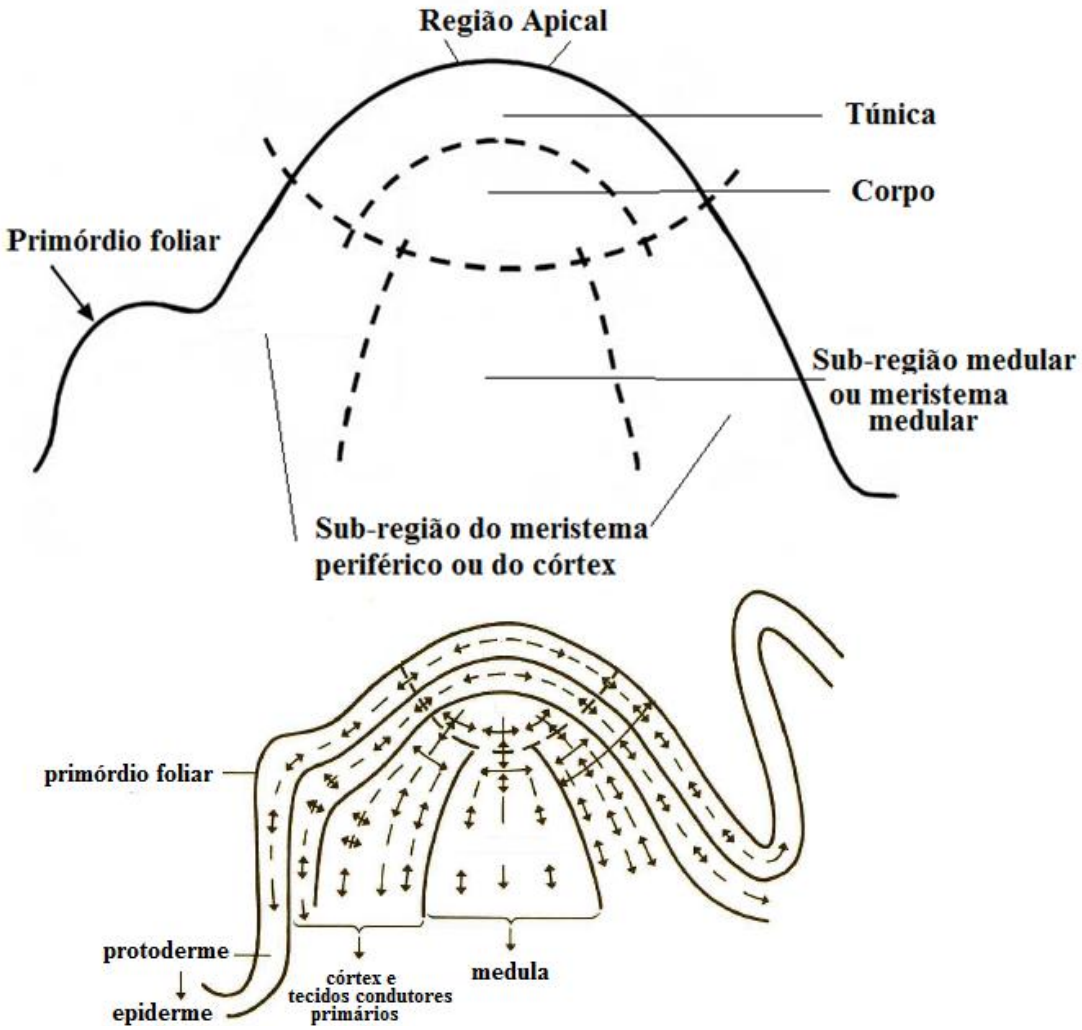



**FIGURA** 186 - Nos ápices caulinares de muitas angiospérmicas, a maior parte do corpo corresponde a uma área de células com vacúolos conspícuos, denominada de **zona de células-mãe centrais.** Esta é circundada pelo **meristema periférico,** que se origina parcialmente da túnica e parcialmente do corpo ou da zona de células-mãe centrais. Abaixo das células-mãe centrais está localizado o **meristema da medula.** As divisões celulares são relativamente pouco frequentes na zona de células-mãe centrais, em contraste com a zona periférica, que apresenta grande actividade mitótica. A protoderme tem origem na camada mais externa da túnica. O procâmbio e parte do meristema fundamental (córtex e algumas partes da medula) são derivados do meristema periférico. O resto do meristema fundamental, ou seja, toda ou a maior parte da medula é formado pelo meristema medular. Adap. (RUDALL, 2007).

# C) TEORIA DO CENTRO QUIESCENTE OU DO ANEL INICIAL

A análise citológica dos ápices vegetativos, efectuada mais recentemente, veio aparentemente por em causa as duas teorias anteriores. Estas, como se viu, têm em comum o facto de considerarem que as células iniciais, isto é, aquelas com maior frequência de divisões, são as que se localizam mesmo na extremidade do meristema. Acontece que alguns investigadores demonstraram experimentalmente que assim não acontecia em muitas espécies. Nestes casos, a zona apical (terminal) parecia ser constituída por células com reduzida actividade mitótica e com um conjunto de características "pouco meristemáticas" como sejam, grandes vacúolos, plastos diferenciados... etc. As células localizadas na base e na periferia do cone vegetativo, constituindo como que um anel, o **anel inicial**, eram as que tinham características meristemáticas evidentes e apresentavam grande actividade mitótica sendo as principais responsáveis pelo crescimento vegetativo.

A partir do anel inicial formavam-se os tecidos periféricos do caule, epiderme e córtex, os esboços folheares e os primórdios das ramificações.

Mesmo no centro do cone vegetativo, por dentro do anel inicial existia uma região de **meristema medular**, que seria responsável pela formação da medula do caule.

Segundo esta teoria, primeiramente apresentada por PLANTEFOL em 1948, e que veio o receber vigoroso impulso por parte sobretudo de outros investigadores franceses entre os quais se destacam BUVAT, NOUGARÉDE e CAMEFORT, o anel inicial seria o maior responsável pelo alongamento e crescimento dos caules, enquanto na zona apical, o **centro quiescente** ou **promeristema quiescente** se manteria mais ou menos relativamente inactivo. Mais tarde, com a diferenciação floral, esta zona apical seria chamada a desempenhar o papel mais importante já que seria ela que depois de empreender determinada série de transformações, originaria as peças florais.

Os resultados dos trabalhos de investigação de alguns investigadores, caso de POPHAM (1957) contrariam esta teoria que aponta para uma relativa inactividade do promeristema, enquanto outros, como é o caso de CLOWES (1957) aponta para uma continuidade ontogénica entre o promeristema e os tecidos imaturos.

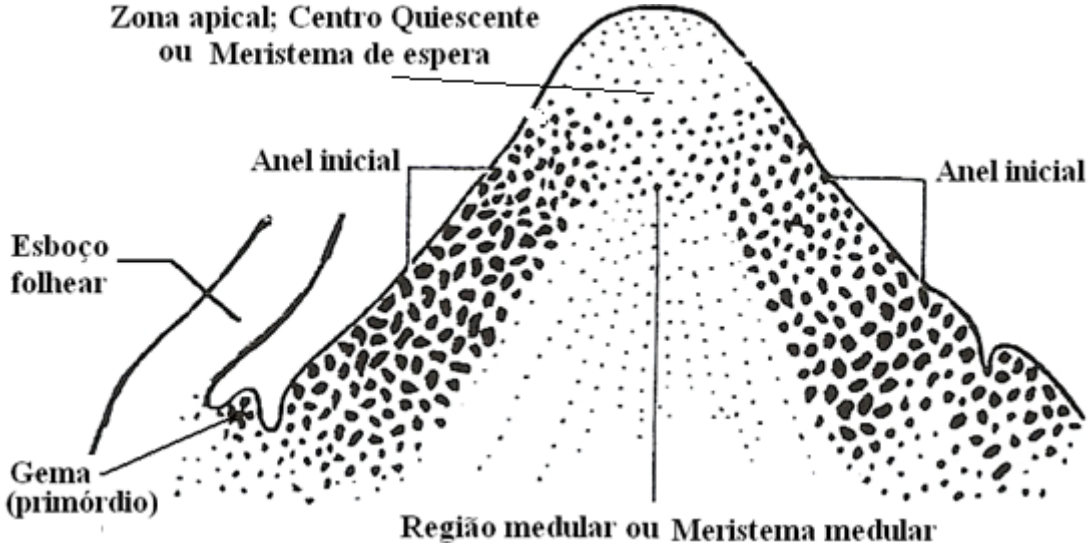



**FIGURA** 187 - O ápice vegetativo do caule segundo a teoria do anel inicial. A densidade do pontuado a negro é proporcional à actividade meristemática das células.

Em síntese, como referem STEEVES & SUSSEX (1989), com base nos estudos até agora efectuados, não é ainda possível emitir uma opinião generalizada suficientemente fundamentada sobre até que ponto esta teoria do centro quiescente pode ser conciliável e até utilizada como complemento teórico na interpretação dos ápices radiculares e caulinares e não ser, pura e simplesmente, considerada em contradição com as anteriores. Espera-se sobretudo, que uma maior uniformização e aperfeiçoamento dos métodos de estudo dos meristemas apicais (microcirurgia, análise clonal... etc.), possam vir a trazer maiores esclarecimentos sobre a sua organização e o seu funcionamento.

## 4.7.2. ALONGAMENTO DO CAULE

O meristema apical do caule, quando em crescimento activo, origina os primórdios foliares numa sucessão tão rápida, em que não podem ser distinguidos, no início, os nós e os entrenós. Gradualmente, o crescimento começa a ocorrer entre os níveis de inserção das folhas; as partes alongadas do caule são reconhecidas como os entrenós e as porções do caule nas quais as folhas estão inseridas, como os nós. O aumento em comprimento do caule ocorre, em grande parte, por alongamento dos entrenós.

À semelhança do que se passa na raiz, o alongamento do caule não é devido apenas à multiplicação celular (meresis), mas também numa segunda fase e de forma bastante significativa, ao alongamento das células recém-formadas (auxesis).

Este alongamento das células, dá-se sobretudo ao nível dos entrenós, em particular naqueles que se localizam mais próximo do ápice caulinar, dizendo-se por isso subterminal. Ele é sempre extremamente reduzido ao nível dos nós.

É sobretudo no caule dos vegetais lenhosos que estas fases de crescimento **terminal** e **subterminal** se apresentam mais espaçadas no tempo.

Conforme defende CUTTER (1987) a estrutura e actividade do meristema apical caulinar é regulada por diversos factores ambientais dos quais o mais importante parece ser o fotoperíodo. Além da importância deste no fenómeno de indução floral, foi possível constatar que em certas espécies o alongamento do caule e a produção de primórdios foliares pode ser interrompida sujeitando as plantas a um regime de dias curtos.

Menos frequentemente, o alongamento dos entrenós é muito reduzido, resultando plantas acaules ou pelo contrário como acontece em muitas gramíneas e equisetíneas, estando o caule já bastante desenvolvido forma-se tardiamente a partir dos tecidos definitivos, (geralmente na base do entrenó) um **meristema secundário**, dito **intercalar**, que persistindo por algum tempo provoca um apreciável alongamento dos entrenós. O prolongamento da actividade deste meristema parece ser estimulado por giberelinas e citocininas provenientes das folhas localizadas mais acima (CUTTER, 1987).

O mecanismo de controlo da expansão do caule, ou seja, dos entrenós é bastante complexo e continua em parte por esclarecer.

Na generalidade das plantas arrosetadas, ditas acaules, embora os entrenós vegetativos sejam muito curtos, mais tarde, como resposta à indução floral, origina-se um outro caule aéreo, o escapo floral, que tem a função de transportar as flores, elevando-as acima do solo e cujo alongamento é, em geral, muito acentuado.

Existem espécies *(e.g., Pinus* spp., *Cedrus* spp., *Ginkgo biloba)* em que se assiste à produção de forma simultânea no tempo de **ramos curtos** (**braquiblastos**) com crescimento muito reduzido dos entrenós e providos de folhas, a par de **ramos compridos** (**macroblastos**) em que os entrenós são longos mas os nós se apresentam apenas providos de escamas.

Como é efectuado o controlo do crescimento dos entrenós?

Segundo STEEVES & SUSSEX (1989), os estudos já efectuados apenas permitem concluir que o mecanismo de controlo do alongamento dos entrenós parece efectuar-se a partir do equilíbrio da concentração em diferentes hormonas sintetizadas e acumuladas nas folhas mais próximas. Em certos casos foi aparentemente demonstrado que as condições do meio podem influenciar a intensidade do alongamento dos entrenós, no entanto, parece certo que a componente genética é determinante. O mecanismo é complexo, nalguns casos, é aparentemente contraditório consoante as espécies, sendo, em suma, muito imperfeitamente conhecido.

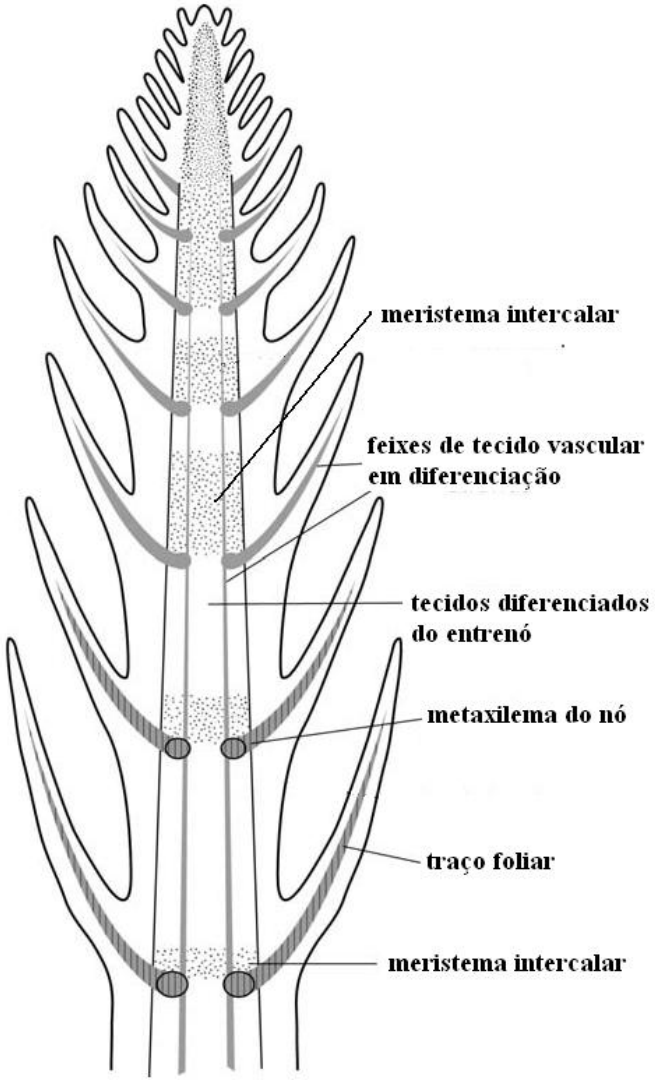



**FIGURA** 188 - 1, Corte longitudinal da extremidade do caule de *Equisetum* sp., ilustrando a maturação basípeta do tecido vascular do entrenó e o modo como se processa o crescimento intercalar. BECK (2009)

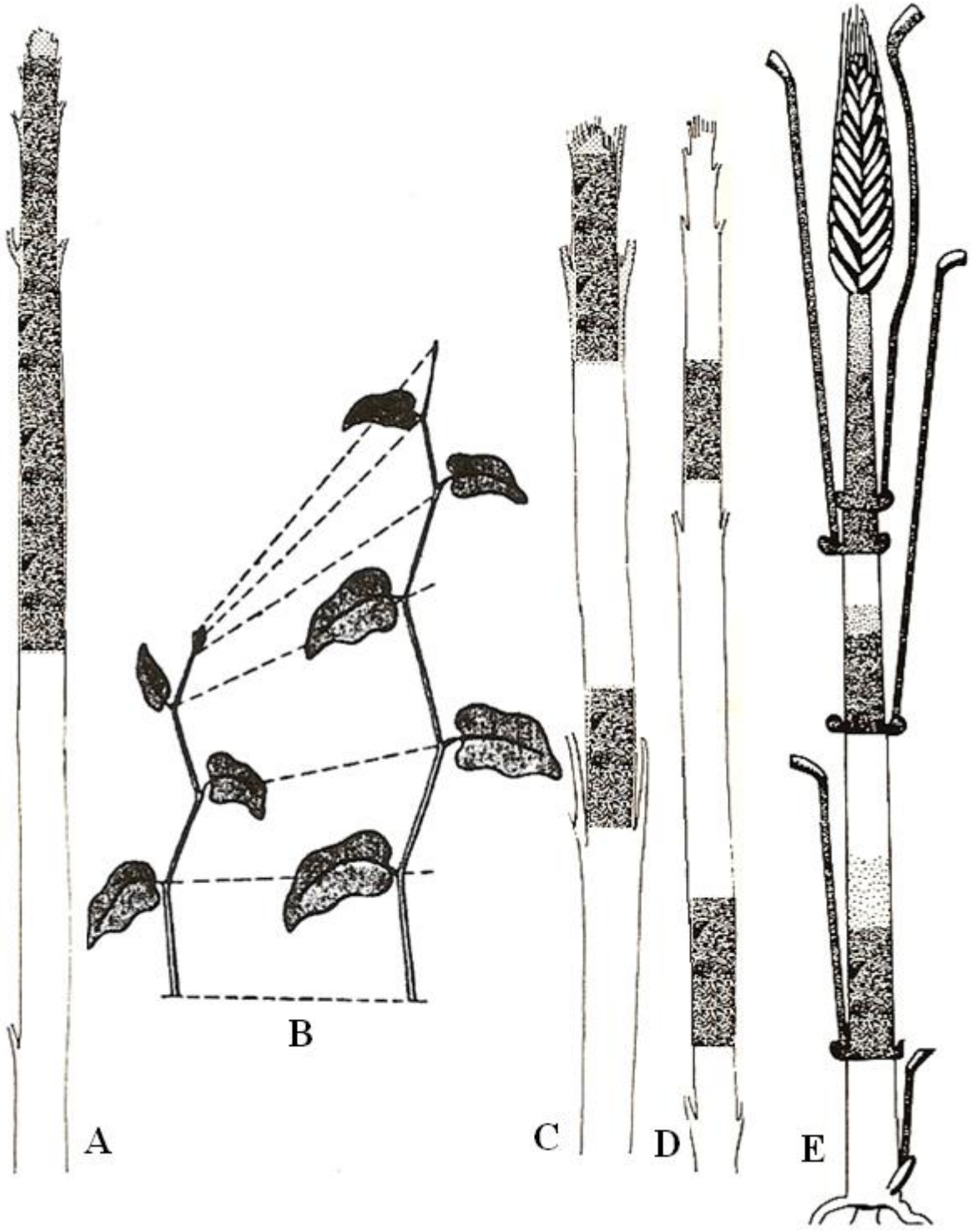



**FIGURA** 189 – Alongamento do caule: A, com origem num meristema ininterrupto; B, com origem na produção de novas células pelo meristema apical e também no aumento de tamanho das células jovens; C, com origem no crescimento apical e intercalar; D-E, com origem apenas no funcionamento de meristemas intercalares localizados na base dos entrenós (a ponteado) e que se localizam entre tecidos maduros (a branco). Em E, o crescimento apical foi interrompido pois o meristema vegetativo apical deu lugar a um meristema floral, mas entretanto o alongamento dos entrenós prossegue por mais algum tempo devido ao funcionamento dos meristemas intercalares. Este meristema é assim designado porque se localiza entre duas regiões já diferenciadas. Devido à sua actividade, certos elementos do xilema e do floema primários, nomeadamente o protoxilema e o protofloema, diferenciam-se dentro do meristema intercalar interligando as regiões altamente diferenciadas do caule acima e abaixo do meristema.

Adap. FAHN, 1990.

# 4.7.3. ENGROSSAMENTO PRIMÁRIO DO CAULE: MERISTEMA PRIMÁRIO DE ENGROSSAMENTO

O aumento de diâmetro do caule na estrutura primária é originado sobretudo por divisões predominantemente dos tecidos fundamentais.

Normalmente, este engrossamento apenas é muito evidente nas espécies que também apresentam mais tarde crescimento secundário bastante activo.

Porém, inúmeras monocotiledóneas, como sejam as palmeiras e mesmo algumas eudicotiledóneas apresentam um intenso crescimento de diâmetro na fase primária.

Na generalidade das palmeiras, assim como noutras monocotiledóneas arborescentes, como sejam algumas espécies de *Yucca*, em que não ocorre crescimento secundário, este engrossamento primário é inteiramente responsável pelo aumento de diâmetro dos caules. Nestes casos, o espessamento primário é periférico e pode ocorrer tão próximo do meristema apical que este passa a parecer inserido numa plataforma plana ou mesmo numa depressão, constituindo-se o chamado **meristema primário de engrossamento**. Como regra, os primeiros entrenós formados são curtos e estreitos, e não apresentam engrossamento primário intenso. O mesmo já não se passa com os entrenós formados mais tarde, em que o engrossamento primário se vai intensificando, do que resulta a porção inferior do caule (normalmente mais ou menos enterrada e escondida), apresentar a forma de um cone invertido.

Ao contrário das monocotiledóneas em que o engrossamento primário se limita, geralmente, à actividade meristemática de uma estreita faixa de células periféricas, que constituem o chamado meristema primário de engrossamento, nas eudicotiledóneas o engrossamento primário, nos poucos casos em que ocorre com certa intensidade, pode localizar-se tanto na medula (**engrossamento medular**), como na região do córtex (**engrossamento cortical**), como ainda ocorrer de forma dispersa por todo o eixo (ESAU, 2002).

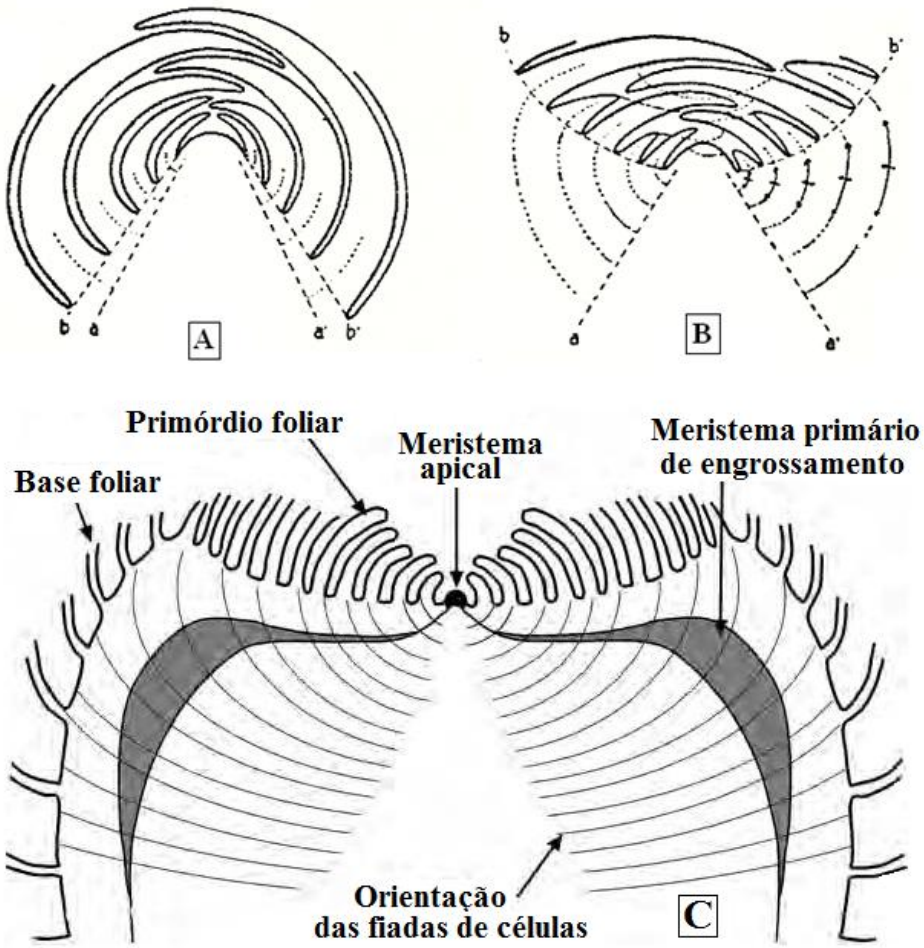



**FIGURA** 190 - Esquema que ilustra a forma como se origina o engrossamento primário em monocotiledóneas (caso de uma palmeira). A, fase inicial; B, fase posterior a-b e a´-b´, manto meristemático; C, fase muito posterior. O meristema apical e os primórdios das folhas mais jovens, estão localizados abaixo dos tecidos caulinares periféricos. Este tipo de crescimento ocorre, geralmente, próximo ao meristema apical, numa zona sujeita a depressão e estende-se por uma faixa relativamente estreita localizada junto à periferia do caule. No ápice do caule encontram-se fiadas de células justapostas. RUDALL (2007).

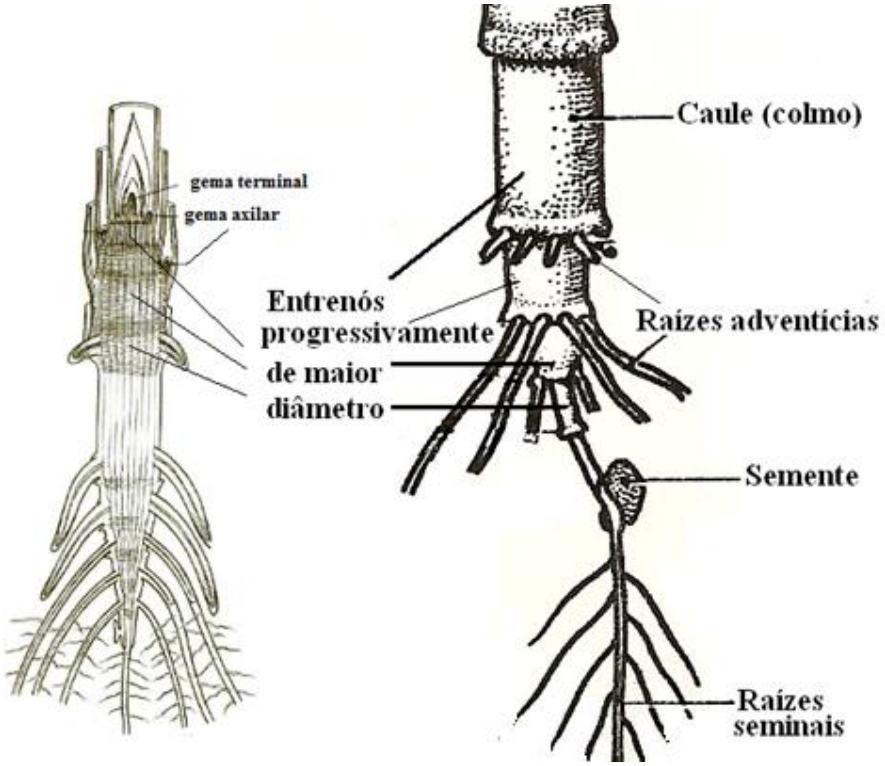



**FIGURA** 191 - No milho (*Zea mays* ), como a gravura pretende mostrar, as raízes seminais são substituídas na sua função por raízes adventícias. A porção basal do caule, ou seja, os primeiros entrenós que permanecem mais ou menos enterrados no solo, são progressivamente mais amplos, em virtude da entrada em funcionamento do meristema primário de engrossamento. Em muitas monocotiledóneas, o meristema de espessamento primário cessa a sua actividade a curta distância do ápice e, consequentemente, o espessamento caulinar primário é limitado. Em outras, o meristema de espessamento primário é contínuo ao meristema de espessamento secundário, que se diferencia em regiões mais distantes do ápice e promove crescimento secundário em diâmetro (Ver Crescimentos Secundários Anómalos).

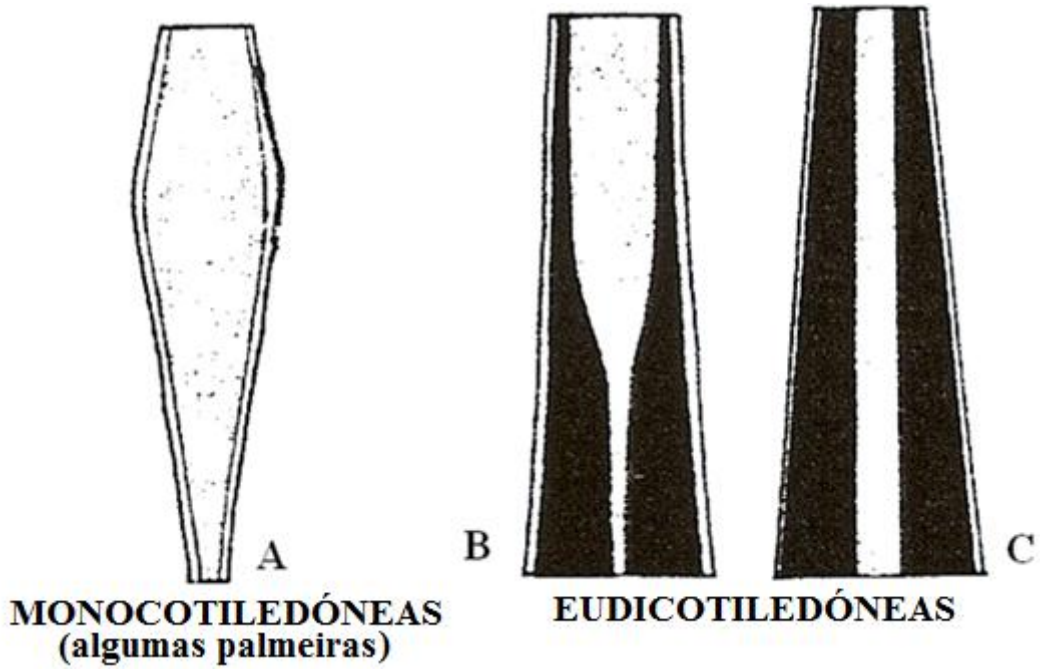



**FIGURA** 192 - Tipos de engrossamento do caule: A, engrossamento apenas primário do caule (caso de certas monocotiledóneas); B, engrossamento devido em parte à formação de tecidos secundários, mas também em parte primário; C, engrossamento apenas secundário (maioria das eudicotiledóneas e gimnospérmicas em que se forma o câmbio e a felogene). Tecidos primários representados a branco e tecidos secundários a negro. Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

# 4.7.4. DIFERENCIAÇÃO DOS TECIDOS VASCULARES PRIMÁRIOS

Os elementos vasculares primários diferenciam-se a partir de uma sub-região do tecido meristemático, mais concretamente a partir do procâmbio. A forma como ocorre esta diferenciação, ou seja, por outras palavras a ordem de maturação dos elementos xilémicos e floémicos tem sido largamente abordada (STEEVES & SUSSEX, 1989; CAMEFORT 1997, DICKISON 2000; MAUSETH, 2008)

No entanto, em síntese, o que mais importa reter, na análise da diferenciação de um cordão procambial, ou seja no estudo da ordem de formação dos elementos vasculares, é normalmente o seguinte:

## A) DIFERENCIAÇÃO RADIAL

• no caule a diferenciação do floema é **centrípeta**, à semelhança do que acontece na raiz. A diferenciação do xilema primário é **centrífuga**, ao contrário do que se passa na raiz.

## B) DIFERENCIAÇÃO LONGITUDINAL

• à semelhança do que acontece na raiz, os primeiros elementos de protofloema diferenciam-se mais próximo do meristema apical do que os primeiros elementos do protoxilema.

• o protofloema é de formação **basífuga**, no sentido em que os primeiros elementos crivosos aparecem na base dos futuros feixes vasculares progredindo depois a sua formação para o ápice daqueles.

• o protoxilema é de formação **nodífuga**, já que os primeiros elementos traqueais aparecem normalmente próximo dum futuro nó progredindo depois a sua formação simultaneamente tanto no sentido basal em direcção à base do feixe como para o ápice em direcção às folhas.

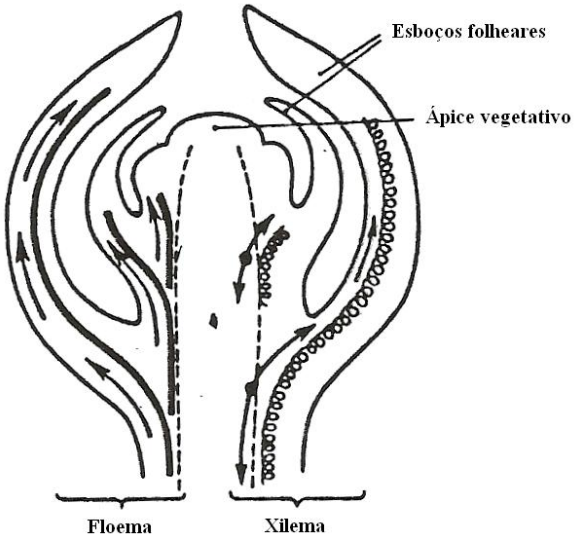



**FIGURA** 193 - Representação do sentido da diferenciação longitudinal do floema e xilema primários no caule. Para facilidade de representação apresenta-se o xilema apenas na metade direita do caule e o floema na metade esquerda. CAMEFORT, 1997.

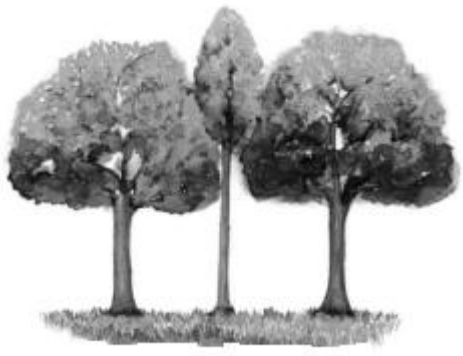


**FIGURA** 194 – Diagrama que pretende ilustrar o facto de que em formações vegetais muito densas o padrão de ramificação pode ser alterado, nomeadamente as árvores podem inibir a formação de muitas das ramificações laterais para rapidamente ganhar vantagens competitivas desenvolvendo-se em altura.

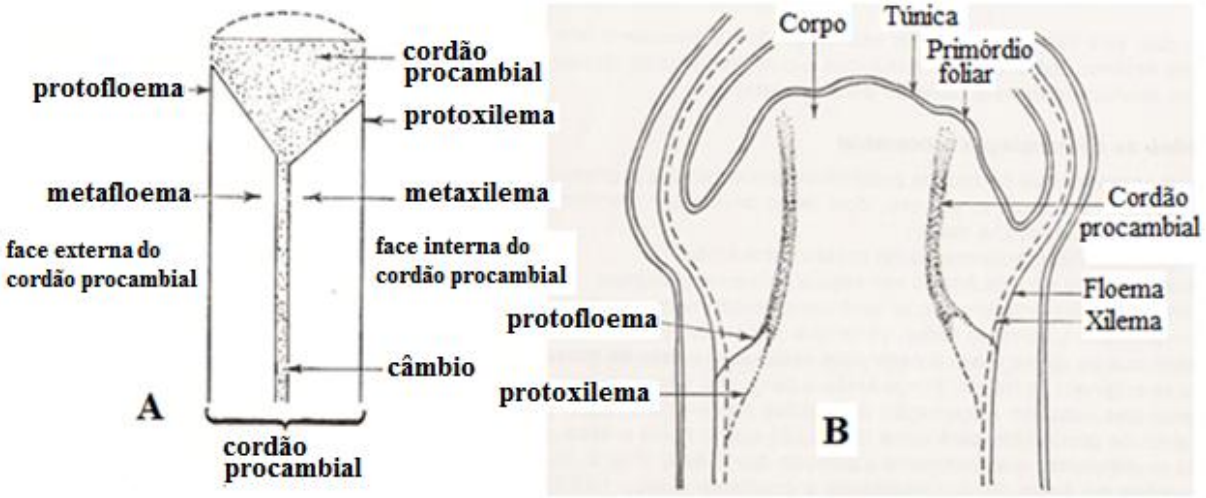



FIGURA 195 – A, corte longitudinal da parte superior de um cordão procambial ilustrando a origem e o desenvolvimento subsequente do floema e do xilema. No cordão procambial o protofloema fica acima (diferencia-se mais cedo) do protoxilema e a bordadura do cordão diferencia-se antes da região central. Nas eudicotiledóneas existe geralmente uma região indiferenciada do cordão procambial (procâmbio residual) que vai contribuir para a formação do anel cambial; B, corte longitudinal da região apical do caule de uma angiospérmica ilustrando o alongamento do cordão procambial em direcção aos primórdios foliares e a forma como os cordões se ligam aos traços foliares já existentes. GEMMEL (1977).

O protoxilema ocorre, em partes do corpo primário da planta que ainda não completaram o seu alongamento e diferenciação. Mais tarde quando as células do parênquima ao seu redor completam seu alongamento, as células do protoxilema sofrem estiramento podendo romper-se e/ou ficar completamente obliteradas pelas células do parênquima e perdendo assim a sua funcionalidade.

Os elementos do metaxilema, normalmente, só completam a maturação depois do alongamento dos eixos estar concluído.

O metaxilema é, frequentemente, mais complexo que o protoxilema e pode apresentar fibras, além dos elementos traqueais e das células parenquimatosas. Os elementos do metaxilema perdem a sua funcionalidade após a formação do xilema secundário nas espécies lenhosas. Já em plantas que não apresentam engrossamento secundário, como é o caso da generalidade das monocotiledóneas, o metaxilema permanece funcional nos órgãos que já atingiram a maturidade.

## 4.7.5. RAMIFICAÇÃO DO CAULE:
### ORIGEM DAS GEMAS (ESBOÇOS DAS RAMIFICAÇÕES)

As gemas, primórdios das ramificações do caule, originam-se tal como os primórdios foliares, a partir da camada periférica do meristema apical e localizam-se na axila das folhas, em posição estreitamente relacionada com a filotaxia.

O aspecto mais importante a reter é a natureza exógena tanto dos primórdios foliares como dos primórdios das ramificações, pois o certo é que o caule vai crescendo e desde logo formando os apêndices laterais (folhas) e os pontos para a sua ramificação (gemas). Isto muito ao contrário da raiz que primeiro cresce e só mais tarde se ramifica, tendo as ramificações origem endógena, nos tecidos internos.

Nalgumas espécies, conforme refere CUTTER (1987), a formação das gemas só se inicia bastante mais tarde quando já está em curso a diferenciação das folhas. Nestes casos, as gemas tanto se podem originar a partir de células de parênquima que se desdiferenciam como a partir de células de **meristema residual**.

As gemas adventícias não têm qualquer conexão com o meristema apical e podem originar-se da desdiferenciação de tecidos maduros ou a partir do câmbio vascular, em raízes, caules e até folhas (e.g. estacas foliares de *Begonia* spp.) normalmente sujeitos a cortes ou lesões ou excisados. Podem ter uma origem quer exógena, ou seja nos tecidos superficiais, nomeadamente na epiderme, quer endógena, a partir de tecidos mais profundos.

Ás primeiras divisões do grupo de células que origina a gema logo se seguem normalmente outras até o meristema apical da gema se apresentar organizado. Os rastros foliares tornam-se discerníveis bastante cedo em muito casos (MAUSETH, 2008).

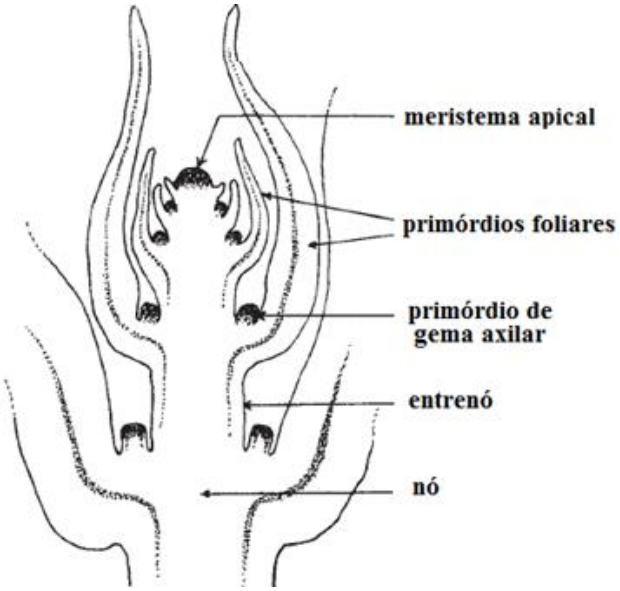



**FIGURA** 196 – Corte da parte terminal de um caule. Esta estrutura é bem mais complexa que a da raiz, pois o caule tem que produzir, a intervalos regulares, os primórdios exógenos dos apêndices laterais (folhas) e das suas próprias ramificações. As gemas axilares, são caules em miniatura com um meristema apical e várias folhas jovens. Podem ser vegetativas, quando se desenvolvem em ramos caulinares; florais, quando se desenvolvem numa flor ou num grupo de flores; e mistas quando originam órgãos vegetativos e também flores. As gemas florais diferem das gemas vegetativas em tamanho, padrão e áreas de actividade mitótica. Nalgumas espécies, as gemas axilares originam espinhos ou gavinhas (crescimento determinado). Em todos os casos as gemas têm sempre origem exógena.

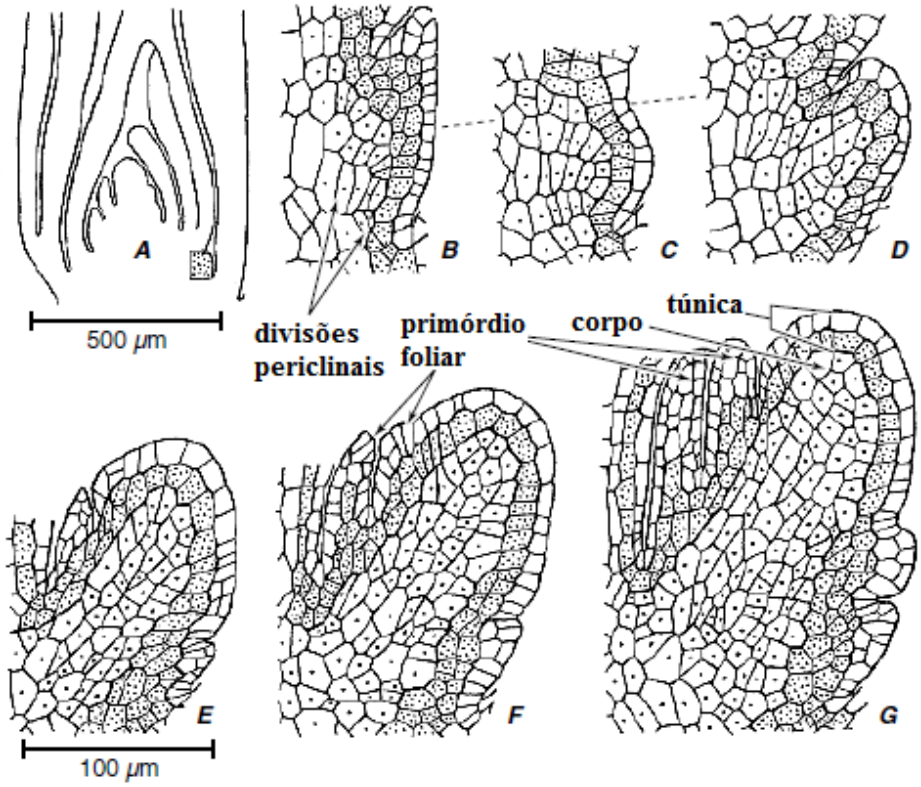



**FIGURA** 197 – Desenvolvimento de uma gema lateral em *Agropyron repens*; cortes transversais. A, aspecto geral do ápice terminal com vários primórdios foliares e um primórdio de ramificação (gema), representado a tracejado e com origem em iniciais derivadas da túnica e do corpo; B-G, a gema tem origem em divisões periclinais de iniciais derivadas do corpo (B, C). Ocorrem divisões anticlinais das iniciais derivadas da túnica. A gema emerge acima dos tecidos do caule (D). As iniciais derivadas da região central do corpo dividem-se provocando o alongamento da gema (E, F). A gema organiza-se internamente em túnica e corpo (G). As derivadas da camada interna túnica estão representadas a tracejado e as do corpo com um único ponto. STRASBURGER *et al.* (1994).

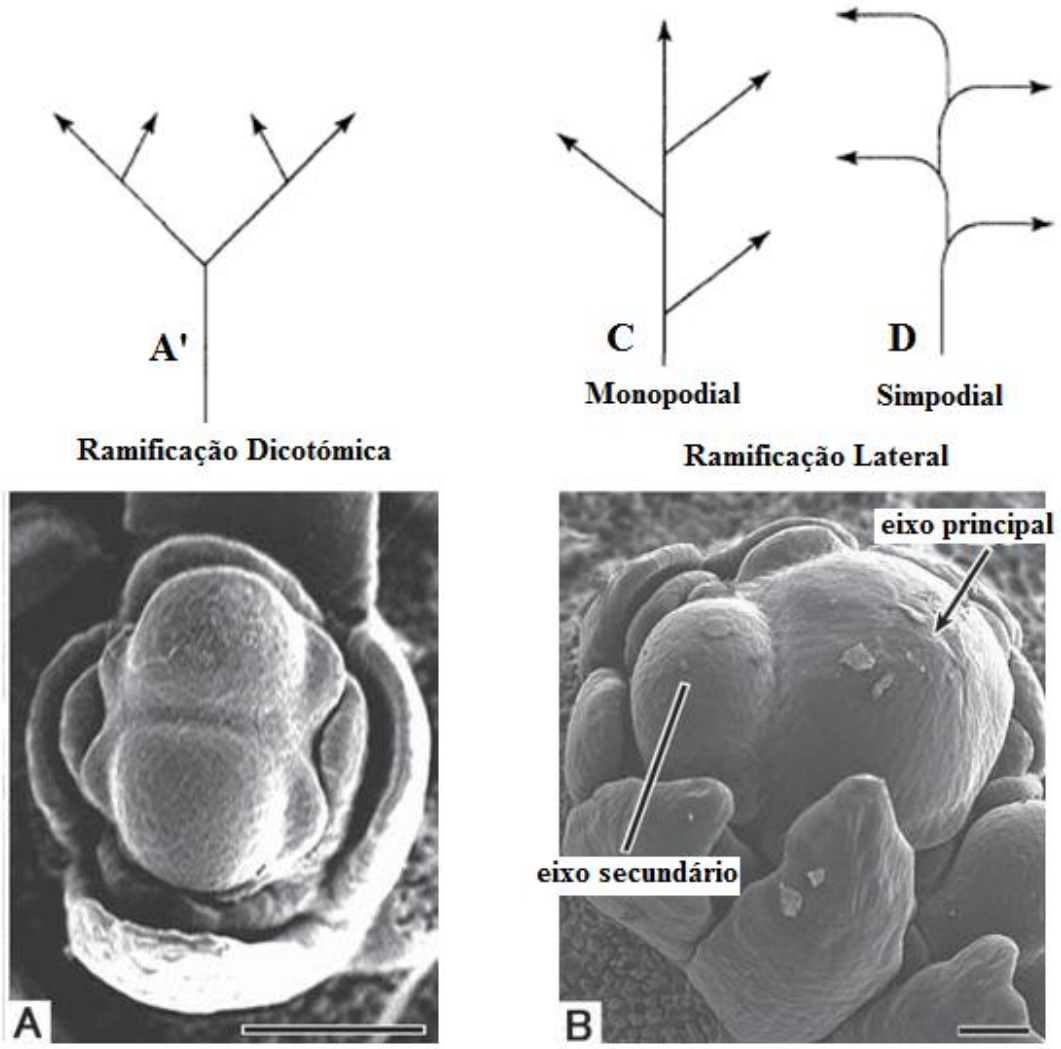



**FIGURA** 198 – Principais tipos de ramificação nos espermatófitos: A-A') ramificação dicotómica; microfotografia do meristema apical e diagrama ilustrativo; B) ramificação lateral, microfotografia do meristema apical; C-D, diagramas da ramificação monopodial (C) e simpodial (D). Adap. RANKER & HAUFLER (2008).

As gemas têm disposição muito variada (alterna, oposta, verticilada) e podem evoluir no próprio ano em que se formam (de formação pronta), no ano seguinte (hibernantes) ou ao fim de vários anos (dormentes). A sua natureza pode também ser bastante diversa (gemas folheares, florais e mistas).

Segundo FONT QUER (1979), devem distinguir-se dois grandes tipos de ramificação:

- **dicotómica**, em que o ápice se divide periodicamente em dois. Apesar de frequente entre os vegetais inferiores, a dicotomia verdadeira é muito rara entre as angiospérmicas;
- **lateral**, com dois subtipos, a ramificação **monopodial**, mais frequente entre as gimnospérmicas e a ramificação **simpodial**, mais frequente entre as eudicotiledóneas lenhosas.

A maioria das monocotiledóneas apresenta um caule não ramificado. Menos frequentemente algumas espécies, incluindo certas palmeiras, o que é muito raro, apresentam um caule ramificado.

Os estudos experimentais para se tentar compreender como são controlados os vários padrões de ramificação que conduzem à enorme diversidade de formas nos espermatófitos, são ainda muito incipientes. É conhecida, em geral, a maior dominância apical das gemas no caso das árvores. Inversamente, é maior a dominância basal das gemas no caso dos arbustos. No entanto, entre as árvores a dominância apical pode ser maior ou menor. À medida que aumenta a distância entre o ápice caulinar e as gemas laterais, a influência inibidora da gema terminal diminui e as gemas laterais prosseguem mais facilmente o seu desenvolvimento.

Embora os resultados de alguma experimentação pareçam apontar no sentido de que a acção da gravidade e a luz são factores importantes e de que é o equilíbrio hormonal que condiciona a evolução ou a latência das gemas o facto é que pouco se sabe de concreto acerca do modo como é controlada a ramificação do caule, ou seja, por outras palavras, como é concretizada toda a informação genética respeitante ao "padrão arquitectural" das espécies (STEEVES & SUSSEX, 1989).

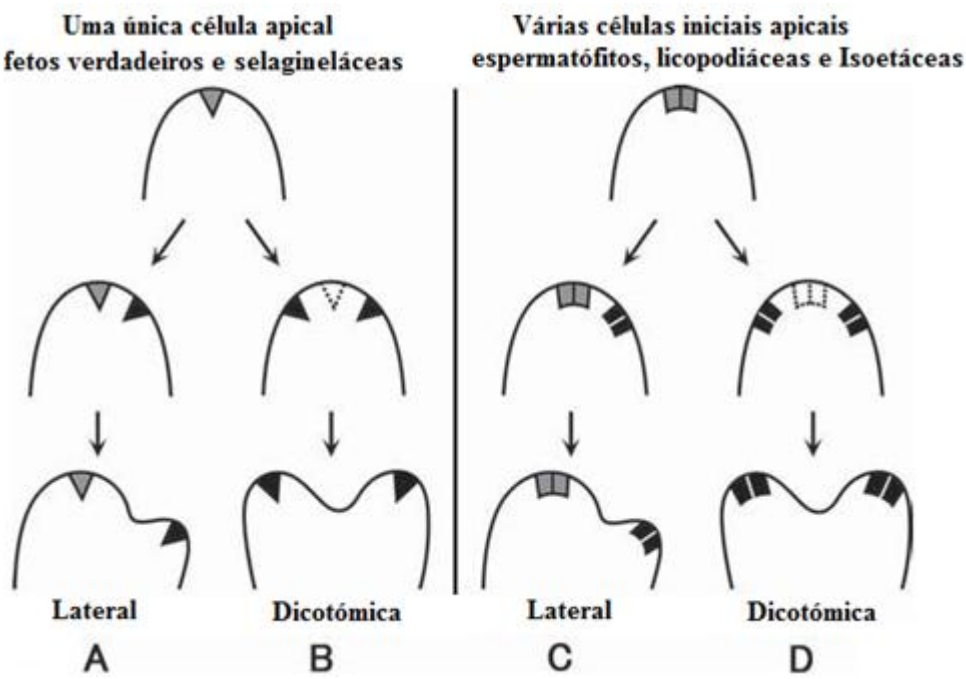



**FIGURA** 199 – Representação simplificada dos dois principais tipos de ramificação nas plantas vasculares em conjugação com o tipo de meristema apical. RANKER & HAUFLER (2008)

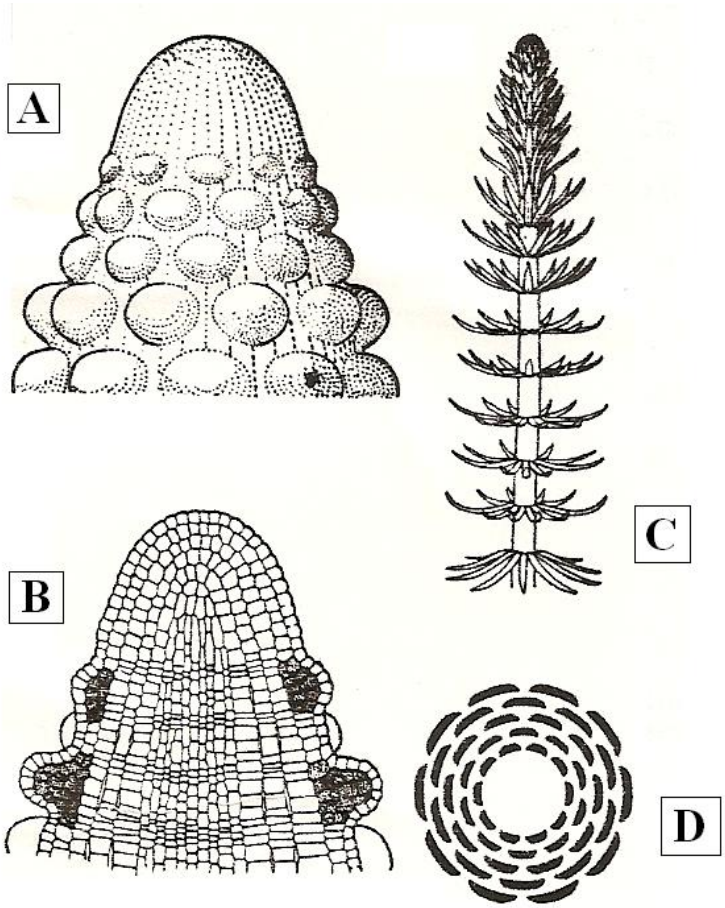



**FIGURA** 200 - *Hippuris vulgaris*; A, aspecto exterior do ápice caulinar; B, corte longitudinal, em que é notória a origem exógena dos primórdios das ramificações; C, aspecto geral da planta; D, vista frontal do meristema apical. Adap. STRASBURGER (1994).

# 5. ESTRUTURA SECUNDÁRIA DO CAULE

Muitas plantas vasculares, como sejam a generalidade dos pteridófitos actuais e das monocotiledóneas e mesmo algumas eudicotiledóneas (*e.g.*, muitas espécies de Nymphaeaceae e Ranunculaceae), completam o seu ciclo de vida no corpo primário, ou seja, apenas com tecidos primários.

No entanto, na generalidade das eudicotiledóneas e gimnospérmicas verifica-se um aumento de diâmetro do caule nos locais onde já terminou o alongamento, ou seja, nos raminhos mais velhos e no tronco. Este engrossamento do caule, tem origem em **meristemas laterais secundários** e fica a dever-se, em geral, quase exclusivamente, ao aumento de diâmetro do cilindro de lenho, já que a produção de floema secundário e de periderme pouco contribuem para tal.

Algumas monocotiledóneas (e.g., *Dracaena* spp., *Yucca* spp.) apresentam engrossamento secundário embora este seja de um tipo particular. Entre os pteridófitos apenas dois géneros actuais, *Isoetes* e *Botrychium* podem apresentar engrossamento secundário.

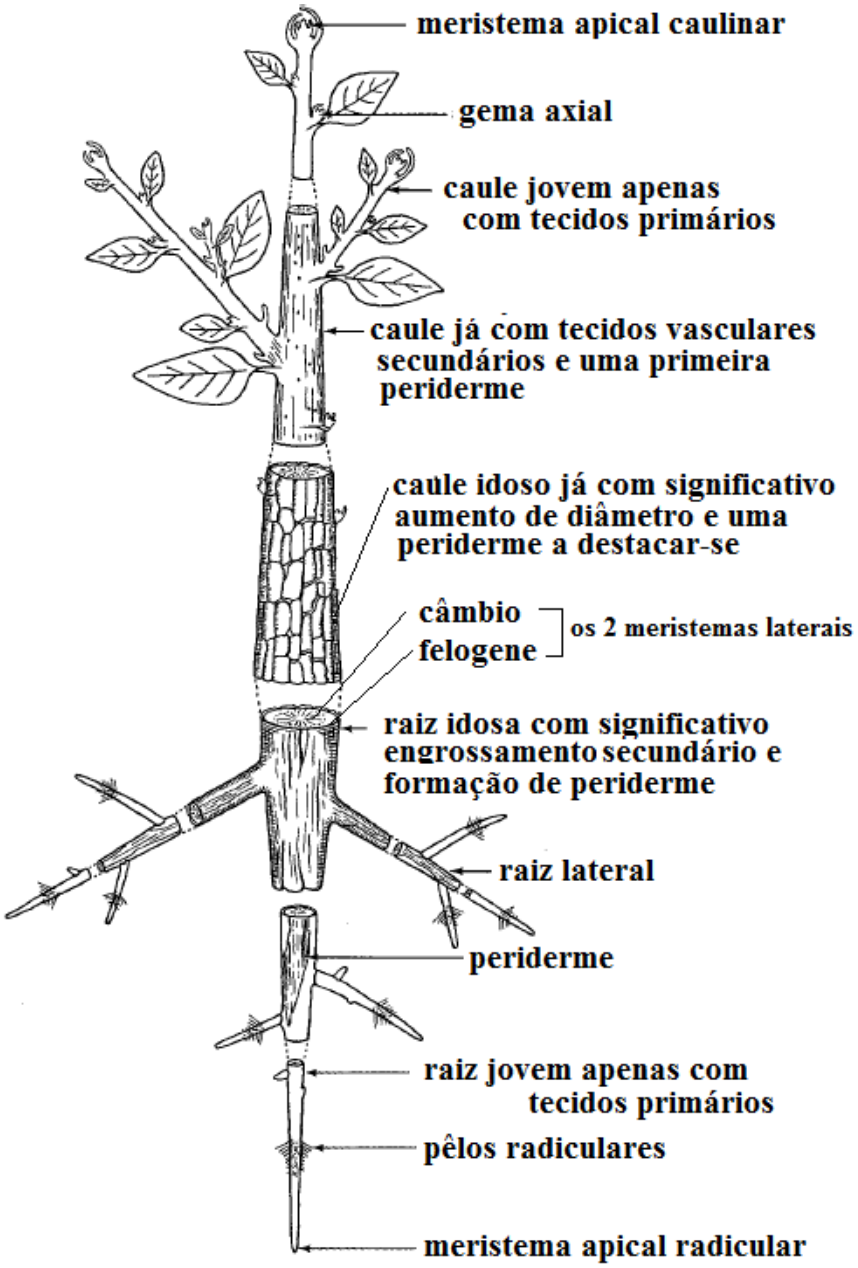



**FIGURA** 201 – Diagrama de uma eudicotiledónea lenhosa com tecidos primários (originados nos meristemas apicais) que no seu conjunto formam o corpo primário da planta, e estão localizados mais para as extremidades do caule e da raiz e também tecidos secundários, que no seu conjunto formam o corpo secundário e se devem ao funcionamento dos meristemas laterais responsáveis pelo aumento de diâmetro dos eixos - e formação de novos tecidos de protecção. MAUSETH (2008).

# 5.1. ONTOGENIA DOS TECIDOS SECUNDÁRIOS

Os tecidos secundários têm origem em dois **meristemas laterais**:

• o **câmbio, câmbio vascular** ou **câmbio crivo-lenhoso**, localizado inicialmente entre o xilema e floema primários e responsável pela produção de xilema e floema secundários, e;
• a **felogene, câmbio subero-felodérmico, câmbio suberoso** ou **câmbio da casca**, originado normalmente no córtex e tendo como função produzir um conjunto de tecidos, a periderme, que substituem a epiderme na função de protecção.

## 5.1.1. O CÂMBIO

As células cambiais à semelhança das restantes células meristemáticas apresentam uma parede primária delgada, um citoplasma denso, um núcleo evidente e ausência de plastos. No entanto, contrariamente às células dos meristemas apicais elas apresentam-se muito vacuolizadas.

O anel cambial compreende duas porções distintas, na sua origem e muitas vezes no seu funcionamento:

- o **câmbio intrafascicular** ou **câmbio fascicular**; porção do câmbio localizada no feixe colateral aberto entre o xilema e floema primários, e que tem origem no procâmbio residual. No caso dos feixes bicolaterais, existe apenas câmbio intrafascicular entre o xilema e o floema externo.

Em rigor esta porção do câmbio é primária no sentido em que não houve interrupção da continuidade meristemática. O câmbio intrafascicular produz sempre e desde logo xilema e floema secundários.

- o **câmbio interfascicular**; porção de câmbio localizada entre cada dois feixes. Tendo resultado da desdiferenciação (ou seja, retorno à condição meristemática) de células do parênquima interfascicular estas porções do câmbio, são, em rigor, secundárias na sua origem.

Em corte transversal os caules em início de engrossamento secundário exibem normalmente uma **zona cambial** que inclui uma fiada de **células iniciais**, responsáveis pela auto-perpetuação do anel cambial propriamente dito e as **células derivadas** ou **células-filhas**, recém-formadas ainda não diferenciadas. A divisão tangencial de cada inicial cambial origina assim duas células, uma das quais se diferenciará em xilema ou floema secundário enquanto a outra conservará as suas propriedades meristemáticas, constituindo um óptimo exemplo do conceito de resíduo meristemático permanente e aponta indubitavelmente para o facto da divisão cambial ser potencialmente ilimitada.

Por outras palavras, da divisão das iniciais cambiais resultam, células derivadas tanto para o interior como para o exterior do câmbio:

- as células derivadas produzidas para o interior, designam-se **células-mãe do xilema** e originam os vários elementos do xilema secundário;
- as células derivadas produzidas em direcção à periferia do caule, designam-se **células-mãe do floema** e originam os vários elementos do floema secundário;

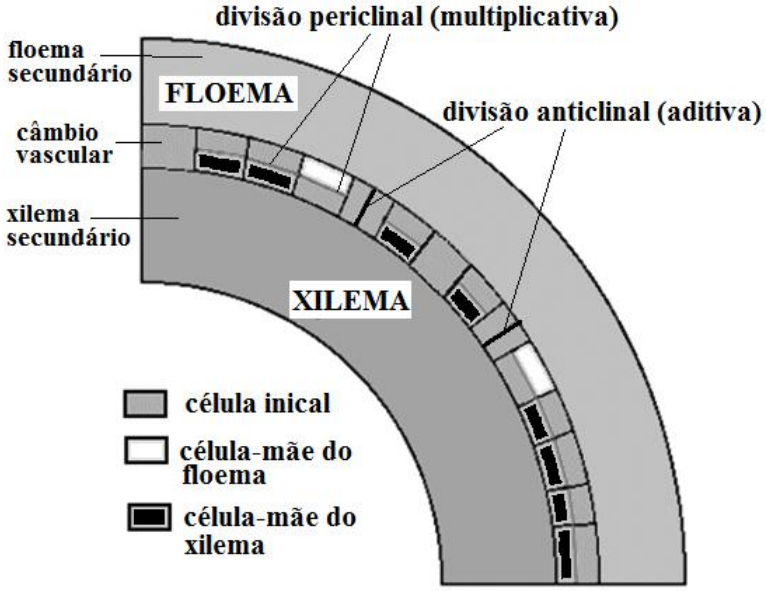



**FIGURA** 202 – Esquema que pretende ajudar a compreender o funcionamento do câmbio vascular.

Num sentido bastante restritivo, a designação de câmbio vascular é reservada para nos referirmos apenas às iniciais cambiais, das quais existe apenas uma por fileira radial. Dado que, é muitas vezes difícil, ou impossível, distinguir as iniciais das suas derivadas imediatas, que podem permanecer meristemáticas por um período considerável de tempo, mesmo quando o câmbio se apresenta dormente ou inactivo, alguns autores utilizam a designação câmbio vascular, num sentido mais amplo, referindo-se tanto às iniciais quanto às suas derivadas imediata das quais não conseguem distinguir-se. Outros, preferem denominar esta região, ou seja, o **conjunto das iniciais e derivadas**, como **zona cambial**

Quando o câmbio está activo a zona cambial compreende várias assentadas de células, enquanto no período de repouso ela apresenta normalmente um número muito reduzido ou mesmo uma única camada de células.

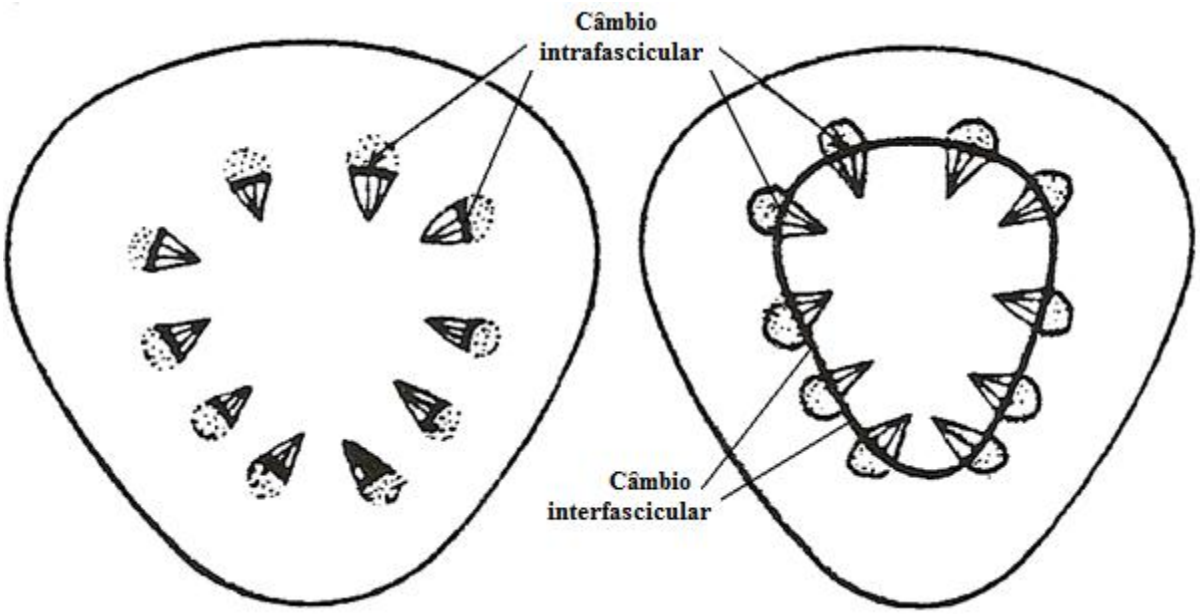



**FIGURA** 203 - Localização das porções intrafasciculares e interfasciculares do câmbio. CAMEFORT (1997).

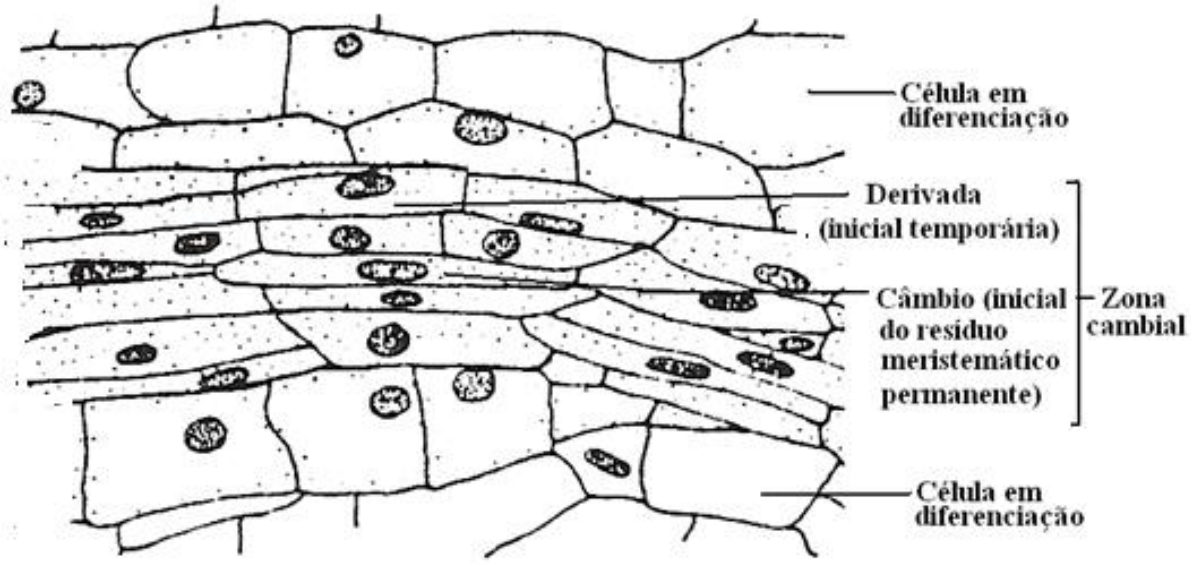



**FIGURA** 204 - Aspecto da região do câmbio interfascicular recém-formado em fase de intensa divisão celular. Observa-se toda a zona cambial que inclui uma fiada de células cambiais (câmbio propriamente dito) e as células-filhas recém-formadas ainda não diferenciadas. As células adjacentes, mais velhas, começam a diferenciar-se num parênquima de reserva. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

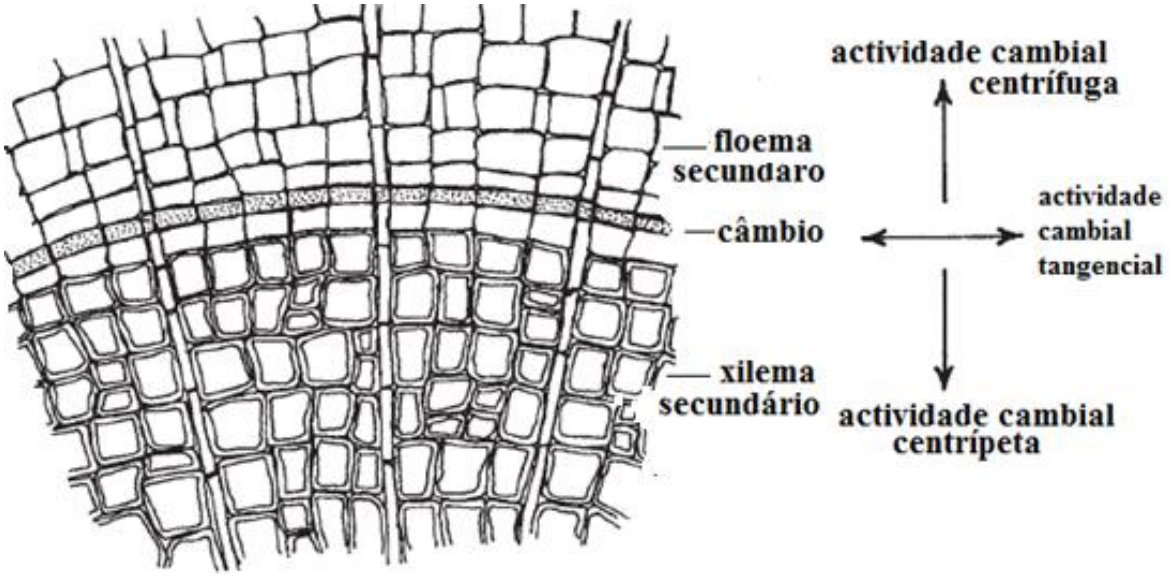



**FIGURA** 205 – Esquema que pretende ilustrar o funcionamento do câmbio. As iniciais cambiais quando se dividem periclinalmente produzem xilema e floema secundários. Com a divisão de uma inicial, uma célula-filha (a **inicial**) continua meristemática e a outra (a **derivada da inicial**) pode formar uma ou mais células do tecido vascular. As células produzidas em direcção à superfície interna do câmbio vascular formam os elementos do xilema. Assim, o xilema secundário embora seja de formação centrífuga resulta da actividade cambial centrípeta. As células produzidas em direcção à superfície externa formam os elementos do floema. Assim. o floema secundário embora seja de formação centrípeta resulta da actividade cambial centrífuga. As iniciais radiais dividem-se para originar os raios vasculares, que formam um ângulo de 90 graus com as derivadas das iniciais fusiformes. Com a produção de xilema secundário adicional, o câmbio vascular e o floema secundário são deslocados para fora. Paralelamente ocorre actividade cambial tangencial que visa promover o aumento de diâmetro do anel cambial à medida que este vai aumentando o seu perímetro.

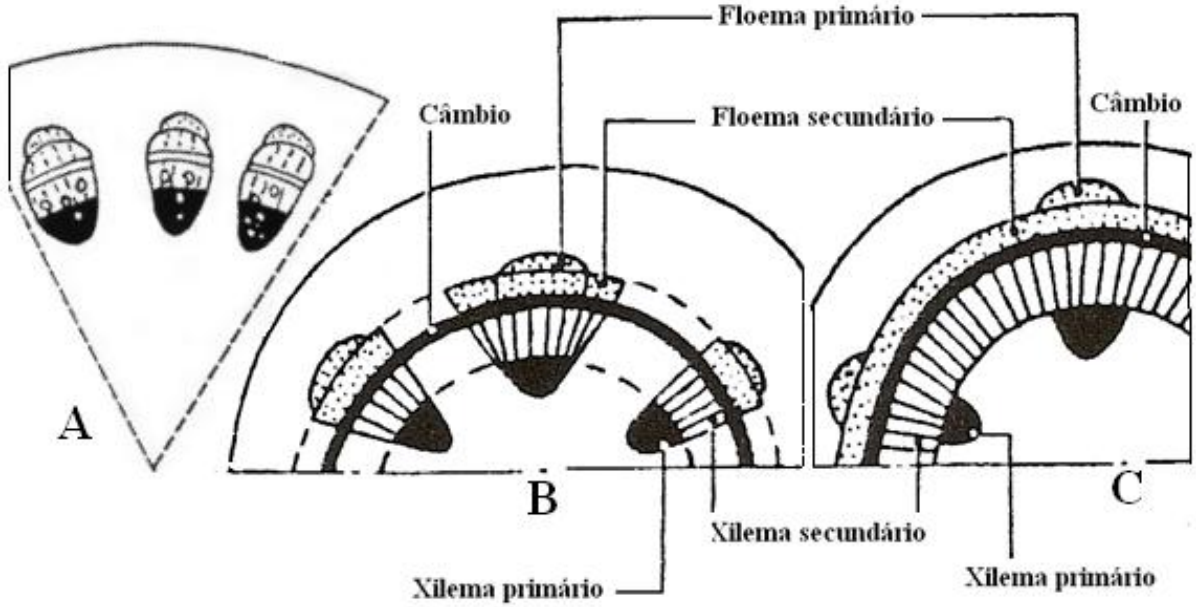



**FIGURA** 206 - Três tipos distintos de câmbios: A, câmbio descontínuo e tecidos secundários presentes apenas nos feixes vasculares; B-C, câmbio contínuo; B, câmbio interfascicular produz parênquima; C, todo o câmbio produz tecidos condutores secundários que tomam assim a forma de um anel contínuo. Adap. CAMEFORT (1997).

Dado que as porções intrafasciculares do câmbio têm origem no procâmbio residual não havendo quebra de continuidade meristemática, o câmbio no seu conjunto não pode, em rigor, ser considerado inteiramente secundário, isto se atendermos à origem das suas células. No entanto, porque os tecidos por ele originados são

tecidos secundários (xilema e floema secundários) e porque uma parte do câmbio resulta de facto da desdiferenciação de células do parênquima, e é secundária, o câmbio vascular é considerado "grosso modo" como um meristema secundário.

Ao contrário do procâmbio, o câmbio apresenta dois tipos de células; as **iniciais dos raios**, que originam os elementos do parênquima lenhoso radial, e as **iniciais fusiformes**, de cuja diferenciação resultam os elementos vasculares secundários, o parênquima lenhoso longitudinal e as fibras. A característica dominante em ambos os tipos de iniciais é a sua intensa divisão num plano tangencial para originar os tecidos condutores secundários. No entanto, dado que com o decorrer da sua actividade o câmbio formará um perímetro cada vez maior, parecendo deslocar-se para a periferia do caule, crê-se que a par da extensão tangencial das células cambiais ocorram também algumas divisões no sentido radial. Como refere GEMMELL (1977), a explicação da forma como se processa o crescimento e a actividade cambial num sistema tridimensional bastante complexo está longe de estar complemente explicada sobretudo em termos da necessidade de reajustamento dos tecidos para garantir a continuidade vertical do sistema vascular e a continuidade radial dos raios.

As iniciais fusiformes podem atingir dimensões extraordinárias, por exemplo, mais de 8 mm em *Sequoia sempervirens*, pelo que a sua divisão, em particular o processo de formação da lamela média, envolve aspectos muito particulares (STERN *et al.*, 2010).

A forma como se dispõem as iniciais dos raios e as iniciais fusiformes leva à distinção entre **câmbio estratificad**o, em que as células iniciais fusiformes se apresentam dispostas em fiadas bastante regulares *(e.g., Tamarix, Robinia)* e **câmbio não estratificado** no qual as iniciais fusiformes e dos raios não se dispõem em fiadas horizontais nas superficiais tangenciais *(e.g., Fraxinus).*

O tipo de câmbio, estratificado ou não, vai condicionar a formação de xilema secundário estratificado ou não estratificado.

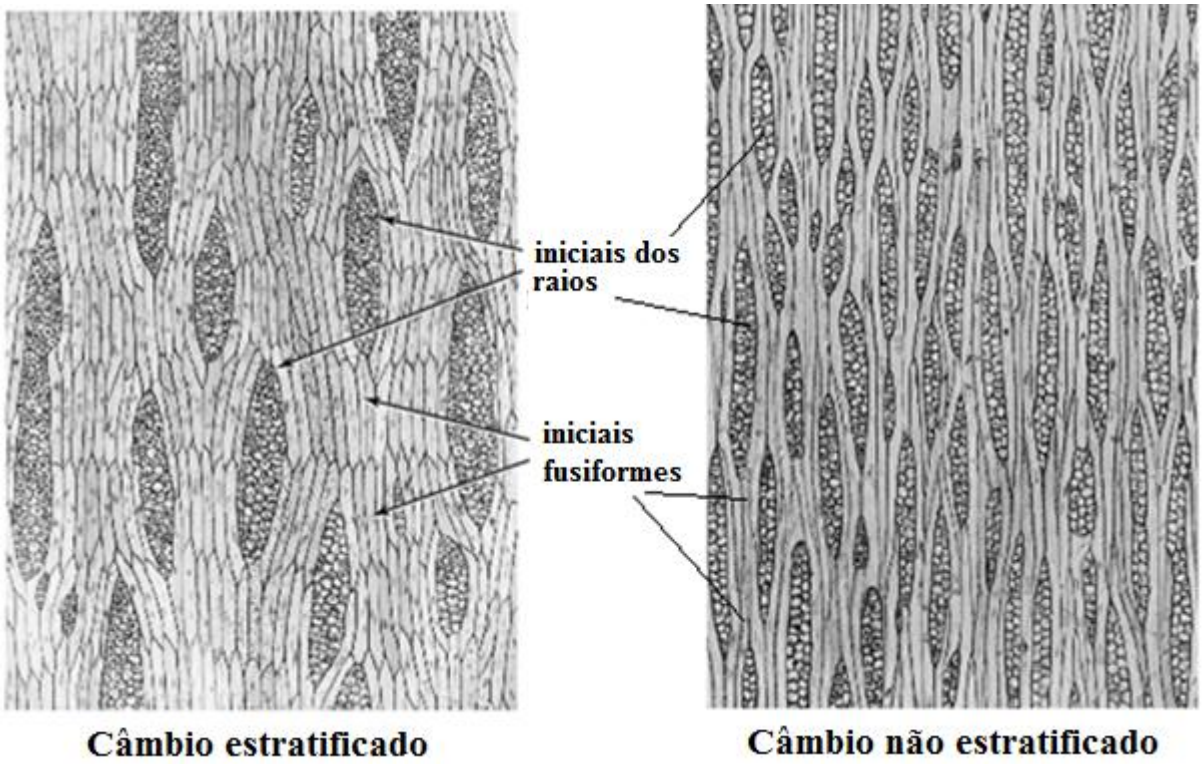



**FIGURA** 207 - Tipos de câmbios vasculares: câmbio estratificado de *Robinia* sp.; câmbio não estratificado de *Malus domestica*. CUTTER (1987).

Nalgumas espécies, os câmbios fascicular e interfascicular, têm padrões de funcionamento semelhantes, noutros casos tal não acontece. De uma forma simplificada, pode dizer-se que no caule, a actividade do câmbio apresenta três variantes principais APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006):

1) **câmbios intrafascicular e interfascicular com actividade semelhante** contribuindo em igual proporção, com células axiais e radiais do xilema e do floema secundários para o crescimento em diâmetro do caule, formando um cilindro vascular contínuo (*e.g.*, Euphorbiaceae).
2) **câmbios fascicular e interfascicular com padrões de funcionamento diferentes**;

2.1. Enquanto o primeiro produz xilema secundário composto por fibras e elementos de vasos, o interfascicular origina, xilema secundário constituído essencialmente por fibras. *(e.g.,* Asteraceae).

2.2. O câmbio fascicular forma todos os elementos do sistema axial da planta, ou seja, no xilema secundário produz elementos dos vasos, fibras e células do parênquima axial; no floema secundário forma elementos dos tubos crivosos, células companheiras, fibras e células do parênquima axial. O câmbio interfascicular produz apenas elementos do sistema radial, ou seja, os raios de parênquima do xilema e do floema secundários. (*e.g.*, Cactaceae, Aristolochiaceae).

A generalidade das plantas perenes e vivazes apresenta a formação de um único câmbio que funciona normalmente durante toda a vida. Independentemente desta longevidade, é comum nas regiões temperadas em que se verifica alternância cíclica de condições climatéricas favoráveis e desfavoráveis ao crescimento, o câmbio apresentar períodos sazonais de actividade e repouso.

Embora ao nível do floema, não seja geralmente detectável, qualquer heterogeneidade como resposta a esta alternância de comportamento do câmbio já a nível do xilema ela conduz, geralmente, ao aparecimento dos chamados anéis de crescimento, em que é possível distinguir morfologicamente, zonas de crescimento primaveril e outras de crescimento outonal.

Tem sido observado em muitas espécies que a retoma primaveril da actividade cambial começa nos ramos e avança depois em direcção ao tronco o que foi relacionado por WAREING (1990) com a formação e a distribuição das auxinas na primavera. Estas hormonas formam-se nas gemas em crescimento mas conforme refere aquele mesmo autor, no caso de certas espécies parece subsistir durante o inverno uma reserva de auxinas a nível do câmbio. Segundo ESAU (2002), pelo menos em *Robinia pseudoacacia,* foi possível demonstrar que o câmbio permanece dormente em condições de dia curto pelo que o controlo da actividade cambial parece estar ligado ao fotoperíodo.

No conjunto, os mecanismos de controlo hormonal da periodicidade da actividade cambial está longe de estar explicado até porque conforme refere GEMMELL (1977) outros compostos como o ácido giberélico e algumas citocininas parecem estimular igualmente a actividade do câmbio.

Nas espécies anuais METCALFE (1989) refere que a floração tem como consequência um apreciável afrouxamento da actividade cambial e nas fases mais adiantadas, como seja na frutificação, a actividade cessa por completo já que as iniciais cambiais se diferenciam em elementos vasculares. É bem provável que nas espécies bienais e monocárpicas plurianuais aconteça o mesmo.

Como se verá mais adiante, no capítulo respeitantes aos "Crescimentos Secundários Anómalos", o funcionamento do câmbio admite também diversas variantes. Assim, por exemplo:

• em certas asclepiadáceas, acantáceas e loganiáceas, entre outras, o câmbio vascular apresenta padrões de funcionamento muito diferentes do habitual, como seja, por exemplo, produzir algum floema para a parte interna do caule.

• em certas monocotiledóneas (e.g., *Dracaena, Cordyline, Yucca, Aloe*), o câmbio produz não xilema e floema secundários, mas parênquima secundário, de início apenas para o interior, no seio do qual se diferenciam feixes condutores.

• nalgumas espécies o câmbio é substituído ao fim de algum tempo por outro(s). É o caso, por exemplo, de certas amarantáceas, quenopodiáceas, menispermáceas e nictagináceas, que apresentam **câmbios supranumerários**.

## 5.1.2. **A FELOGENE**

Trata-se de um meristema lateral que aparece mais tarde que o câmbio, por vezes vários anos depois. Na maior parte dos vegetais herbáceos com um crescimento secundário incipiente, a felogene nem chega mesmo a formar-se, pelo que o engrossamento secundário se traduz apenas num acréscimo pouco significativo de tecidos condutores secundários. Em *Viscum*, conforme refere FAHN (1990), a formação de tecidos vasculares secundários apesar de significativa nunca induz à formação de uma periderme, sendo as células da epiderme, persistentes, que dividindo-se no sentido de acompanhar o aumento de diâmetro e tornando-se espessadas continuam a desempenhar a função de protecção. O mesmo acontece em alguns xerófitos perenes, com folhas rudimentares em que o clorênquima da periferia do caule é essencial para a assegurar a função fotossintética, caso da maioria das espécies australianas de *Oxylobium*.

Ao contrário do câmbio, a felogene, origina-se consoante os casos a profundidade variável nos caules. Forma-se, no entanto, sempre externamente ao câmbio. Com maior frequência a primeira felogene forma-se subepidermicamente a partir do colênquima. Ela pode também originar-se mais profundamente, no córtex ou mesmo no parênquima do floema primário (como acontece em *Vitis* e em *Ribes*) ou inversamente ter origem

muito superficial a partir da epiderme, como acontece, por exemplo, em *Solanum dulcamara* e *Nerium oleander*. Em qualquer dos casos, a felogene é sempre um meristema secundário na sua origem, pois resulta da desdiferenciação de células de tecidos definitivos, no caso mais geral a partir do colênquima ou do parênquima cortical (MAUSETH, 2008).

De início a felogene tem normalmente origem simultaneamente em vários pontos distintos — que frequentemente correspondem às futuras lenticelas — e só depois estes vêm a confluir na forma de um anel contínuo. Menos frequentemente, a felogene aparece desde logo na forma de um anel contínuo.

Histologicamente a **felogene é mais simples que o câmbio** pois é constituída por **células de um único tipo**, com características em geral semelhantes às dos meristemas apicais, mas apresentando por vezes vacúolos razoavelmente desenvolvidos, além de cloroplastos e taninos.

Na sua maioria as células da felogene empreendem divisões periclinais. As células produzidas para o exterior diferenciam-se num tecido, em geral, de células mortas quando maduras, o **súber, felema** ou **tecido suberoso** e para o interior num parênquima de reserva, a **feloderme** ou **córtex secundário**.

Durante a diferenciação das células do súber, a superfície da parede interna é recoberta por lamelas de suberina, que consistem em camadas alternadas de suberina e ceras, tornando o tecido altamente impermeável à água e aos gases. As paredes das células do súber podem também tornar-se lenhificadas. As células da feloderme assemelham-se às células do parênquima cortical. Apenas podem ser distinguidas daquelas pela sua posição mais interna nas fiadas radiais das células peridérmicas.

Como a primeira periderme do caule tem origem, geralmente, na fiada mais externa das células corticais, o córtex do caule não é eliminado durante o primeiro ano, como acontece nas raízes lenhosas.

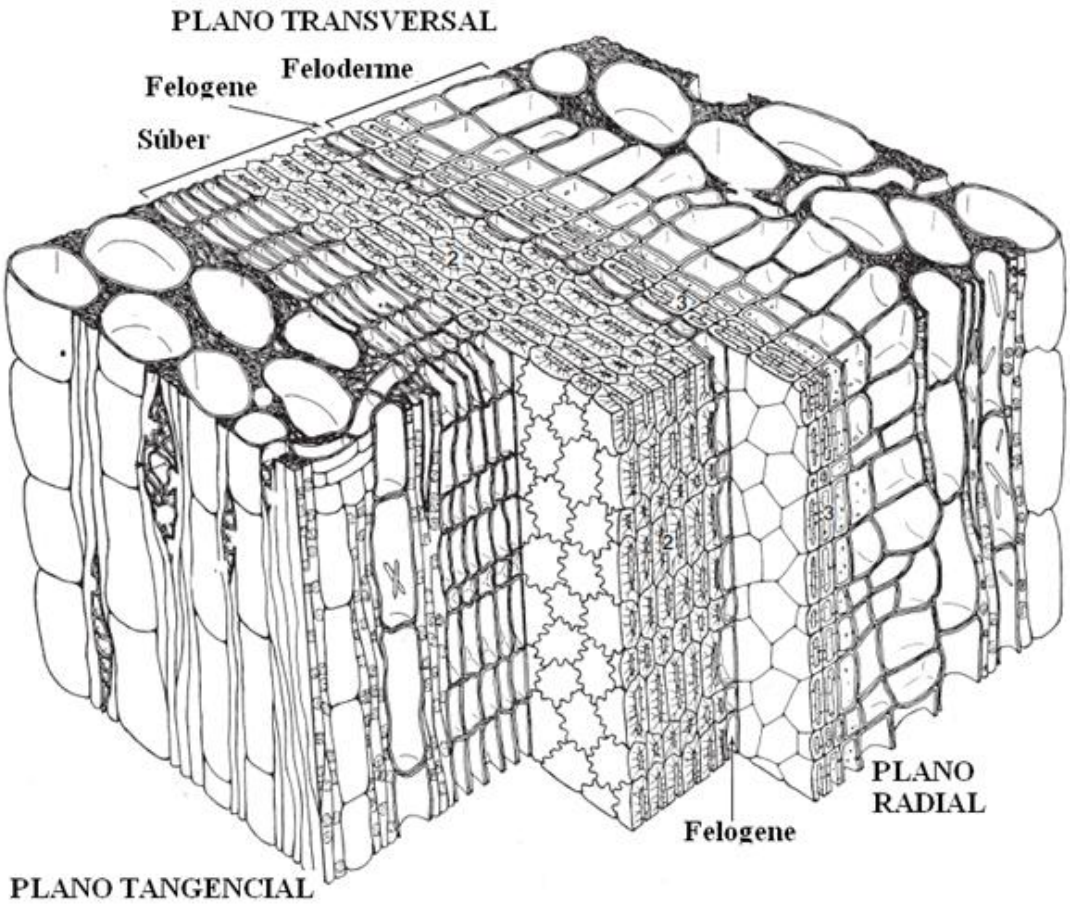



**FIGURA** 208 - Diagrama tridimensional de um cubo dos tecidos externos, ou seja, essencialmente a casca, observando-se a periderme que tem origem na felogene e que compreende para o interior a feloderme, ou córtex secundário e para o exterior, o súber ou felema. Notar que a felogene ao contrário do câmbio que tem dois tipos de iniciais (fusiformes e dos raios) é um meristema homogéneo, constituído por células todas muito semelhantes. A felogene apresenta geralmente uma pequena longevidade. Na maioria das raízes e caules lenhosos, a felogene mantém-se activa durante um único ano embora possa, em certos casos, ser reactivada mais tarde. Assim sendo, peridermes adicionais vão sendo formadas conforme o eixo da planta vai aumentando de diâmetro. Após a formação da primeira periderme, peridermes subsequentes originam-se em porções mais internas da casca, a partir do córtex ou das células do parênquima floémico. Estas células do parênquima tornam-se meristemáticas e vão originar uma nova felogene mais interna. Na macieira (*Malus sylvestris)* e na pereira *(Pyrus communis*), a primeira felogene pode manter-se activa por mais de 20 anos. EVERT & EICHORN (2006).

À semelhança do câmbio, a felogene pode apresentar actividade sazonal, ou seja, períodos alternados de actividade e repouso, coincidentes ou não com os períodos de actividade cambial. São diversos os factores que parecem afectar a actividade da felogene nomeadamente o fotoperíodo e a temperatura, mas a sua acção não é clara (FAHN, 1990).

Enquanto o câmbio é normalmente um só durante toda a vida da planta, em relação à felogene o caso mais frequente é esta apresentar uma muito menor longevidade. Assim, mais cedo ou mais tarde, a primeira felogene morre sendo substituída na sua função por outra formada mais internamente, e assim sucessivamente, constituindo-se várias peridermes. Dado que vão sendo formadas camadas de súber cada vez mais internamente — atingindo o córtex primário e nalguns casos o líber — estas vão isolando os tecidos vivos externos, que morrem e se destacam do caule de forma bastante diversa, constituindo os vários tipos de ritidoma.

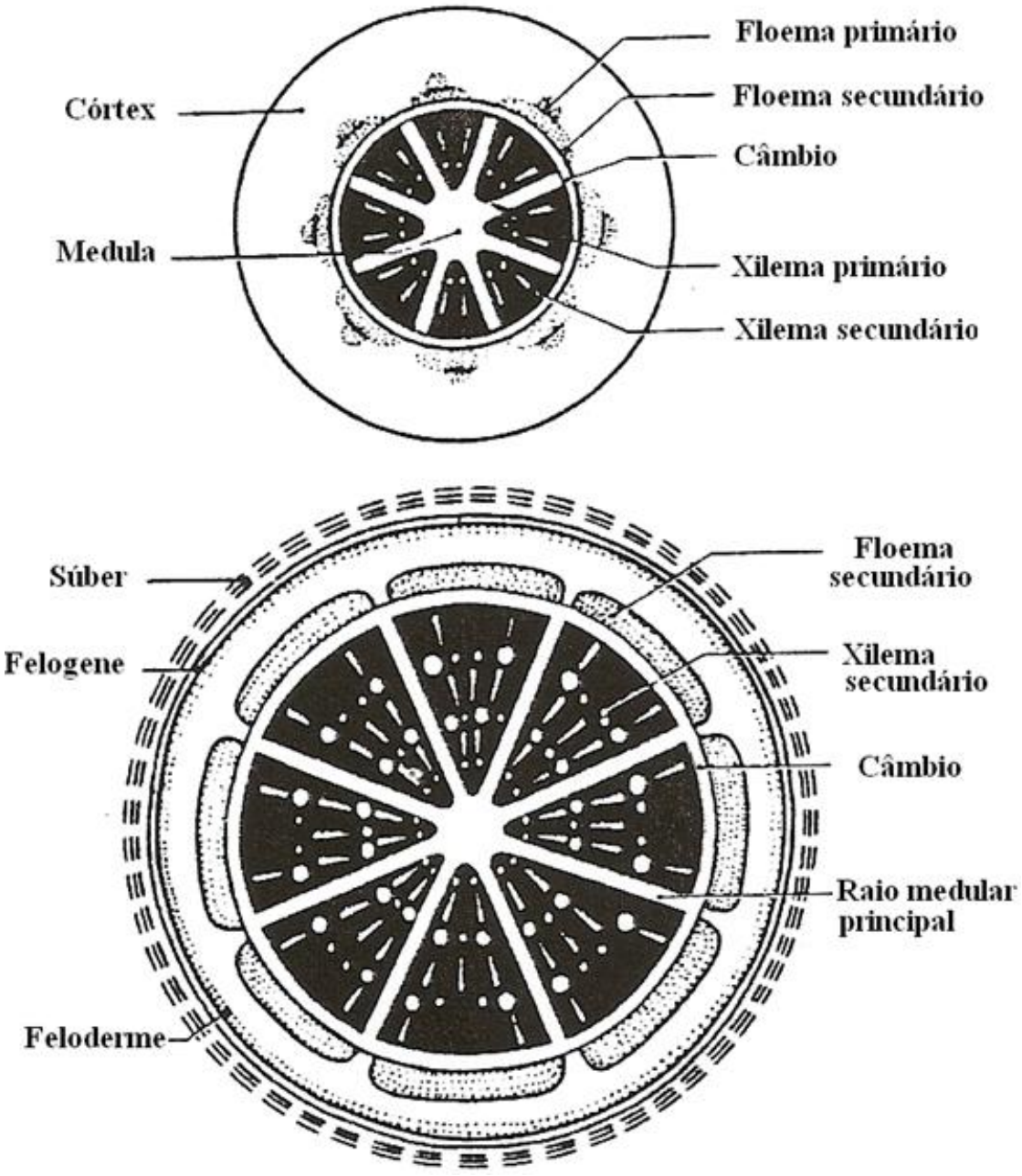



**FIGURA** 209 - Dois aspectos progressivos do engrossamento do caule de uma eudicotiledónea lenhosa: Em cima, caule no final do 1º ano, antes da entrada em funcionamento da felogene; em baixo, caule com 3 anos.

O súber substitui a epiderme como uma nova camada protectora já que a epiderme é destruída. **O súber,** ou felema, é formado para fora pelo **câmbio da casca,** ou felogene, que normalmente origina também a **feloderme** para dentro. Juntos, estes três tecidos, súber, felogene e feloderme constituem a **periderme.** Adap. CAMEFORT (1997).

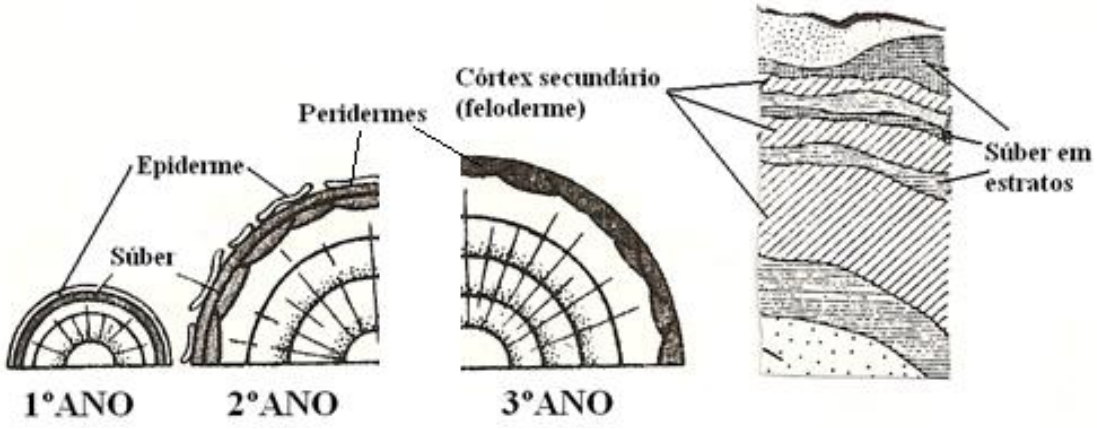



**FIGURA** 210 -Aspectos da formação de várias peridermes, começando por destacar-se a epiderme e parte dos tecidos periféricos primários. Mais tarde são as peridermes mais externas que se destacam (ritidoma). À direita, pormenor da formação de várias camadas de súber alternando com outras tantas camadas de córtex secundário (feloderme). Na maioria das eudicotiledóneas e gimnospérmicas lenhosas a primeira periderme forma-se geralmente durante o primeiro ano de crescimento, originando-se geralmente a partir de células corticais, que se situam logo por baixo da epiderme. Em algumas espécies a felogene tem origem na epiderme. Adap. FAHN (1990).

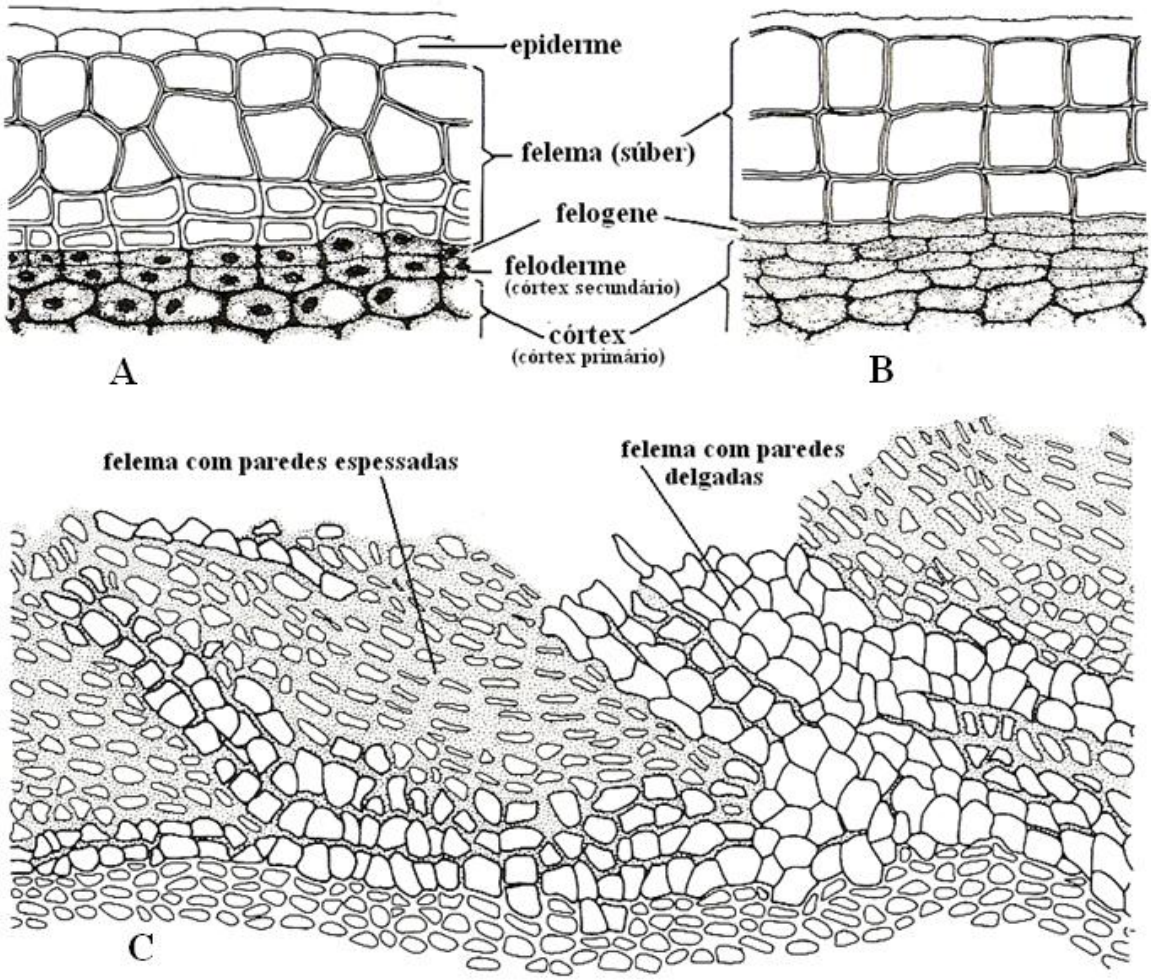



**FIGURA** 211 - A, representação da periderme em *Populus deltoides*, cuja felogene tem origem na camada mais externa do córtex; B, representação da periderme em *Solanum dulcamara*, com origem na epiderme, ou melhor, em células que resultam de divisões periclinais das células epidérmicas. Esta periderme não apresenta formação de feloderme; C, representação do súber de *Anabasis articulata*, constituído por dois tipos de células, umas com paredes suberizadas bastante espessadas e outras células com paredes delgadas. Adap. CUTTER (1987).

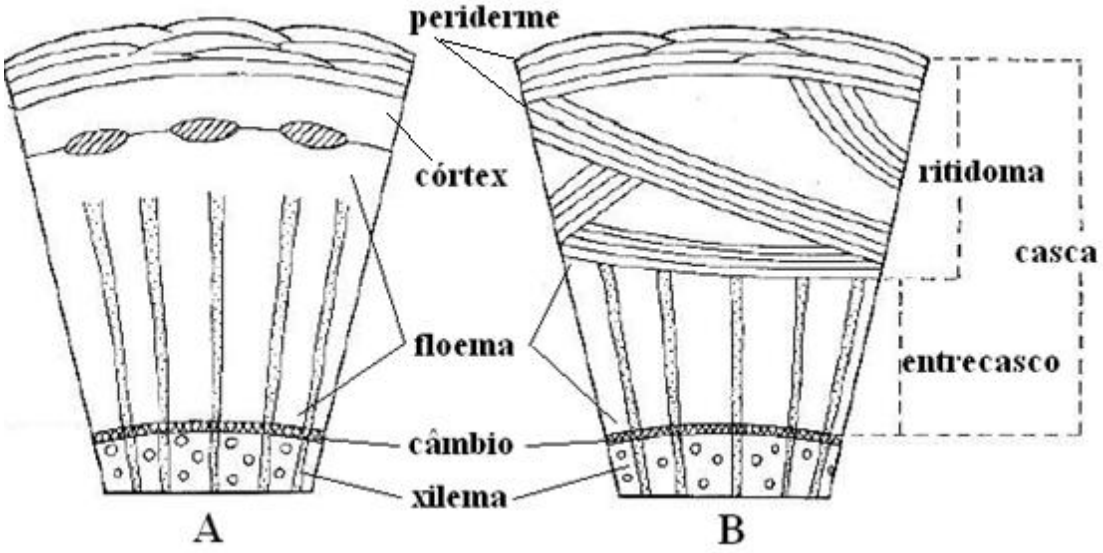



**FIGURA** 212 – Dois aspectos ligados à formação de peridermes: A, formação de uma única perideme: B, formação de várias peridermes o que leva à distinção entre ritidoma (casca morta ou casca externa) e entrecasco (casca viva ou casca interna).

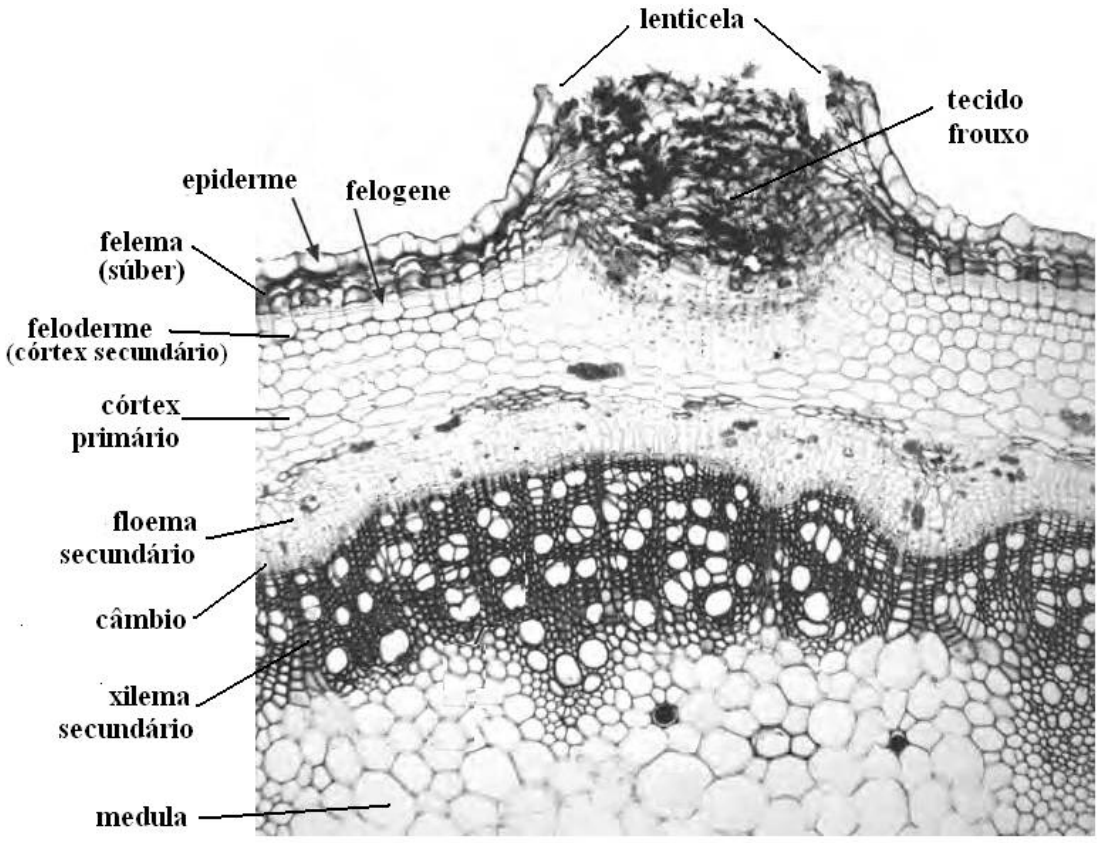



**FIGURA** 213 - Corte transversal do caule de *Sambucus nigra*, na região de uma lenticela, observando-se a disposição dos tecidos secundários com origem nos dois meristemas laterais, câmbio e felogene.

## 5.2. CONSEQUÊNCIAS DE CRESCIMENTO SECUNDÁRIO

A interposição de tecidos vasculares secundários entre o xilema e floema primários, gera consideráveis tensões no interior do caule, que conduzem muitas vezes à deformação da medula e nos casos de crescimento secundário mais intenso à sua completa destruição. Por via do aumento de diâmetro do caule e da consequente

formação da felogene, dá-se também, a eliminação progressiva dos tecidos primários periféricos — epiderme, colênquima e parte do córtex primário. Em fases mais adiantadas, quando se formam várias peridermes, há mesmo esfoliação de tecidos secundários.

O ritidoma, pode apresentar os mais variados aspectos:

- **textura lisa**; não se observam sulcos, estrias ou fissuras na superfície externa da periderme (e.g., goiabeira, *Psidium guajava*).

- **textura fissurada**, ou **fendilhada**; sulcos, estrias e fissuras predominantemente em sentido longitudinal (e.g., *Cedrela odorata*)

. **textura rendilhada**; as placas que se destacam são pequenas, conferindo a superfície externa o aspecto de rede (e.g., *Jacaranda mimosifolia*)

- **textura escamosa**; no caso em que as placas formadas e que se destacam, apresentam maiores dimensões (e.g., *Eugenia dysenterica*).

- **textura esfoliante**; as camadas externas da periderme são continuamente eliminadas *(e.g., Myrciaria cauliflora*).

Muito mais raras são as peridermes contínuas, formando anéis concêntricos que resultam na chamada "**casca em anel**", como acontece, por exemplo, na videira *(Vitis vinifera*).

A coloração externa do ritidoma pode ser uniforme ou variegada. Muito interessante é o caso de certas árvores cujo tronco se apresenta esverdeado, devido à presença de parênquima clorofilino (e.g., *Calycophyllum spruceanum).*

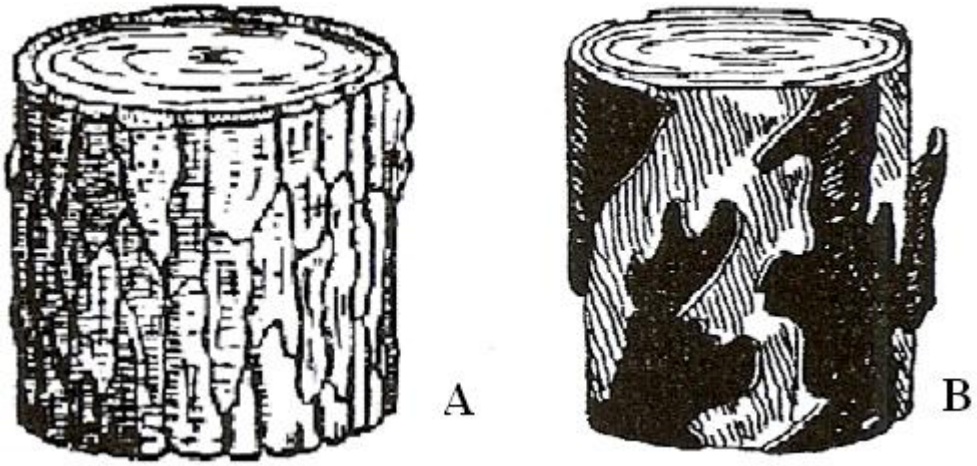



**FIGURA** 214 - Aspecto do ritidoma ou casca seca em *Quercus* sp. (A) e *Platanus* sp. (B). O modo como as novas peridermes vão sendo formadas e os tipos de tecidos isolados por estas têm uma influência marcante na aparência da superfície externa da casca. Em algumas cascas as novas peridermes desenvolvem-se como **lâminas descontínuas**, que se sobrepõem, resultando na formação de um tipo de casca denominada escamosa, como acontece, por exemplo, em caules relativamente jovens dos pinheiros (*Pinus spp.)* e da pereira *(Pyrus communis).* Mais raramente, as novas peridermes formam **anéis concêntricos**, relativamente contínuos, em tomo do eixo da planta, resultando na formação de uma casca em anel, como acontece, por exemplo, em *Vitis* e em *Lonicera*. As cascas de muitas árvores e arbustos são formas intermédias entre **cascas escamosas** e **em anel**. CAMEFORT (1997).

Anatomicamente, as regiões de ligação dos raminhos ao eixo principal empreendem, em virtude do crescimento secundário, importantes transformações. Assim, pelo facto de se formar também câmbio no parênquima das lacunas rameais e deste entrar em funcionamento vai resultar primeiro um estreitamento das lacunas e mais tarde estas acabam mesmo por fechar. No sentido de garantir a continuidade de tecidos entre os rastro e o eixo principal, os rastros situados em frente às lacunas empreendem também engrossamento e nalguns casos ajustamentos de certa forma complexos (ESAU, 1976).

Numa fase adiantada do crescimento secundário em que já estão constituídas uma ou várias peridermes podem distinguir-se na casca — conjunto dos tecidos exteriores ao câmbio vascular, facilmente destacáveis — dois grupos de tecidos:

- a **casca externa, casca seca, casca morta** ou **ritidoma**, conjunto dos tecidos mortos, localizados externamente à última felogene a formar-se. Compreende do exterior para o interior, tecidos primários (epiderme, colênquima e córtex primário) e tecidos secundários (uma ou várias peridermes). Como é óbvio apenas o primeiro ritidoma a destacar-se da árvore, integra tecidos primários.

- a **casca interna, casca viva** ou **entrecasco**, conjunto de tecidos vivos que se situam entre o câmbio e a última felogene a formar-se, ou seja do interior para o exterior, floema secundário, floema primário, córtex

primário e feloderme. É frequente, tanto o córtex primário como o floema primário, apresentarem-se desorganizados e indistintos.

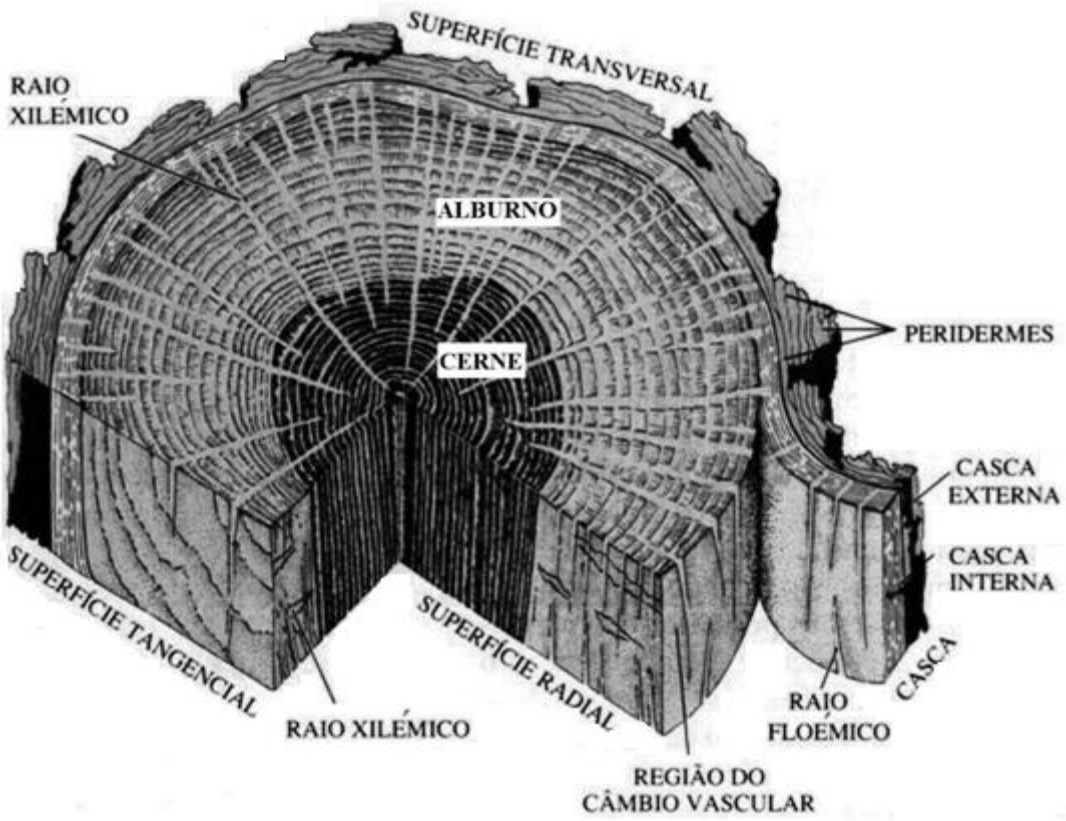



**FIGURA** 215 - Representação de uma porção do tronco de uma árvore distinguindo-se no lenho uma região central, mais escura de lenho não funcional, o cerne e uma região periférica, mais clara, de lenho funcional, o alburno. Na casca é possível distinguir a casca viva e a casca morta. Todos os tecidos localizados externamente à felogene mais interna (última a formar-se), isto é, todas as peridermes, juntamente com os tecidos corticais e floémicos incluídos entre elas — vão formar a *casca externa*. Com a maturação das células do súber, os tecidos localizados externamente ficam isolados do suprimento de água e nutrientes. Assim sendo, a casca externa é constituída inteiramente por tecidos mortos. A parte viva da casca, localizada internamente ao câmbio da casca mais interno e que se estende até o câmbio vascular, é denominada *casca interna, ela compreende o floema, o córtex e a última feloderme e felogene a formarem-se* (RAVEN *et al.*, 2004).

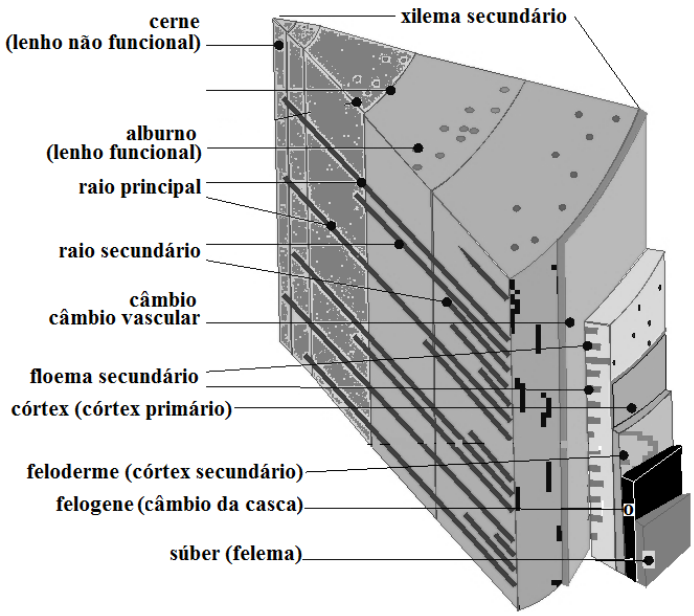



**FIGURA** 216 - Representação tridimensional de um sector do tronco de uma árvore estando representados os vários tecidos tanto do lenho como da casca.

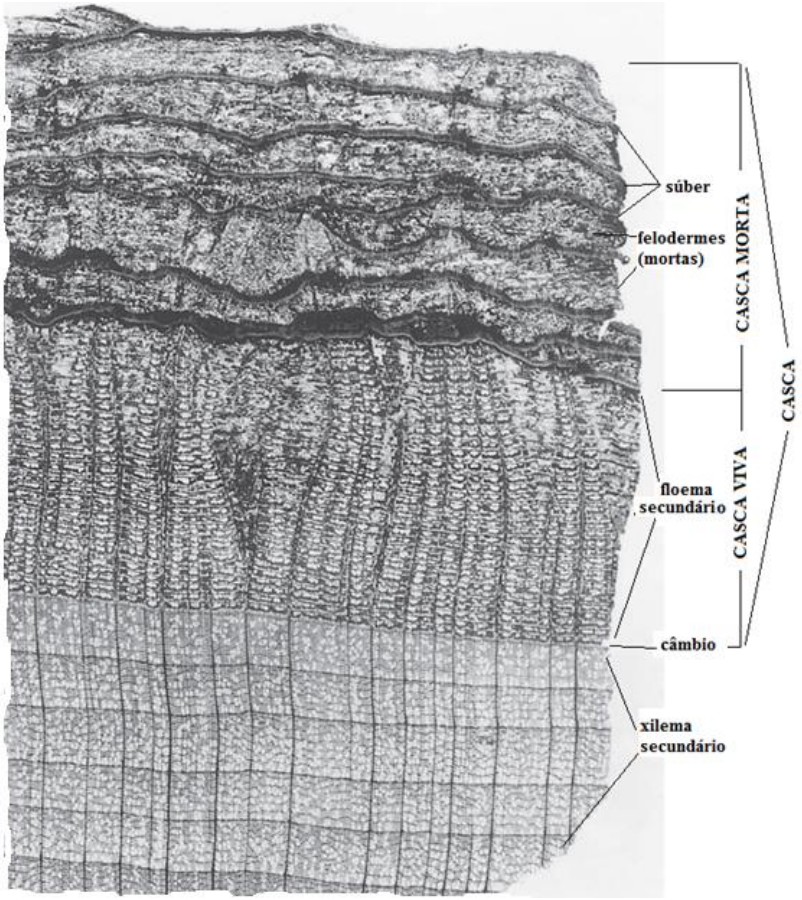



**FIGURA** 217 – Esquema ilustrando a formação de várias peridermes, em que as camadas de súber aparecem intercaladas com camadas de feloderme. É possível distinguir facilmente a casca viva ou entrecasco da casca morta ou ritidoma. LANGENHEIM (2003).

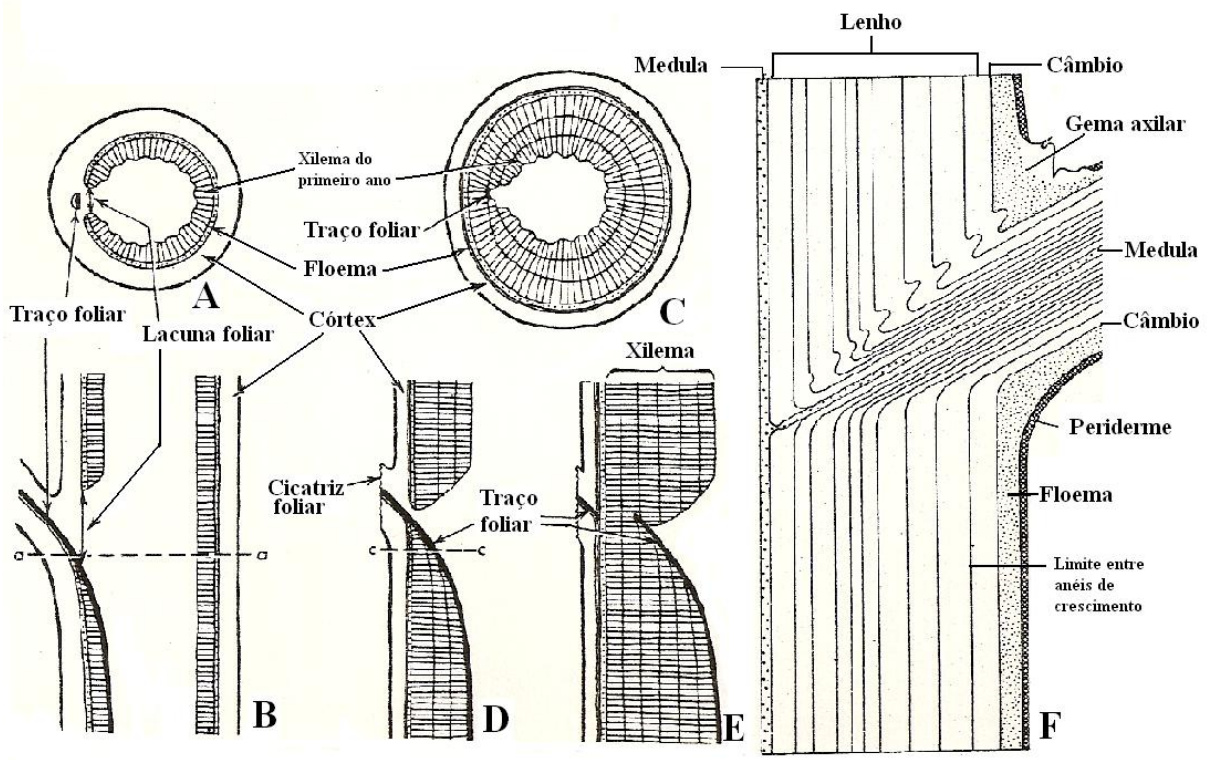



**FIGURA** 218 - A-E, Esquemas ilustrando as consequências do crescimento secundário nos rastros ou traços foliares e rameais. As lacunas inicialmente abertas (A, B), começam estreitar devido à formação dos tecidos vasculares secundários (C) acabando a lacuna por fechar e o rastro foliar por ficar interrompido (D). E-F, aspecto final. ESAU (2002).

Na casca viva como resultado do aumento de diâmetro do cilindro de lenho, as camadas mais recentes de floema secundário vão adquirindo progressivamente um maior perímetro pelo que as camadas mais antigas de floema, localizadas por fora daquela, assim, como o córtex, acabam por ficar sujeitos a grande tensão. O aumento de perímetro dos tecidos da casca viva é conseguido em parte pela produção de **tecido de expansão**, tecido intercalar com origem na divisão das células dos raios floémicos e em parte pela produção de **tecido de proliferação**, a partir da divisão das células do parênquima axial do floema (FAHN, 1990). Este facto é particularmente evidente em certas espécies de eucaliptos (*Eucalyptus* spp.).

# 5.3. OS TECIDOS CONDUTORES SECUNDÁRIOS

## INTRODUÇÂO: ELEMENTOS HISTOLÓGICOS

O xilema é um tecido heterogéneo, complexo, com uma função essencialmente de transporte ascendente e apoplástico da seiva bruta. É caracterizado pela presença sempre de elementos traqueais, a que se juntam normalmente outros elementos em maior ou menor abundância, esclerênquima, parênquima, tecido secretor. O xilema desempenha também uma importante função de suporte, especialmente o xilema secundário (lenho ou madeira) e de armazenamento de reservas devido à presença de células parenquimatosas.

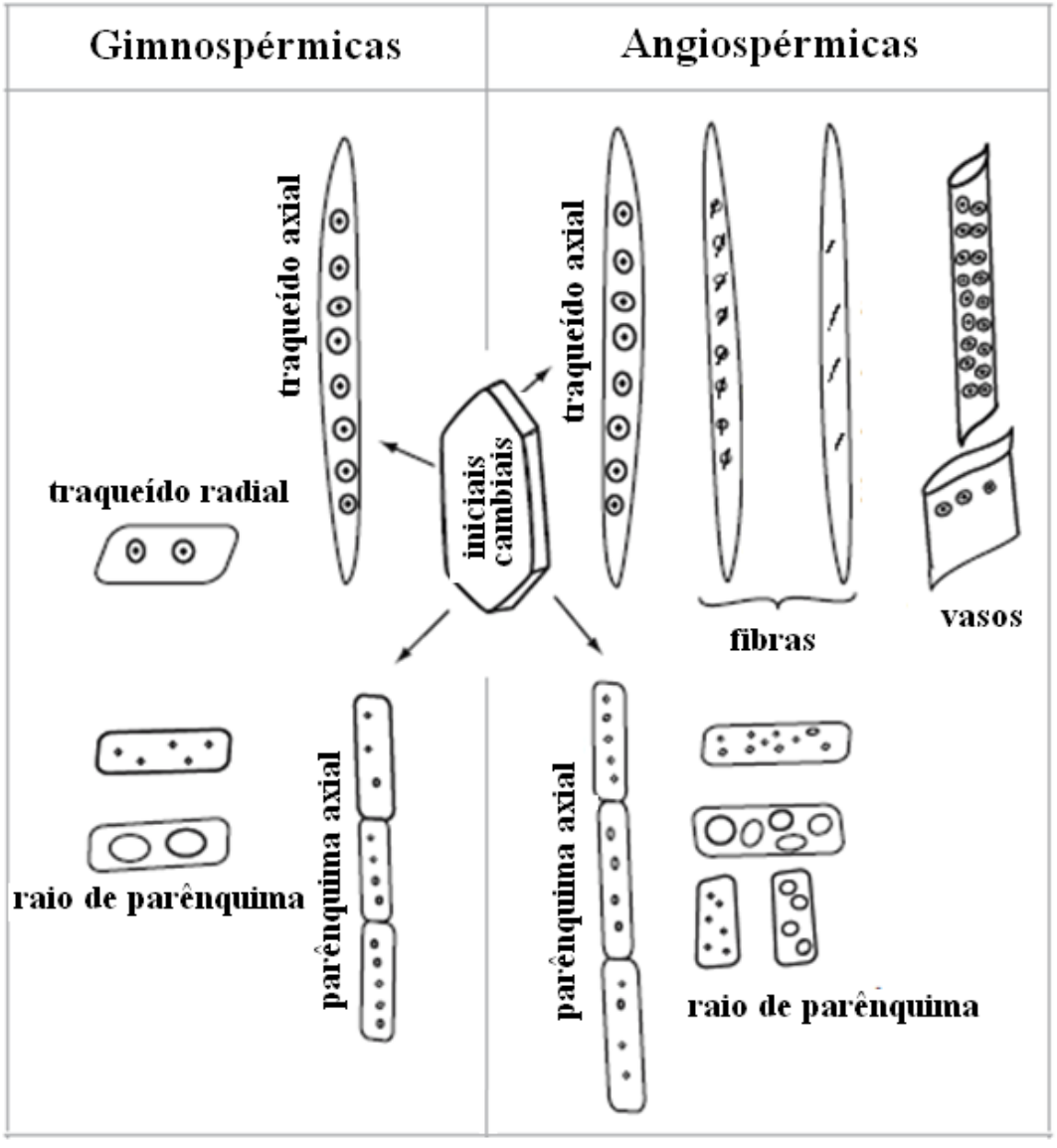



**FIGURA** 219 – Principais elementos histológicos do xilema das angiospérmicas e das gimnospérmicas.

Os elementos traqueais são as células do tecido xilémico relacionadas com a condução longitudinal ascendente de água e sais minerais. Podem ser de dois tipos: traqueídeos (menos evoluídos, providas apenas de pontuações, menos eficazes no transporte e típicos das gimnospérmicas e pteridófitos) e elementos dos vasos lenhosos (mais evoluídos, providas de perfurações nas paredes de topo, mais eficazes no transporte e exclusivos das angiospérmicas).

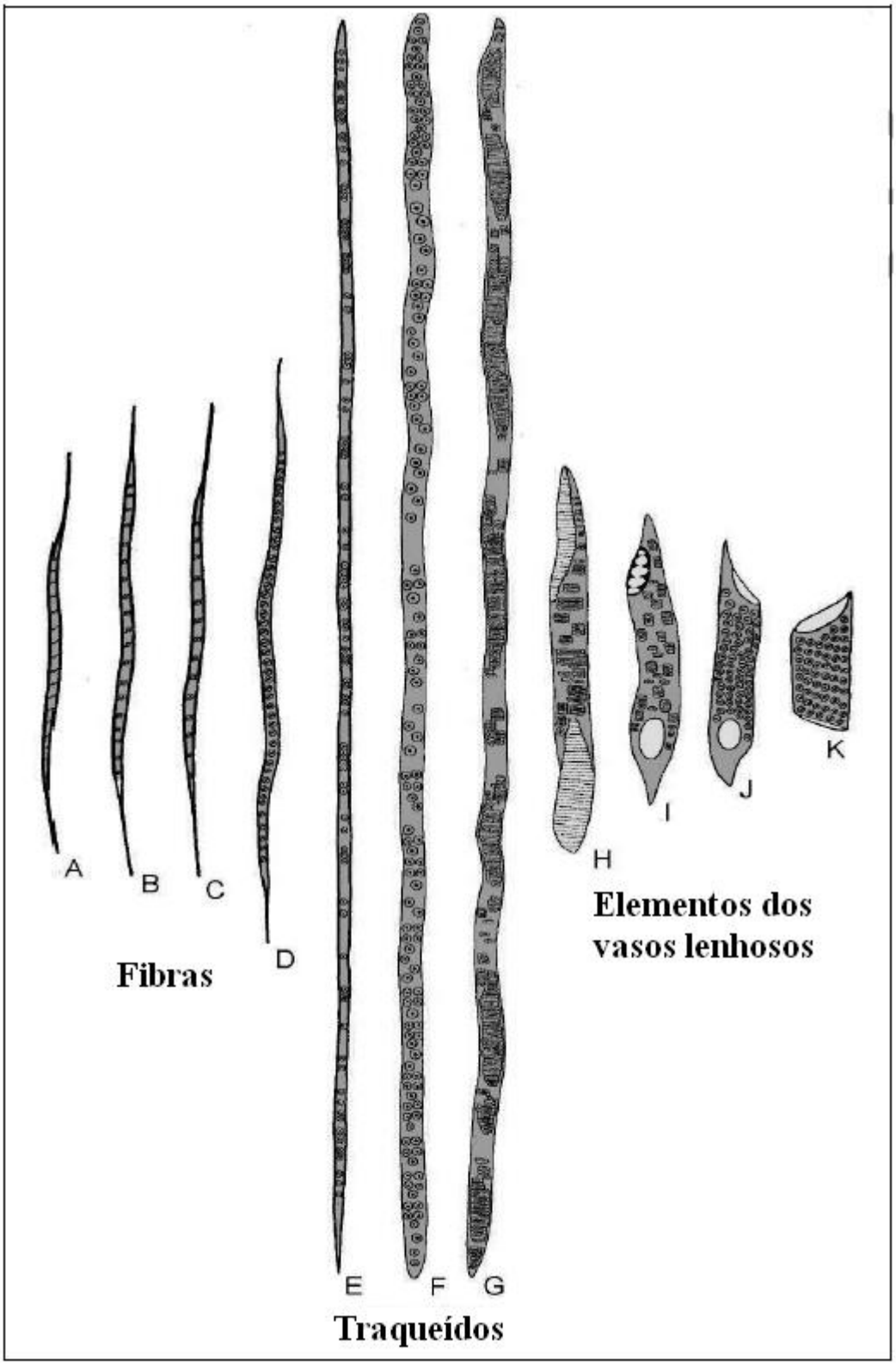



**FIGURA** 220 – Diagrama que pretende ilustrar as diferenças significativas nas dimensões dos vários elementos traqueais do xilema das angiospérmicas. Adap. STRASBURGER (1994).

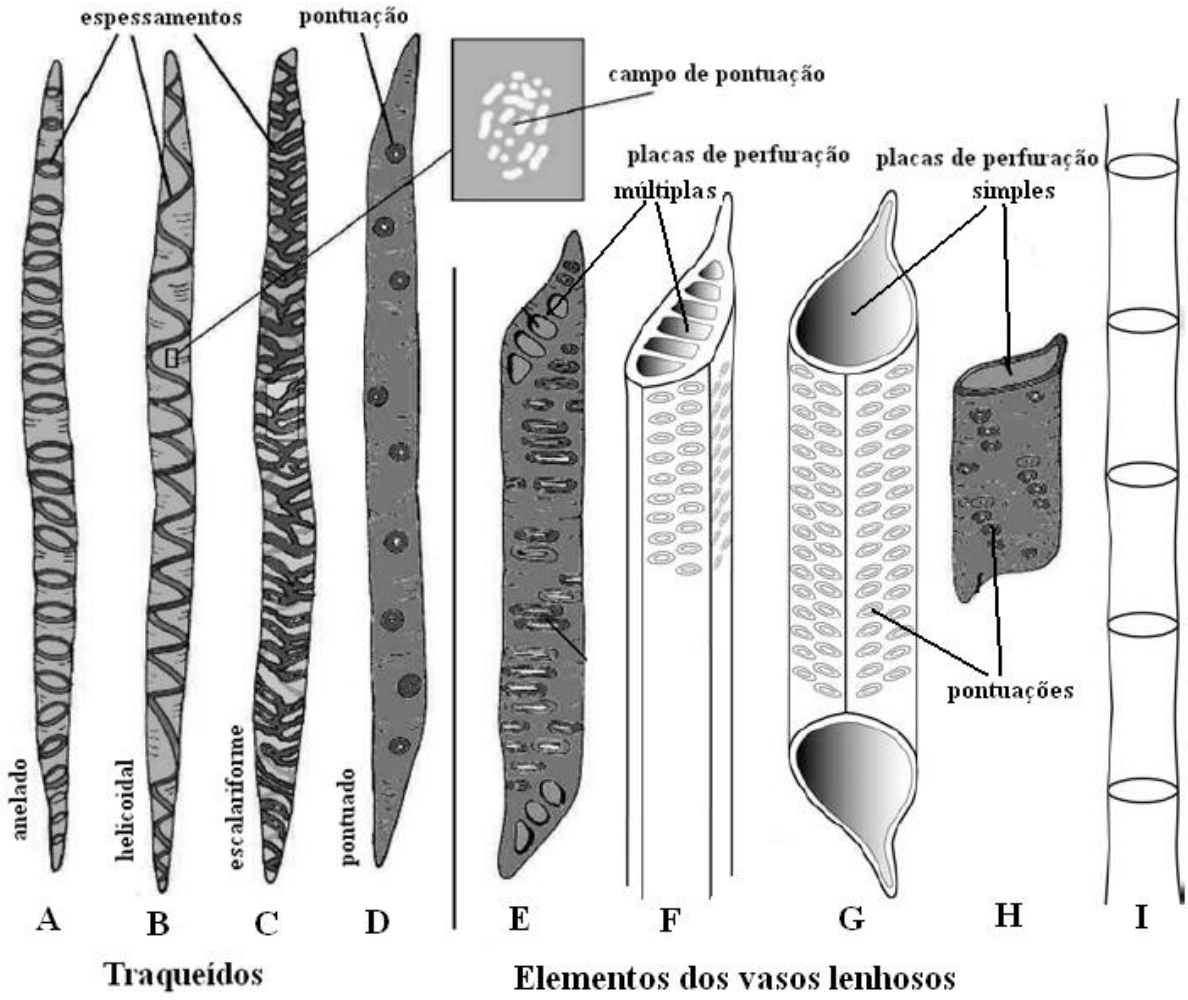



**FIGURA** 221 – Elementos traqueais do xilema: A-D, traqueídos; E-H, elementos dos vasos lenhoso; I, vaso lenhoso. Os elementos dos **vasos lenhosos** são o tipo mais evoluído de elemento traqueal por onde circula a seiva bruta apenas nas angiospérmicas. Constituídos por uma série tubular de elementos de vaso cujas paredes de topo possuem perfurações, apresentam lúmen vazio, e estão dispostas topo a topo em fiadas longitudinais.

Os traqueídeos ou traqueídos são, normalmente alongado e desprovido de perfurações (apenas possuem pontuações), em contraste com os elementos dos vasos lenhosos. Podem ocorrer no xilema primário e secundário e apresentar qualquer tipo de espessamento parietal secundário encontrado nos elementos traqueais. Constituem o tipo menos evoluído e menos eficaz no transporte da seiva bruta sendo o único tipo de elemento traqueal que está presente nas gimnospérmicas e pteridófitos. A circulação da seiva bruta faz-se essencialmente através de pontuações simples e areoladas. Os elementos anelados são os primeiros a formarem-se. O material parietal secundário depositado em forma de anéis sobre a parede primária do elemento traqueal. Nos elementos espiralados o material secundário depositado sobre a parede primária na forma de uma hélice contínua. Nos elementos escalariformes o material parietal secundário depositado sobre a parede primária, forma um padrão semelhante a uma escada ou uma hélice de pequena inclinação, com as espirais interconectadas, em intervalos. Finalmente, nos elementos pontuados, típicos do metaxilema tardio e do xilema secundário, verifica-se um maior espessamento em termos da superfície coberta com material secundário. Ficam por revestir apenas os locais das pontuações que podem ser muito variáveis no que respeita ao seu tipo e à sua disposição. Adap. BECK (2009).

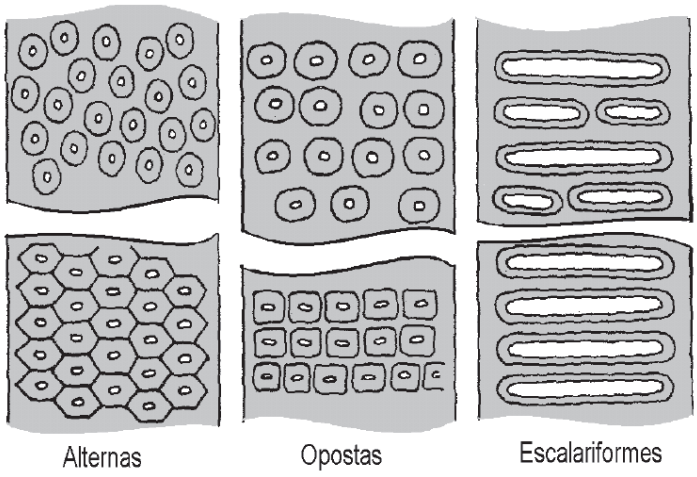



**FIGURA** 222 – Tipos principais de distribuição das pontuações nos elementos traqueais.

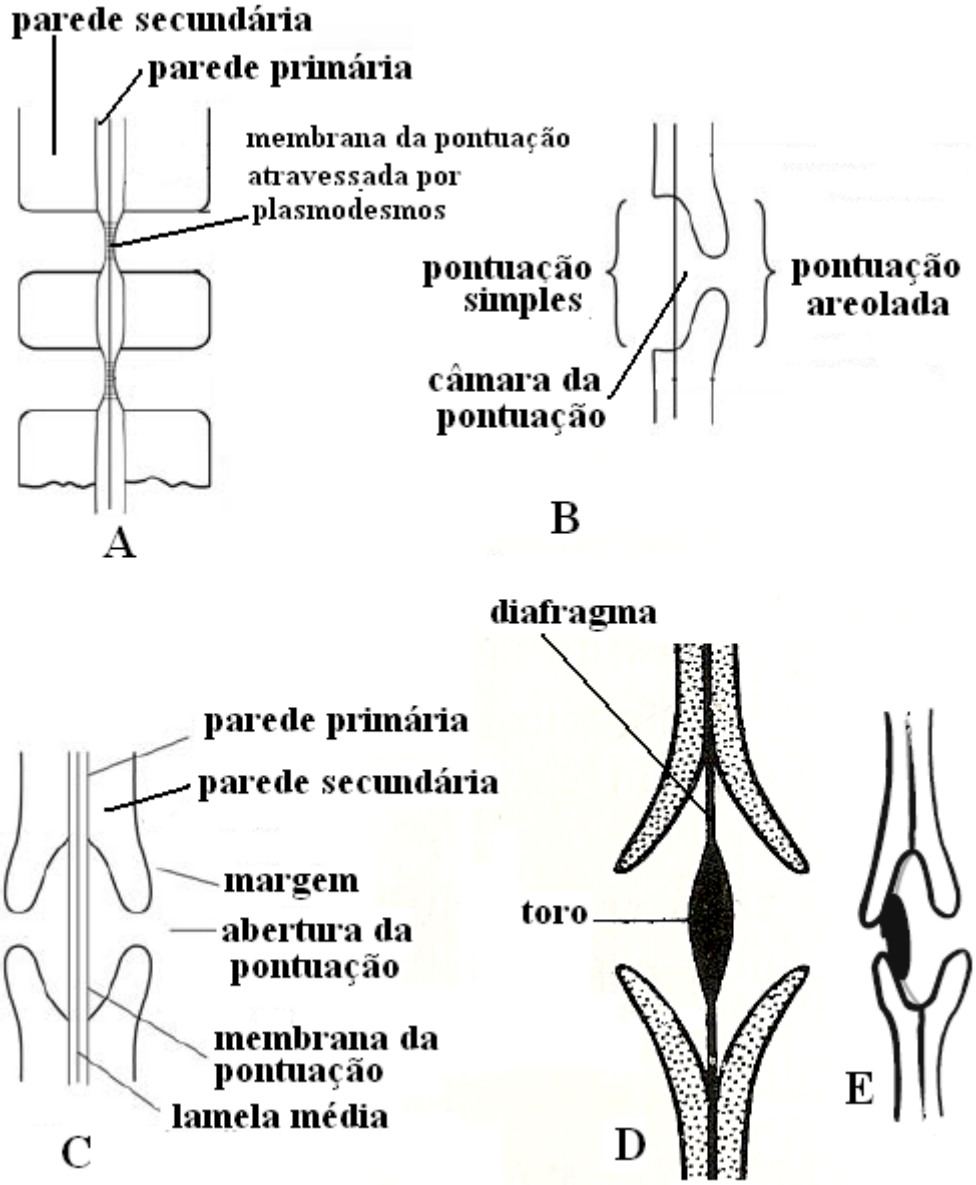



**FIGURA** 223 – Principais tipos de pontuações (em corte longitudinal): A, par de pontuações simples; B, par de pontuação semi-areolada, constituído por uma pontuação areolada e outra simples; C, par de pontuações areoladas; D, par de pontuações areoladas com toro; E, pontuação aspirada em que a membrana de pontuação se apresenta deslocada lateralmente e o toro bloqueia a abertura tornando a pontuação não funcional. Adap. BECK (2009).

A pontuação é uma cavidade reentrante da parede celular, onde a parede secundária não se forma sobre a parede primária. Na parede primária é designada como pontuação primária ou campo de pontuação primário. Em geral, faz parte de um par de pontuações.

Na pontuação simples a câmara da pontuação permanece com largura constante ou somente se torna gradativamente mais estreita durante o crescimento em espessura da parede secundária, isto é, em direcção ao interior da célula. Na pontuação areolada, muito frequente entre elementos traqueais; a parede secundária desenvolve-se em arco sobre a membrana da pontuação.

A forma e tipo das pontuações, bem como a sua distribuição, toma aspectos muito diversos que são muito importantes na identificação das madeiras.

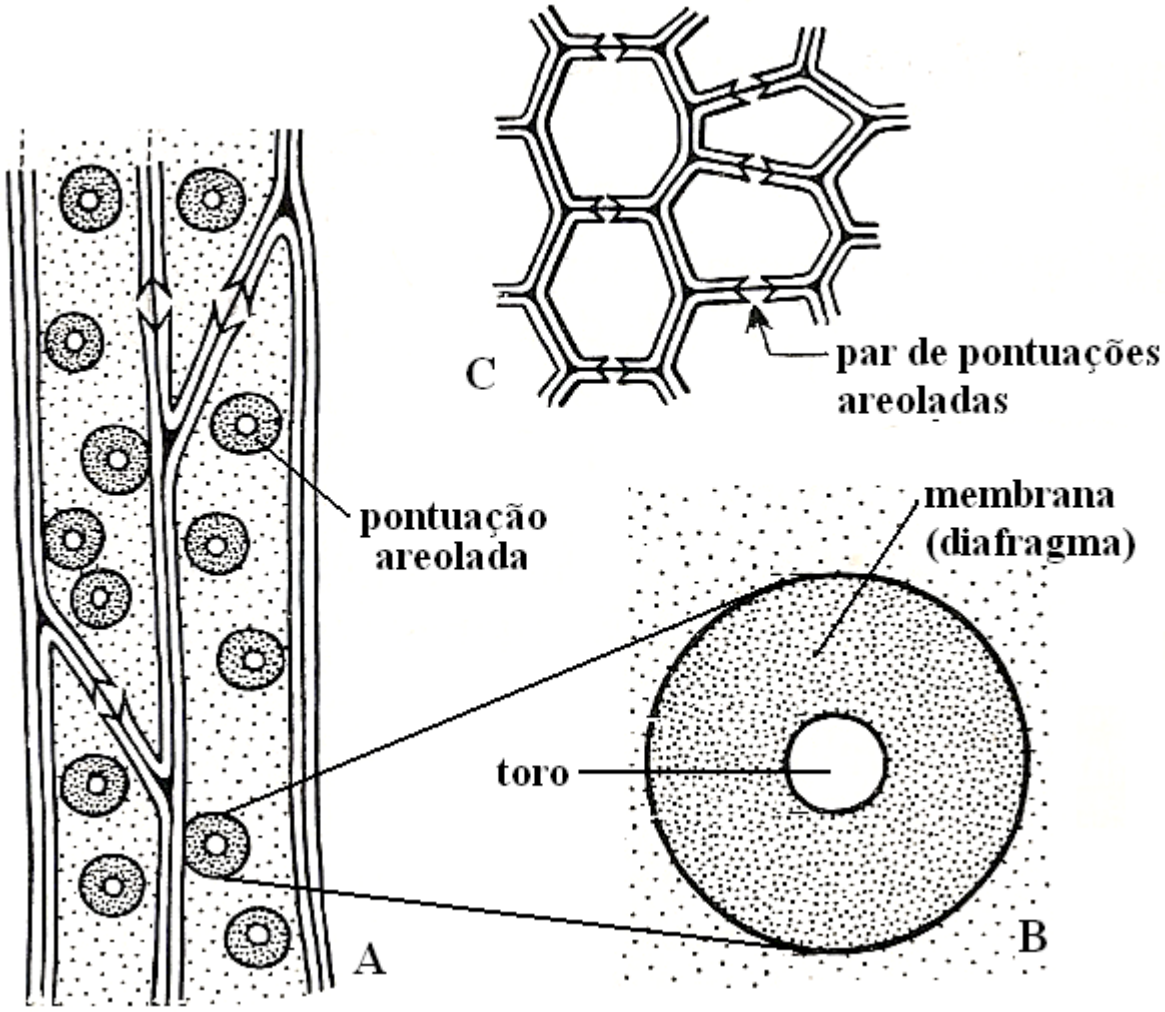



**FIGURA** 224 – Traqueídos areolados no lenho do pinheiro, *Pinus pinea*: A, corte longitudinal; B, pormenor de uma das pontuações em vista frontal; C, corte transversal. CAMEFORT (1997).

## 5.3.1. XILEMA SECUNDÁRIO OU MADEIRA

O xilema secundário compreende normalmente; elementos traqueais (elementos dos vasos ou traqueídos consoante se trate respectivamente de angiospérmicas ou de gimnospérmicas e pteridófitos), parênquima lenhoso axial e longitudinal, fibras e por vezes estruturas secretórias. Constituem excepção os Gnetophyta, gimnospérmicas mais evoluídas, que apresentam como elementos traqueais, vasos lenhosos (ou vasos perfeitos), e algumas angiospérmicas menos evoluídas (e.g., Magnoliales), cujo lenho não apresenta vasos lenhosos mas apenas traqueídos. Algumas eudicotiledóneas que não possuem parênquima lenhoso axial no xilema secundário, apresentam fibras vivas, ditas nucleadas que parecem desempenhar uma função de reserva.

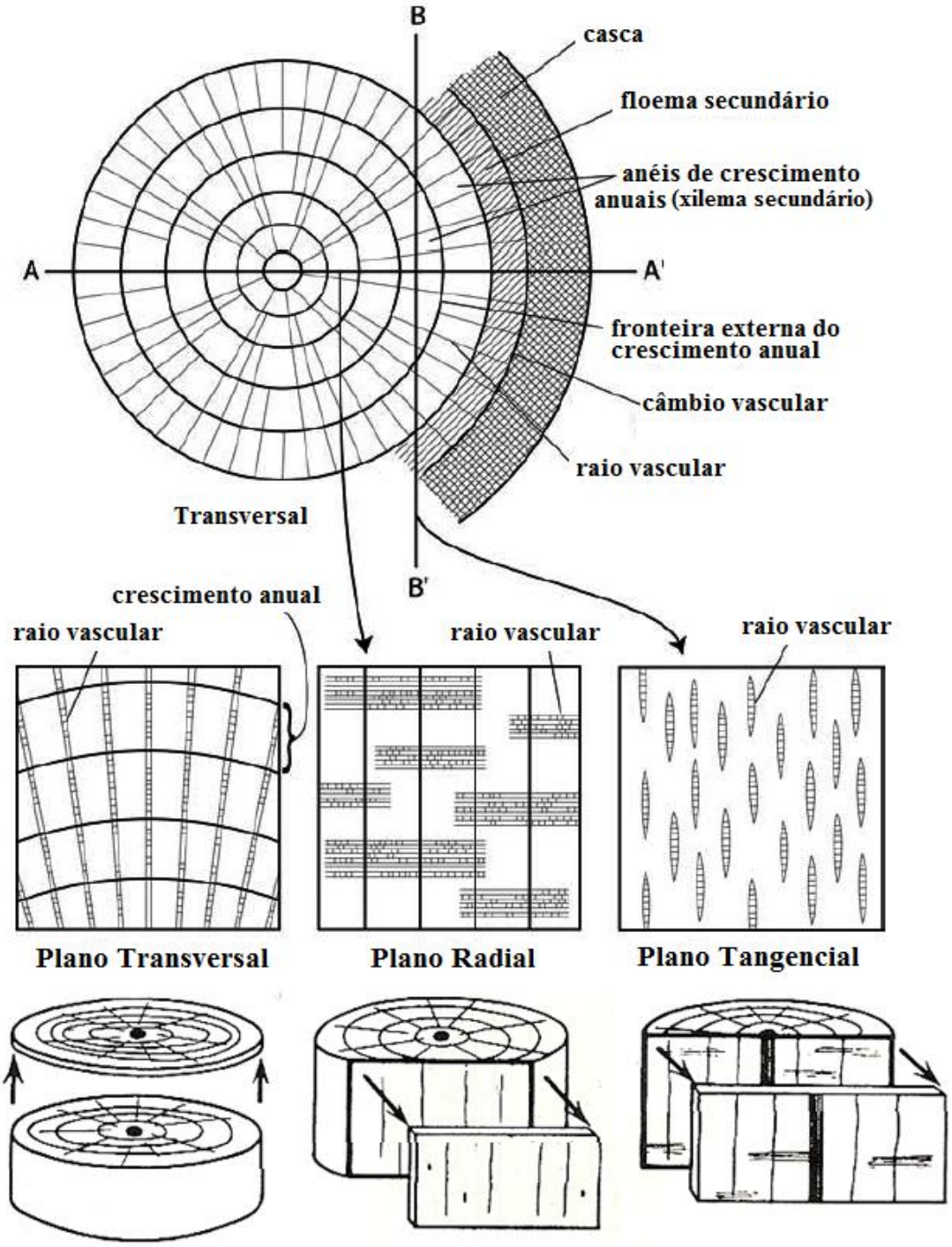



**FIGURA** 225 – Representação dos três planos segundo os quais pode ser efectuado o estudo das madeiras, plano transversal, plano tangencial e plano radial. A observação dos raios vasculares é particularmente diferente consoante o plano de corte. Adap. BECK (2009)

O xilema secundário é muito mais complexo que o xilema primário pois apresenta-se diferenciado nos sistemas axial e radial, ao contrário do xilema primário que apenas apresenta desenvolvimento do sistema axial. Isto tem a ver com o meristema que os originou, o procâmbio constituído por um único tipo de células origina o xilema primário que apenas se desenvolve no sentido longitudinal. Já o câmbio, constituído por inicias fusiformes e iniciais dos raios, origina elementos do xilema que se desenvolvem, tanto no sentido radial como no sentido longitudinal (axial).

À semelhança do que acontecia com as inicias cambiais (inicias fusiformes e iniciais dos raios) também o **lenho é estratificado** quando as células axiais e os raios se dispõem em fiadas horizontais nos cortes tangenciais e **lenho não estratificado**, quando tal não acontece.

A estrutura estratificada da madeira tem grande importância taxonómica sendo observada com maior frequência nas famílias mais evoluídas (Bignoniaceae, Leguminosae e Meliaceae).

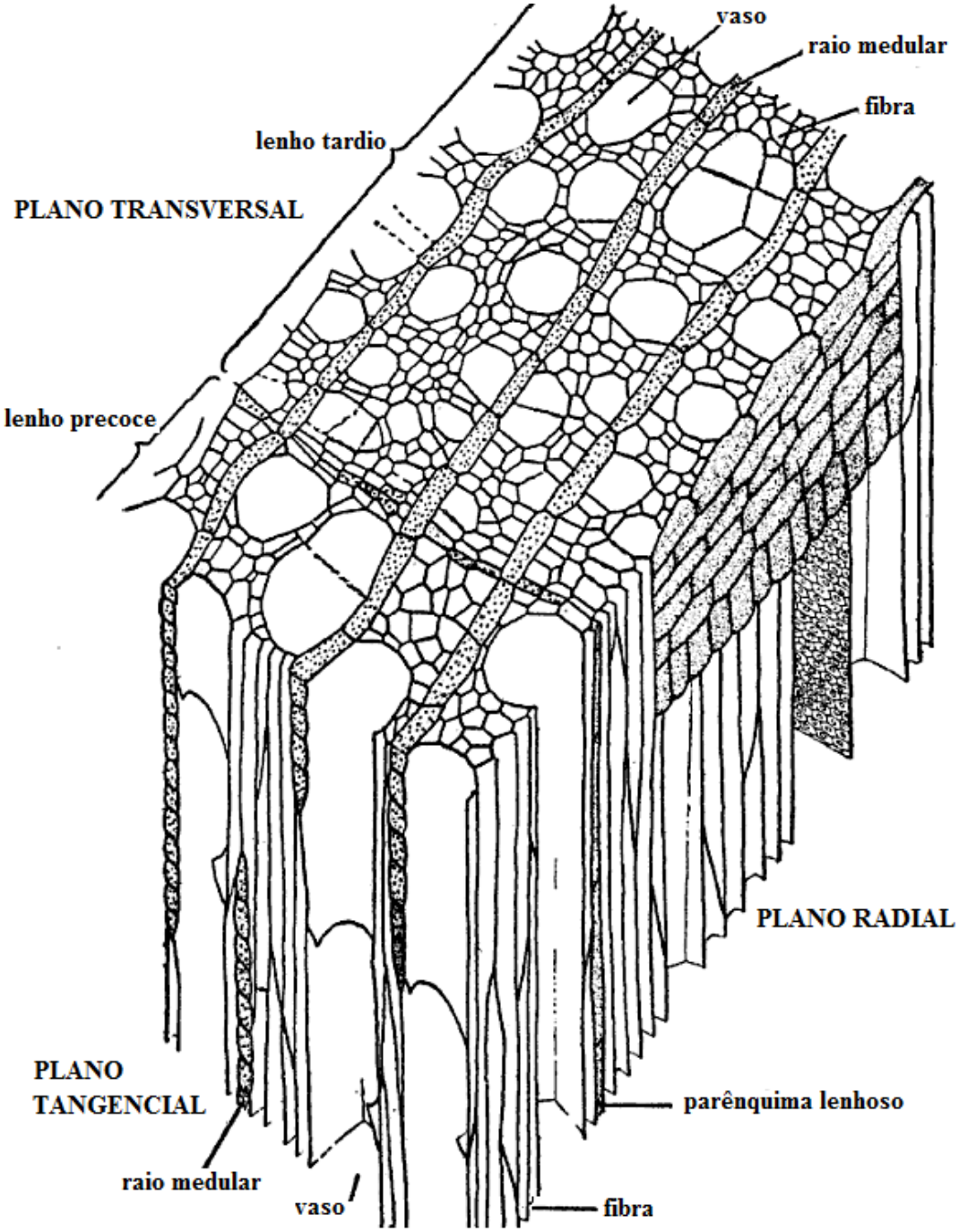



**FIGURA** 226 - Aspecto geral do lenho bastante heterogéneo de *Salix* sp. (eudicotiledónea lenhosa). EVERT & EICHORN (2006).

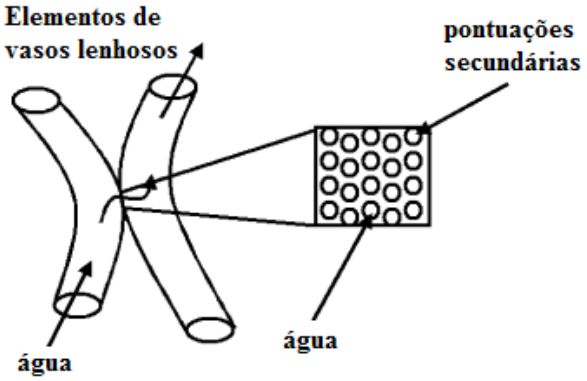



**FIGURA** 227 – A circulação transversal (lateral) de água pode acontecer no xilema secundário, não só através do sistema radial, mas também, embora com menor expressão, entre elementos dos vasos lenhosos através das pontuações secundárias das paredes laterais. DICKISON (2000)

Diversas **inclusões minerais** podem ser observadas no xilema secundário. Cristais, principalmente de oxalato de cálcio, podem ser encontrados nas células do parênquima axial, nos raios, nas fibras septadas e mesmo nos tilos. São mais frequentes nas angiospérmicas do que nas gimnospérmicas. Têm valor taxonómico e podem estar presentes na forma de ráfides, drusas, estilóides e cristais aciculares e prismáticos.

A sílica pode ser observada nos raios, no parênquima axial, nos elementos de vaso e nas fibras, na forma de partículas, agregados amorfos ou inclusões de sílica. Pode também encontrar-se incrustada na parede das células ou preencher totalmente o seu lúmen, originando uma estrutura de aspecto vítreo, designada sílica vítrea.

Diversas **estruturas secretoras** podem ser observadas no xilema secundário:

a) **células secretoras** de óleos e/ou mucilagens, podem ser observadas nos parênquimas radial e axial ou entre as fibras (*e.g.*, Lauraceae, Magnoliaceae);

b) **canais** circundados por células epiteliais secretoras de resinas e gomas podem ocorrer tanto no sistema axial como no radial (*e.g.*, Burseraceae, Dipterocarpaceae, Leguminosae). Canais traumáticos também se podem formar como resposta a agressões;

c) **laticíferos** e canais secretores de taninos, tanto no sistema axial como no radial (*e.g.* Apocynaceae, Asclepiadaceae, Campanulaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae, Moraceae e Myristicaceae).

Tem particular interesse na identificação das madeiras o modo como o parênquima lenhoso axial, o parênquima lenhoso radial e os vasos lenhosos se distribuem no xilema secundário (ZIMMERMANN & BROWN, 1971; BAAS, 1982; METCALFE & CHALK, 1989; FAHN, 1990; ESAU, 2002. Estes aspectos são abordados, ainda que de uma forma sucinta, mais adiante, no capítulo respeitante aos tipos estruturais.

# 5.3.2. ANÉIS DE CRESCIMENTO

## INTRODUÇÃO

No xilema secundário é normalmente detectável uma certa heterogeneidade como resultado da actividade sazonal do câmbio. Assim, a porção lenhosa formada com o início da actividade cambial, ou seja a **zona de primavera** ou **lenho precoce**, é constituída normalmente por células de maior diâmetro e paredes mais delgadas, que as formadas mais tarde, depois do período de repouso, como resposta às primeiras chuvas, **zona de Outono ou lenho tardio**. A distinção é mais evidente no caso das angiospérmicas cujo lenho apresenta **porosidade em anel** e das gimnospérmicas. O lenho precoce parece especializado no transporte e o lenho tardio essencialmente no suporte. Nas angiospérmicas cujo lenho apresenta **porosidade difusa** esta distinção é como regra mais difícil.

## MODIFICAÇÕES COM A IDADE

A alteração mais importante diz respeito à amplitude dos anéis de crescimento que tende a diminuir à medida que a árvore envelhece. Em dendrocronologia este decréscimo continuado e progressivo da amplitude dos anéis de crescimento, com o passar dos anos, é conhecido pela designação de **tendência da idade**.

As células do lenho juvenil são geralmente mais pequenas, e não apenas no que se refere ao diâmetro, do que as células do lenho adulto, no entanto a posição que o tecido mais jovem ou mais maduro ocupa no corpo da planta pode alterar esta tendência geral (SCHWEINGRUBER *et al.*, 2006). Num número restrito de espécies a presença de fibras libriformes no lenho tardio parece indicar com elevado grau de probabilidade que se trata de um lenho juvenil.

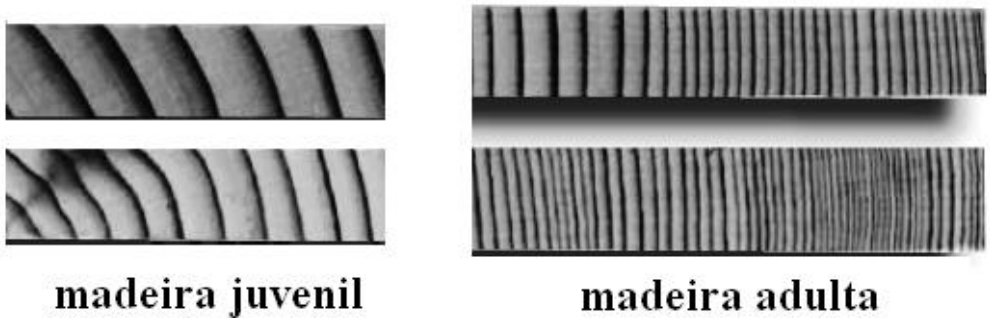



**FIGURA** 228– *Picea abies*. A madeira jovem apresenta anéis de crescimento mais largos enquanto a madeira mais idosa vai progressivamente apresentando anéis de crescimento com uma amplitude geralmente cada vez menor. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006)

O conjunto destas duas zonas ou seja a totalidade de lenho formado durante um ano constitui o chamado **anel de crescimento** (**FIGURA** 225).

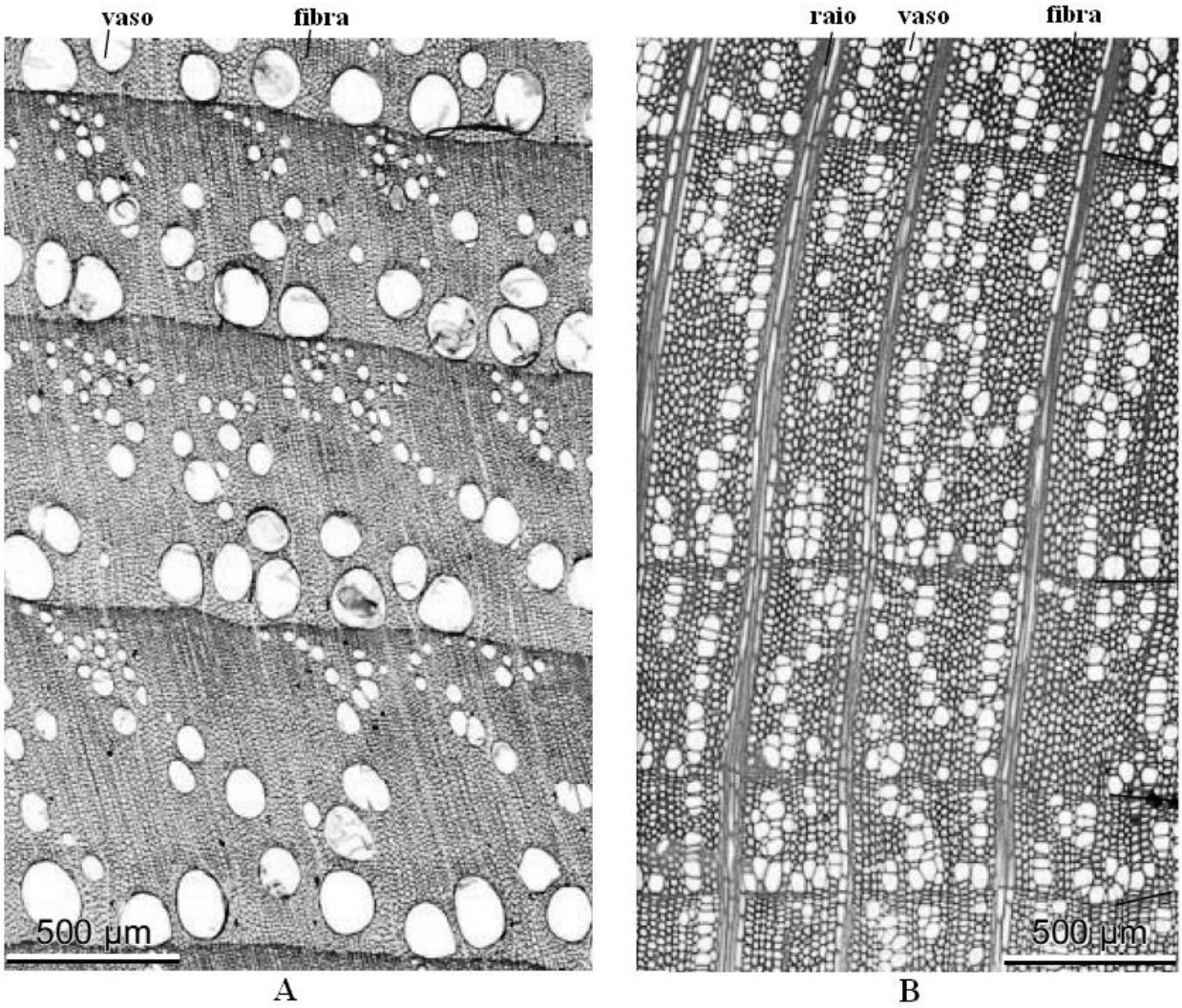



**FIGURA** 229 – A, madeira com **porosidade em anel** de *Castanea sativa*, em que o lenho precoce apresenta tipicamente elementos de maior diâmetro sendo o lenho outonal constituído por elementos de menor calibre; B, madeira com **porosidade difusa** de *Ilex aquifolium*, em que excepcionalmente não se verifica uma diferença significativa no diâmetro dos vasos da madeira de primavera em relação à madeira de Outono, sendo o calibre dos vasos muito semelhante. Os dois indivíduos a partir dos quais foram obtidos estes cortes transversais cresciam no mesmo ambiente, pelo que, a componente genética parece ser determinante. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

Os anéis de crescimento são normalmente contínuos ao longo de todo o diâmetro do órgão mas nem sempre assim acontece.

Em condições excepcionais, conforme refere CUTTER (1987), foi já constatado que mais do que um anel de crescimento pode formar-se num único ano como resultado de várias paragens e retomas do crescimento, em resposta a vários períodos alternados bastante pronunciados no que respeita à humidade e à temperatura. A identificação destes **anéis de crescimento excedentários** ou **falsos anéis de crescimento** constitui um dos problemas da dendrocronologia.

METCALFE (1989) considera sob a designação de **anéis de crescimento anormais**, os anéis de crescimento **descontínuos** (em que não é completada a circunferência) e os **falsos anéis de crescimento**, **duplos** ou mesmo **múltiplos**.

A espessura dos anéis de crescimento pode ser bastante variável. CUTTER (1987) cita o caso de *Picea sitchensis*, em que se verificaram variações na espessura dos anéis de crescimento anuais que podiam oscilar de 0,1 a 10mm. Tal facto tem permitido aos dendrocronologistas, com base na distinção entre anos bastante favoráveis ao crescimento e outros mais adversos, tecer considerações acerca da variação climática em épocas bastante recuadas.

Sobretudo nas regiões equatoriais em que prevalecem continuamente condições favoráveis ao crescimento, muitas espécies arbóreas, não apresentam anéis de crescimento pois a madeira produzida ao longo do ano tem características homogéneas. No entanto, conforme refere METCALFE (1989) tal verifica-se essencialmente nas espécies de origem tropical dado que as espécies de origem temperada continuam a apresentar anéis de crescimento, embora nalguns casos estes não correspondam necessariamente a crescimentos anuais. Daqui

resulta, que embora os factores climáticos, essencialmente o fotoperíodo e a flutuação das temperaturas e da disponibilidade em água, pareçam desempenhar um papel importante na formação ou não dos anéis de crescimento, o que é certo é que tal capacidade parece ser em grande parte determinada geneticamente.

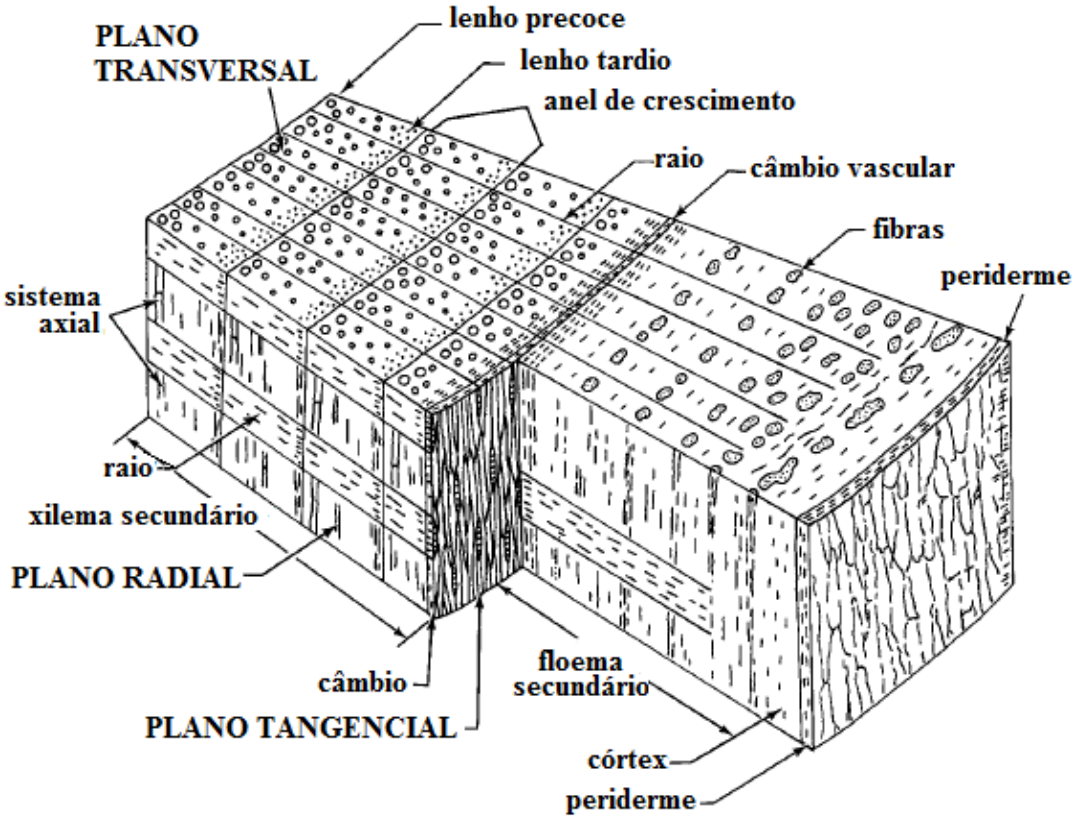



**FIGURA** 230 – Diagrama que ilustra a posição dos tecidos vasculares secundários face ao meristema lateral que os originou (cambio). Notar os vários anéis de crescimento que incluem lenho primaveril e lenho outonal e a periderme que vem substituir a epiderme nas funções de protecção. EVERT & EICHORN (2006).

Atendendo sobretudo à existência de anéis de crescimento, muito, pouco ou nada evidentes e à duração do período de dormência, FAHN (1990) distinguiu, para a região de Israel, cinco tipos de árvores e arbustos.

Geralmente, a diferença entre a zona de primavera e a zona tardia ou de Outono é fácil de estabelecer, e tanto nas gimnospérmicas (resinosas) como nas angiospérmicas (folhosas), a zona de Primavera é maior, mais clara e mais frouxa (porosa) que a de Outono, a diferença está em que:

- Nas gimnospérmicas ditas de **lenho mole ou homogéneo**, (compreendendo fundamentalmente traqueídos), a diferença de porosidade e aspecto geral se deve apenas a que os traqueídos da madeira de Primavera são ligeiramente maiores que os da zona de Outono. Como não existem vasos, que seriam elementos de muito maior diâmetro, a madeira toma assim um aspecto bastante homogéneo. Há um claro predomínio dos elementos longos e rectos. Por isso, essas madeiras são mais fáceis de trabalhar e bastante apropriadas para o fabrico de papel. As fibras típicas são raras nas gimnospérmicas e o parênquima axial também é normalmente pouco abundante (excepto *Juniperus*, *Thuja*, *Sequoia* e *Podocarpus).*

- Nas angiospérmicas ditas de **lenho duro ou heterogéneo**, (compreendendo, vasos lenhosos, fibras, parênquima lenhoso, e em muitos casos também traqueídos), a zona da Primavera apresenta-se constituída por vasos de maior diâmetro e tem muito menor proporção de fibras que a zona de Outono. No seu conjunto, a madeira apresenta-se muito heterogénea pois os vasos de apreciável diâmetro contrastam com as fibras de vários tipos, com os traqueídos e com o parênquima axial em diferentes arranjos e grande diversidade de tipos.

No lenho das angiospérmicas mais primitivas, caso das Magnoliales, os traqueídos são os únicos elementos traqueais, não ocorrendo elementos dos vasos lenhosos.

A denominação de lenho ou madeira dura não pode aplicar-se contudo sem restrições pois se é certo que as madeiras mais pesadas são de eudicotiledóneas (*e.g*, densidade de 1,4 para as madeiras de *Krugiodendron* spp.) o certo é que algumas eudicotiledóneas apresentam madeiras extraordinariamente leves e moles, casos da madeira de *Aeschynomene*, com a densidade de 0,04 e da madeira da balsa, *Ochroma* sp., com a densidade de cerca de 0,1.

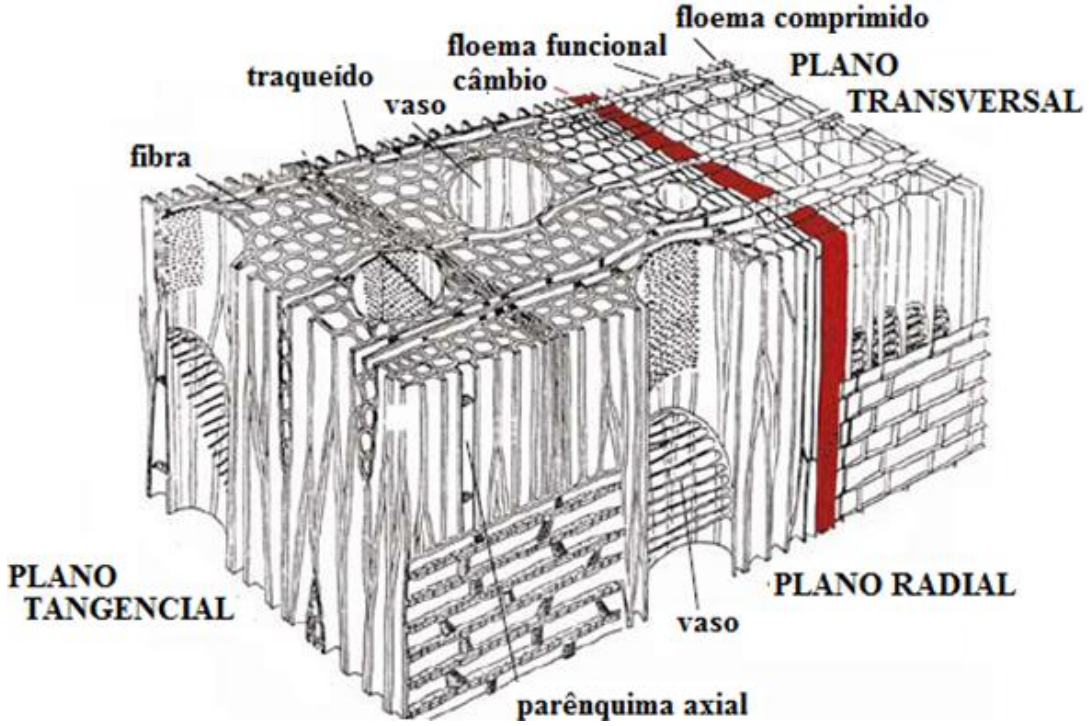



**FIGURA** 231 - Aspecto geral do lenho heterogéneo de uma angiospérmica lenhosa. Com a formação do câmbio, começa a ser produzido xilema secundário a partir de células derivadas deste meristema lateral que ficam localizadas na sua parte mais interna. Basicamente, três tipos de células são produzidos: elementos traqueais, fibras e parênquima. Podem distinguir-se dois sistemas de orientação dessas células: o axial (longitudinal ou vertical) e o radial (transversal ou horizontal). O sistema axial é derivado das iniciais fusiformes do câmbio. É formado por células com o seu eixo maior orientado paralelamente ao eixo do órgão (caule ou raiz). São eles: elementos traqueais (elementos do vasos lenhosos e traqueídos), fibras e parênquima axial. O sistema radial é composto de fiadas de células orientadas horizontalmente (perpendiculares ao eixo do órgão) essencialmente parênquima lenhoso radial, mas também, com frequência, traqueídos radiais. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

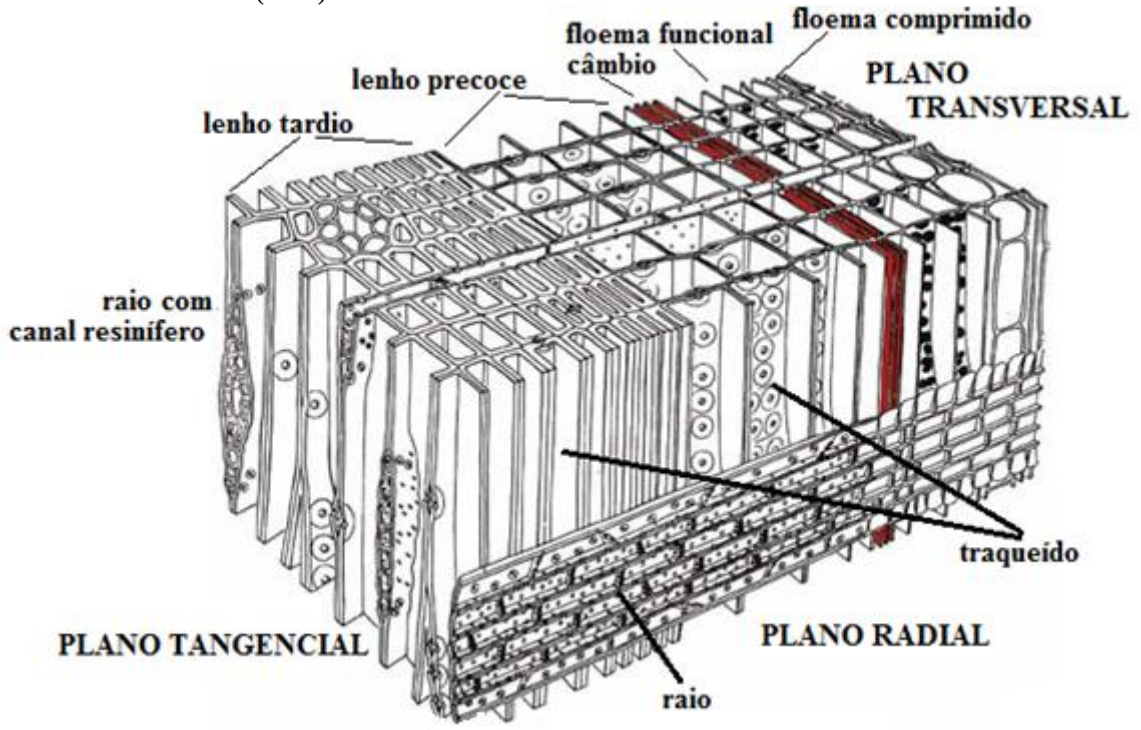



**FIGURA** 232 - Aspecto geral do lenho homogéneo de uma gimnospérmica, muito mais simples que o das angiospérmicas, por não apresentar elementos dos vasos (excepto Gnetophyta) e ser constituído quase que exclusivamente por traqueídos e raios As fibras típicas são raras entre as gimnospérmicas e o parênquima axial também é geralmente pouco abundante (excepto *Juniperus, Thuja, Sequoia e Podocarpus).* SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

# OS ANÉIS DE CRESCIMENTO, O CLIMA E A COMPONENTE GENÉTICA

Sobretudo nas regiões equatoriais em que prevalecem de forma continuada, condições favoráveis ao crescimento grande parte das espécies arbóreas, não apresenta anéis de crescimento pois a madeira produzida ao longo do ano tem características relativamente homogéneas. No entanto, indivíduos de outras espécies desenvolvendo-se nas mesmas condições pedoclimáticas apresentam anéis de crescimento.

Os factores climáticos, essencialmente o fotoperíodo e a flutuação das temperaturas e da disponibilidade em água, desempenham um papel importante na formação ou não dos anéis de crescimento, o que é certo é que tal capacidade parece ser em grande parte determinada geneticamente. Segundo SCHWEINGRUBER *et al.* (2006), esta constatação é valida não só para as regiões tropicais mas igualmente para as regiões temperadas como é o caso do sul da Europa, em que certas espécies apresentam anéis de crescimento e outras não.

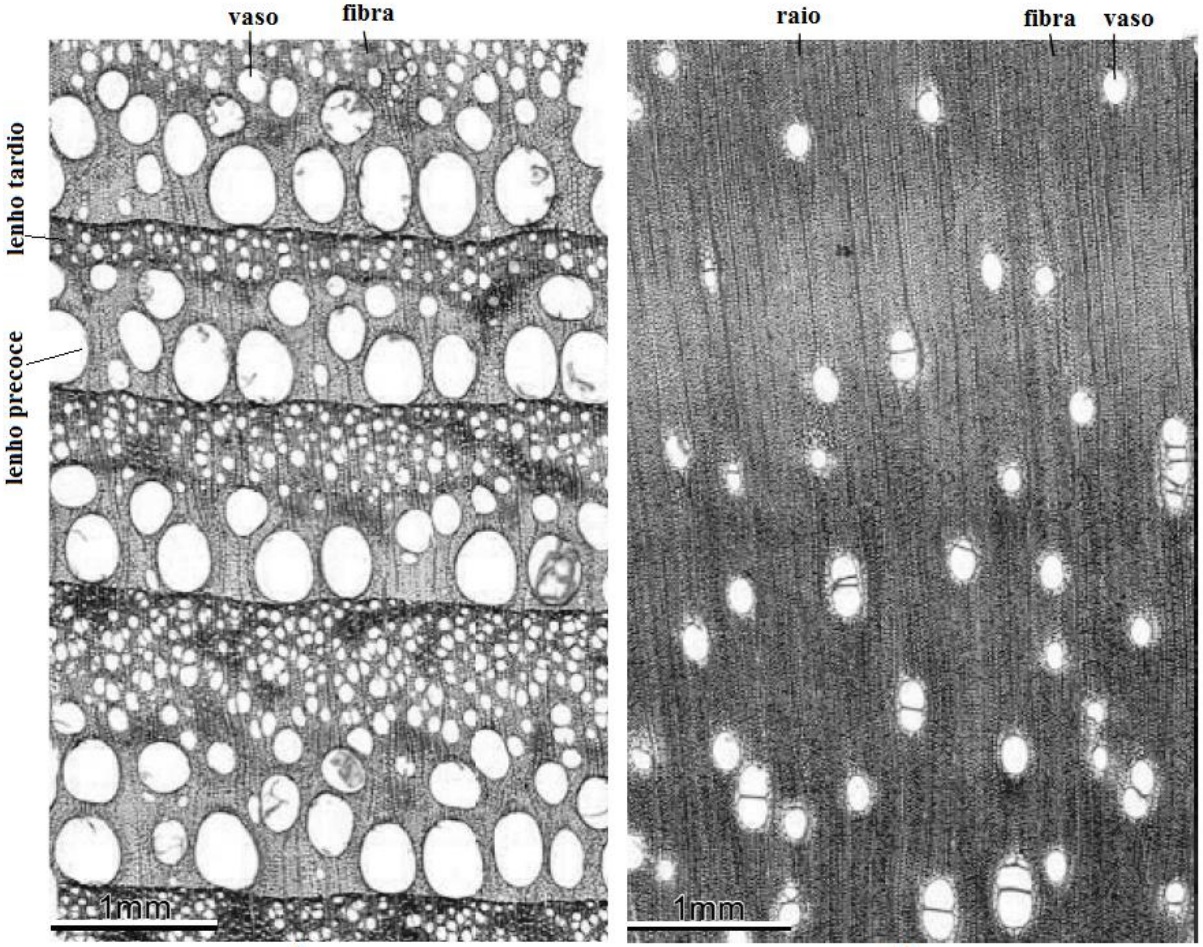



**FIGURA** 233 – Cortes transversais de duas espécies crescendo no sul de Portugal (Monchique): A, *Castanea sativa*, apresentando anéis de crescimento evidentes; B, *Eucalyptus* sp, em que não são discerníveis anéis de crescimento. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

## OS ANÉIS DE CRESCIMENTO E OS FACTORES AMBIENTAIS E OUTROS

A influência dos factores ambientais na estrutura do lenho tem sido estudada por diversos investigadores (SCHWEINGRUBER *et al.*, 2006). O impacto que os factores ambientais, exercem sobre a actividade cambial, repercute-se na diferenciação das células do xilema secundário, podendo alterar a sua estrutura, assim como as propriedades e qualidades tecnológicas da madeira.

Os factores ambientais parecem actuar no desempenho fisiológico das árvores como um todo, de tal forma que o seu desenvolvimento resulta da interacção entre as características genéticas da espécie e as variáveis externas às quais esta espécie se encontra sujeita. Factores como disponibilidade hídrica, altitude, latitude, constituição do solo e poluição podem alterar significativamente a estrutura anatómica do lenho.

Os elementos de vaso tornam-se maiores e ocorrem em menor número nas plantas em que o suprimento hídrico é adequado, enquanto naquelas sujeitas a deficit hídrico, os elementos de vaso tendem a ser menores e bastante mais numerosos.

A influência da latitude e da altitude sobre a anatomia da madeira é também evidente.

Com o aumento da latitude e altitude, os elementos de vaso tornam-se mais numerosos, mais estreitos e mais curtos; as fibras ficam mais curtas e os raios, mais baixos. Com o aumento da latitude ocorrerem espessamentos espiralados com maior frequência nos elementos traqueais e nas fibras.

A poluição parece afectar não só as propriedades quantitativas e qualitativas da madeira como a composição química de seus elementos celulares. A sujeição a poluição severa reduz a taxa de crescimento das árvores e estas produzem uma muito maior proporção de lenho tardio, sofrendo redução no tamanho dos elementos celulares (SCHWEINGRUBER *et al.*, 2006).

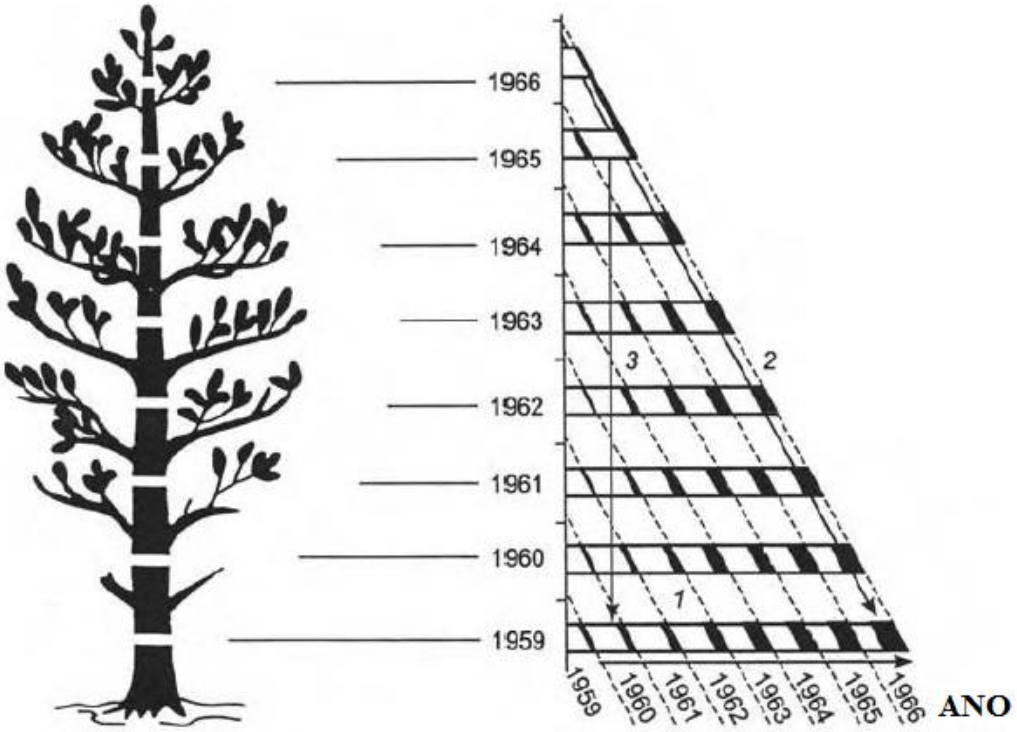



**FIGURA** 234 – Diagrama ilustrando uma série de cortes transversais efectuados a diferentes níveis no tronco de uma árvore. Pode fazer-se uma distinção entre factores com influência endógena e exógena. O transecto 1, que vai desde a região até á parte mais externa do tronco, percorre a madeira formada por um câmbio que funcionou em condições ecológicas externas bastante diversas entre os anos de 1959 e 1966. O transecto 2, percorre um câmbio que embora contínuo apresenta idades muito diferentes, sendo jovem e recém-formado no topo da árvore e idoso, na base do tronco. Neste exemplo a diferença de idade nem chega a ser de dez anos mas em certas árvores pode ultrapassar os 4 000 anos. Este câmbio com idades muito diferentes está sujeito às mesmas condições endógenas e exógenas. O transecto 3, paralelo à medula, percorre a madeira formada por um câmbio jovem cujo funcionamento ocorreu em condições ecológicas diferentes. VAGANOV *et al.* (2006).

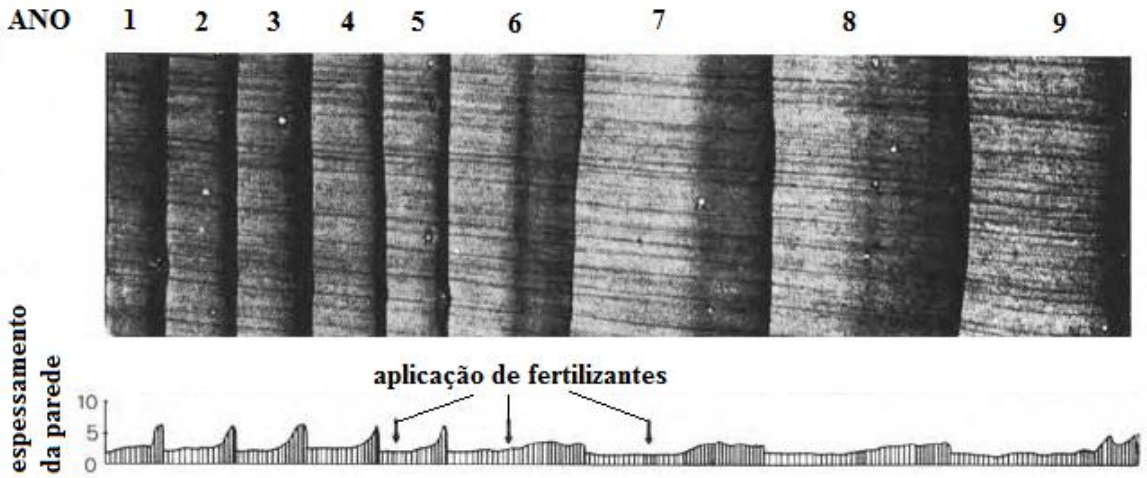



**FIGURA** 235 – Diagrama ilustrando o efeito da aplicação de fertilizantes no desenvolvimento dos anéis de crescimento e na espessura da parede dos elementos traqueias da madeira (traqueídos) em *Picea* sp. Os fertilizantes aplicados nos 5, 6 e 7, tiveram repercussão imediata em termos de aumento da espessura do lenho formado anualmente. Em contrapartida a espessura da parede dos traqueídos diminuiu de forma significativa. VAGANOV *et al.* (2006).

# REDUÇÃO NA ACTIVIDADE CAMBIAL DEVIDA AO ENSOMBRAMENTO

Anéis de crescimento mais amplos são característicos de árvores que se desenvolvem em boas condições de luminosidade. Pelo contrário o ensombramento provoca normalmente uma redução no vigor e consequentemente na produção de xilema secundário.

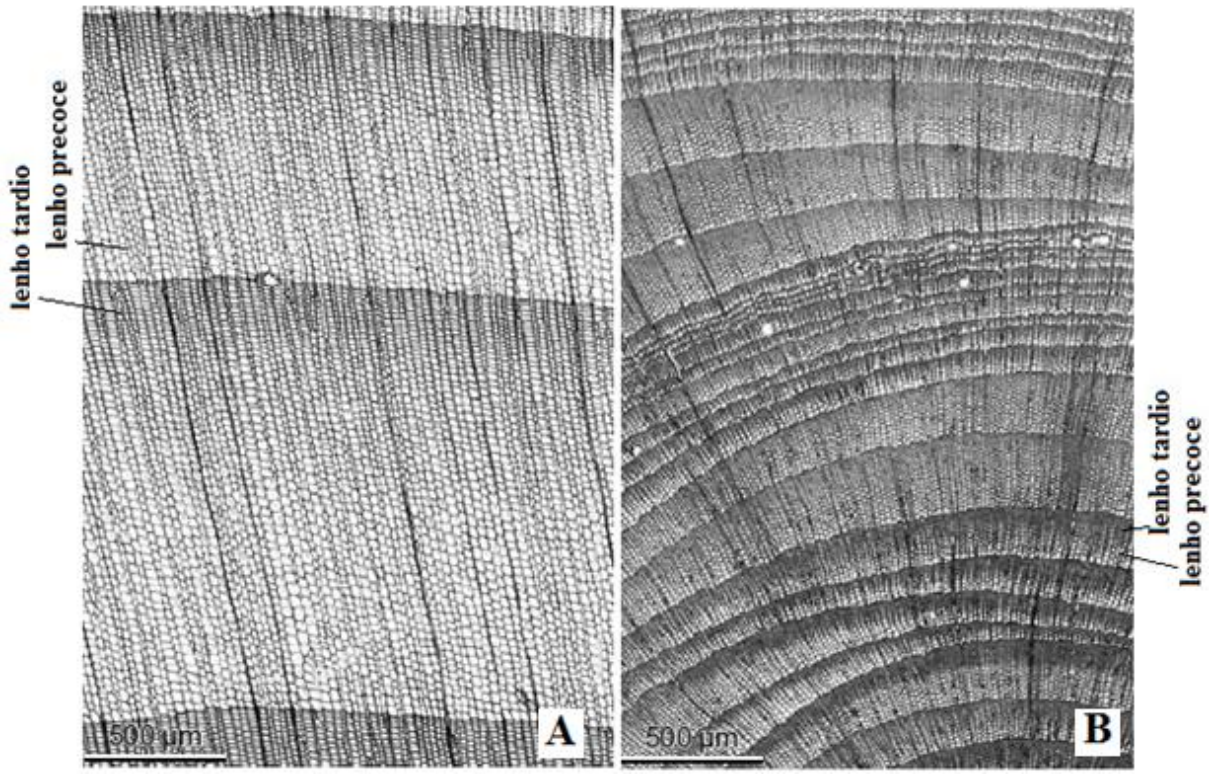



**FIGURA** 236 – *Picea abies*: A, anéis de crescimento amplos são característicos de árvores que se desenvolvem em condições de boa luminosidade. O lenho precoce é largo e aberto enquanto os elementos do lenho tardio se apresentam muito mais estreitos e compactos; B, anéis de crescimento estreitos são típicos de árvores que se desenvolvem em condições de luminosidade reduzida. O lenho precoce é muito estreito ao passo que o lenho tardio se apresenta bastante mais amplo. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

# DISPONIBILIDADE HÍDRICA E ACTIVIDADE CAMBIAL

Os elementos de vaso tornam-se maiores e ocorrem em menor número nas plantas em que o suprimento hídrico é adequado, enquanto naquelas sujeitas a deficit hídrico, os elementos de vaso tendem a ser menores e mais numerosos.

Períodos de secura durante a estação de crescimento provocam flutuações significativas na densidade do lenho, como acontece, por exemplo, na região mediterrânica e nas regiões sujeitas a clima de monção. Tanto as secas profundas como os períodos de grande disponibilidade hídrica reflectem-se na estrutura do lenho. A secura estival precoce tende a retardar o crescimento do lenho e a desencadear um maior espessamento das paredes celulares, enquanto quedas pluviais no final do verão tendem a acelerar o desenvolvimento do lenho e a produzir um segundo crescimento precoce, antes da formação do lenho outonal.

As angiospérmicas, arbustos e eventualmente árvores que crescem em locais áridos e semi-áridos apresentam vasos de pequeno diâmetro num parênquima paratraqueal ou apotraqueal abundante. Na região boreal e regiões sub-árticas, os arbustos apresentam geralmente vasos de pequeno diâmetro num parênquima apotraqueal abundante (SCHWEINGRUBER *et al.*, 2006).

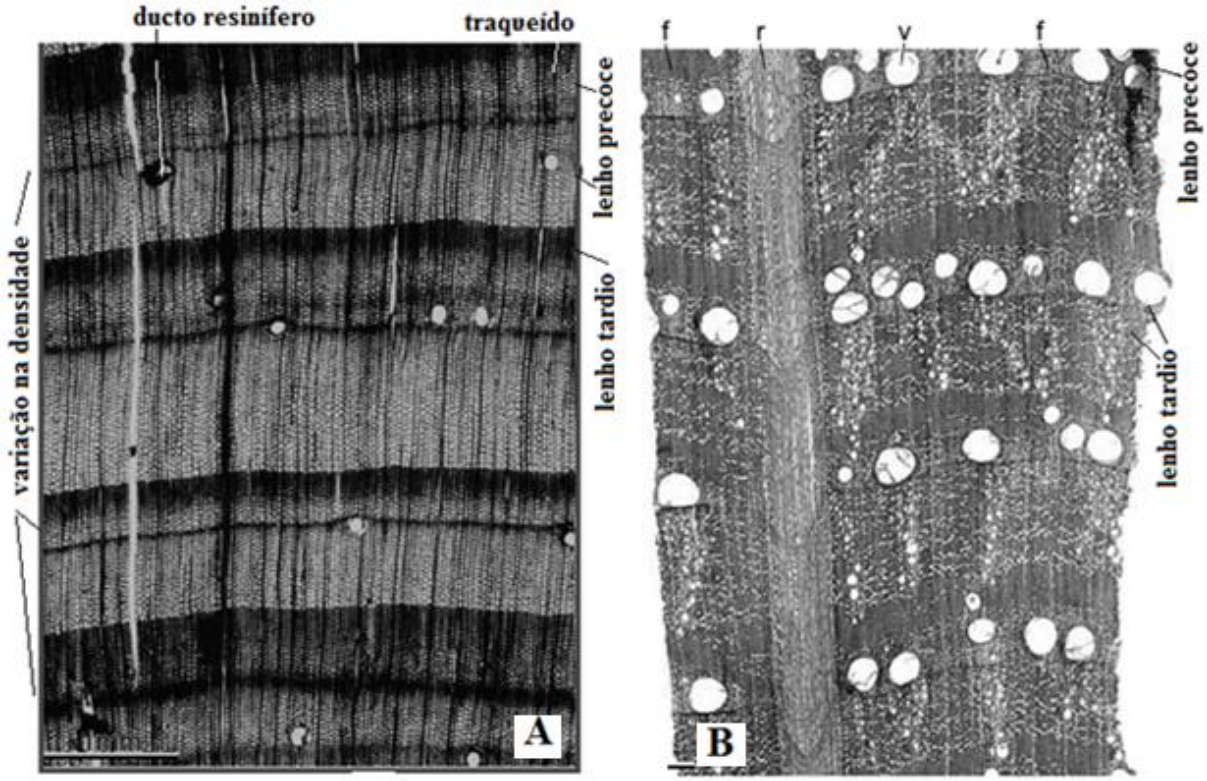



**FIGURA** 237 – A, variações intra-anuais na densidade do lenho de *Pinus leiophylla*, desenvolvendo-se sob um clima de monção. Uma secura estival precoce retarda o crescimento do lenho e desencadeia um maior espessamento da parede celular. As chuvas no fim do verão aceleram o desenvolvimento do lenho e produzem um segundo crescimento no lenho precoce antes da formação do lenho outonal; B, variações periódicas intra-anuais no lenho de *Quercus pubescens* desenvolvendo-se sob clima mediterrânico. Uma secura estival precoce desencadeia a formação de uma densa banda de fibras. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

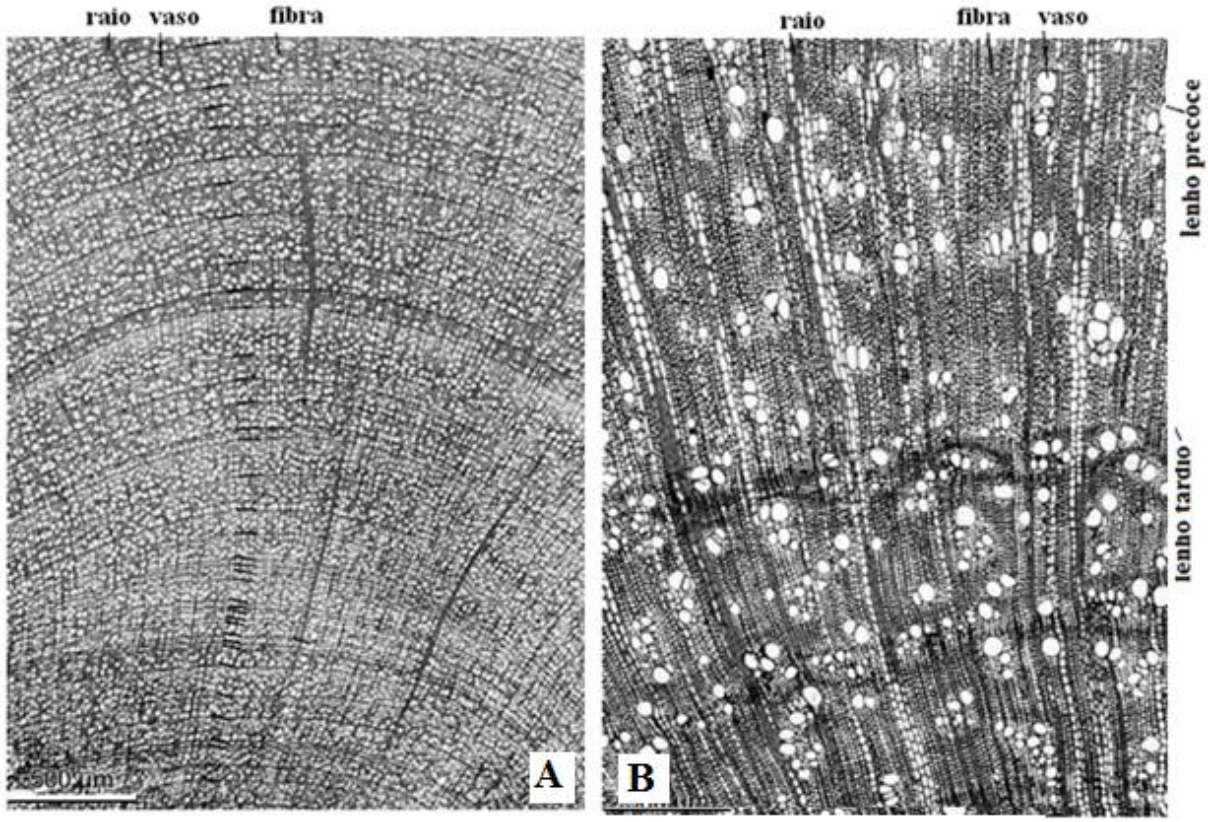



**FIGURA** 238 – A, *Rhododendron parviflora*, arbusto desenvolvendo-se na região boreal (Sibéria) e que apresenta vasos de pequeno diâmetro (inferior a 30 ym); B, *Withania adpressa*, arbusto desenvolvendo-se numa região árida de Marrocos e que apresenta vasos cujo maior diâmetro não excede 50 ym. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

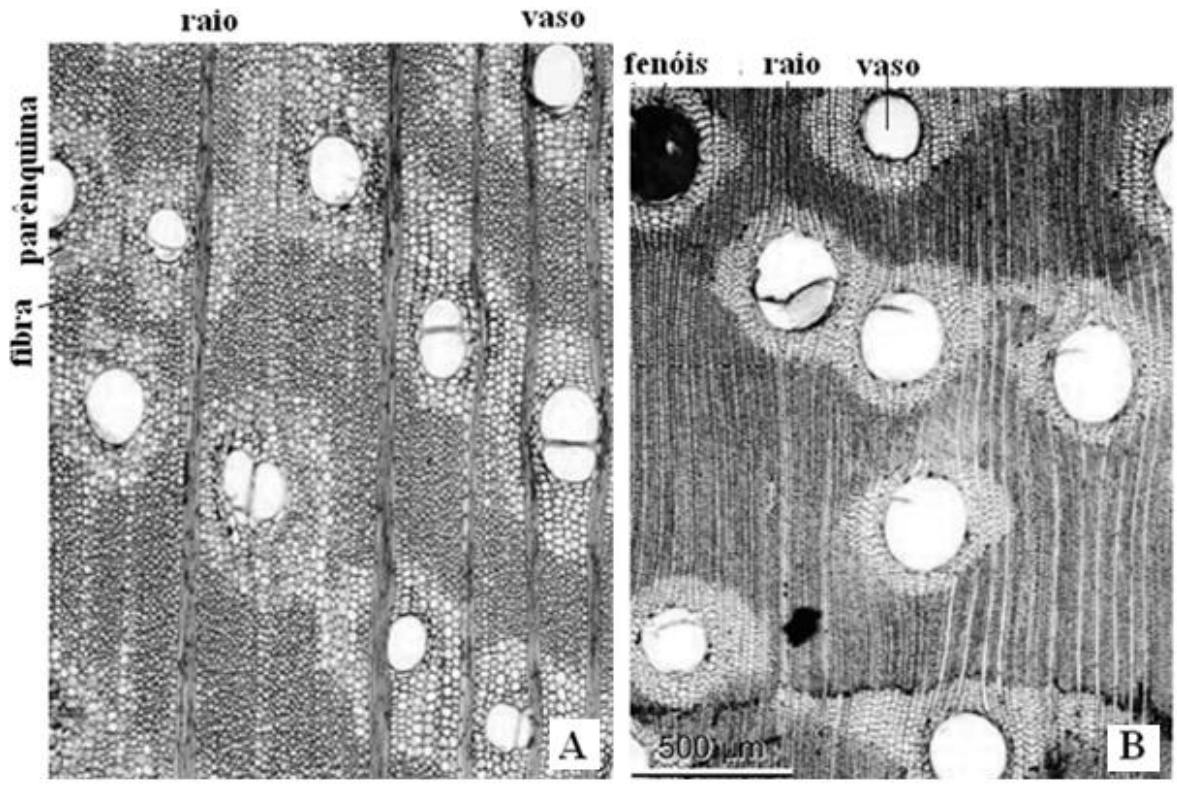



**FIGURA** 239 – A, *Acacia abyssinica*, indivíduo crescendo na região tropical, com vasos caracteristicamente de grandes dimensões (diâmetro superior a 100 ym) rodeados por parênquima paratraqueal; B, *Microberlinia* sp., indivíduo oriundo da floresta tropical húmida (5200 mm de precipitação anual) apresentando vasos de enormes dimensões (diâmetro superior a 200 ym) rodeados por parênquima paratraqueal. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

# ESFOLIAÇÃO CAUSADA POR POLUIÇÃO QUÍMICA OU RADIOACTIVA

As emissões de gases poluentes apresentam entre outros efeitos nefastos um aumento da perda folhas (esfoliação) e uma aceleração na taxa de decomposição do lenho. A diferenciação celular na zona cambial não sofre alteração significativa. No entanto a esfoliação devida, por exemplo, a dióxido de enxofre, é acompanhada de uma redução no crescimento radial. Os anéis de crescimento anual nas coníferas tornam-se mais delgados e apresentam uma menor produção de elementos de lenho tardio, durante os períodos de maior poluição. Nas betuláceas, pelo contrário a camada de lenho tardio permanece inalterada enquanto a produção de lenho precoce é sensivelmente reduzida. A radioactividade como ficou comprovado no acidente de Chernobyl, altera o padrão de divisões na região cambial causando irregularidades diversas. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

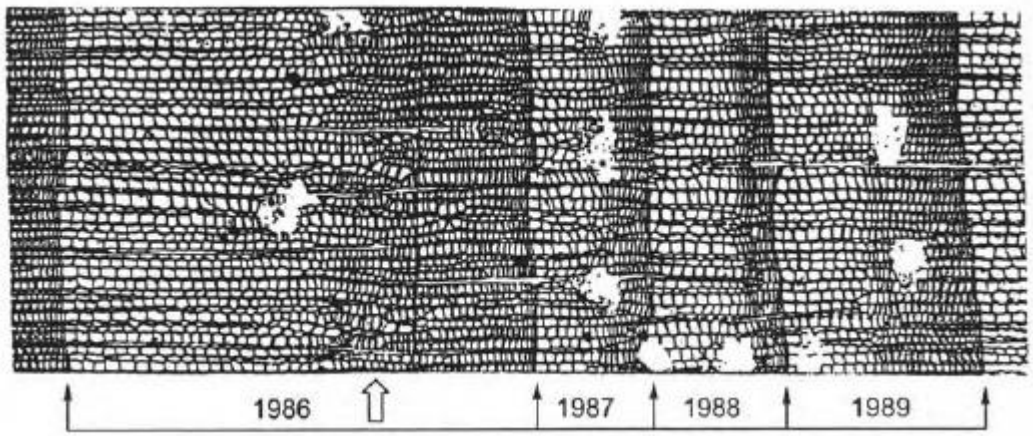



**FIGURA** 240 – Diagrama ilustrando a estrutura anatómica típica dos anéis de lenho formados após o incidente nuclear de Chernobyl. A seta larga e aberta aponta as irregularidades na formação dos traqueídos. VAGANOV *et al.* (2006).

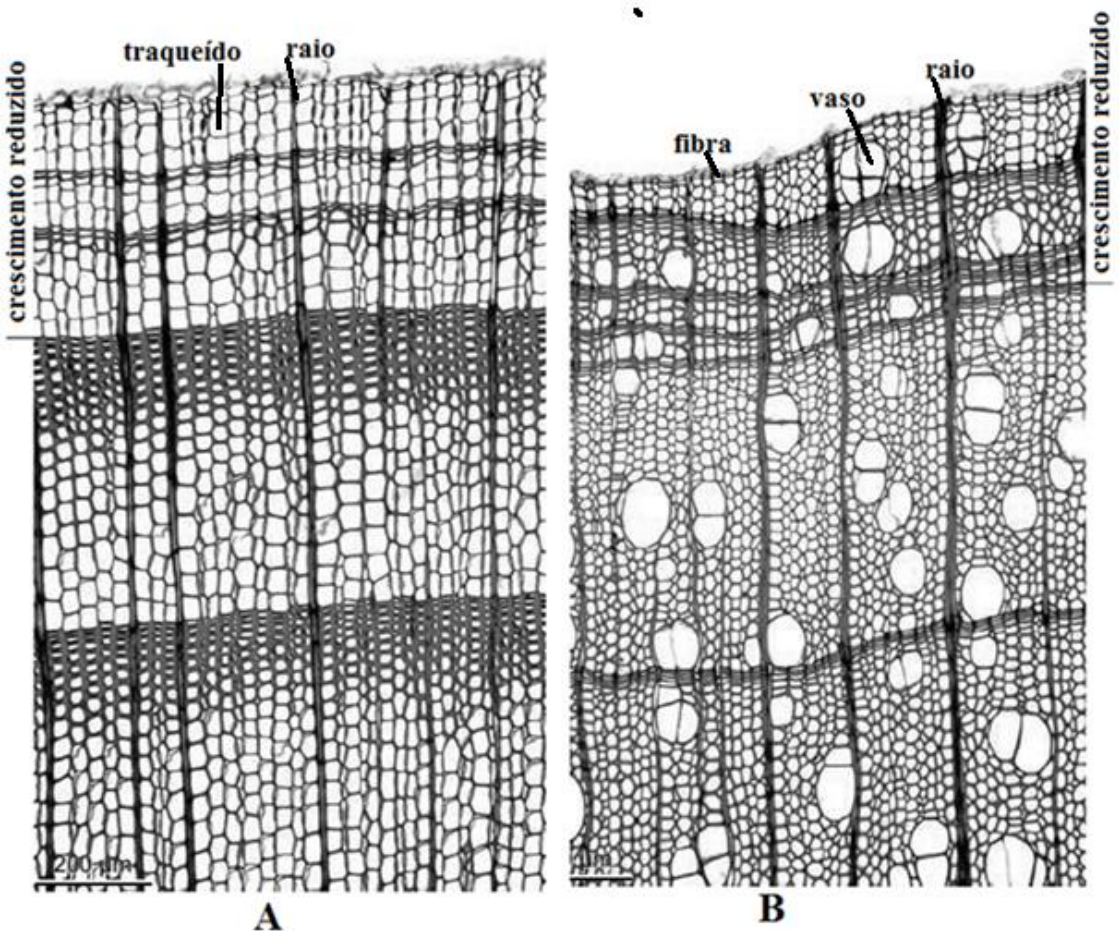



**FIGURA** 241 – A, redução significativa na extensão dos anéis de crescimento, nos últimos 3 anos, em *Larix sibirica*, devido a poluição com ácido sulfúrico na região da Norilsk (Sibéria); B, redução na produção de lenho precoce em *Betula pendula*, devido a poluição com ácido sulfúrico na região da Norilsk (Sibéria). SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

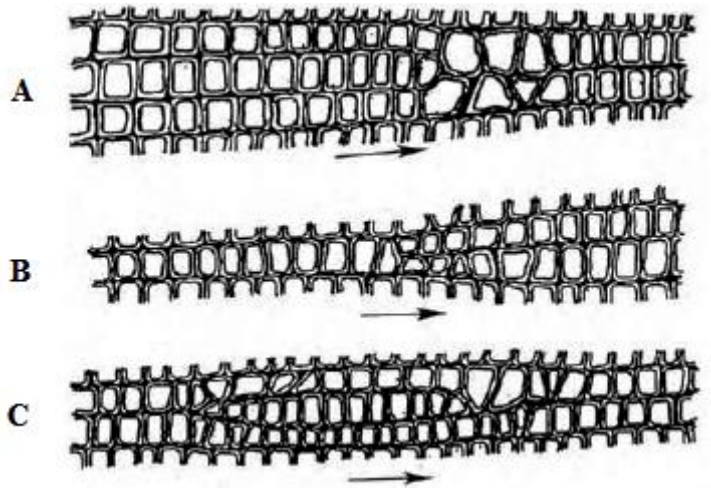



**FIGURA** 242 – Diagrama de pormenor ilustrando as principais irregularidades na formação dos traqueídos como consequência da radioactividade após o acidente nuclear de Chernobyl: A) interrupção no desenvolvimento de uma fiada de traqueídos; B, aumento no número de fiadas de traqueídos (dicotomização); C, desenvolvimento de fiadas inclusas de traqueídos. VAGANOV *et al.* (2006).

## REDUÇÃO NA ACTIVIDADE CAMBIAL DEVIDA À PODA

Por acção da poda a área fotossintetizadora fica significativamente diminuída. As prioridades da árvore passam a ser a emissão de rebentação em desfavor do crescimento secundário, pelo que a actividade cambial é significativamente reduzida.

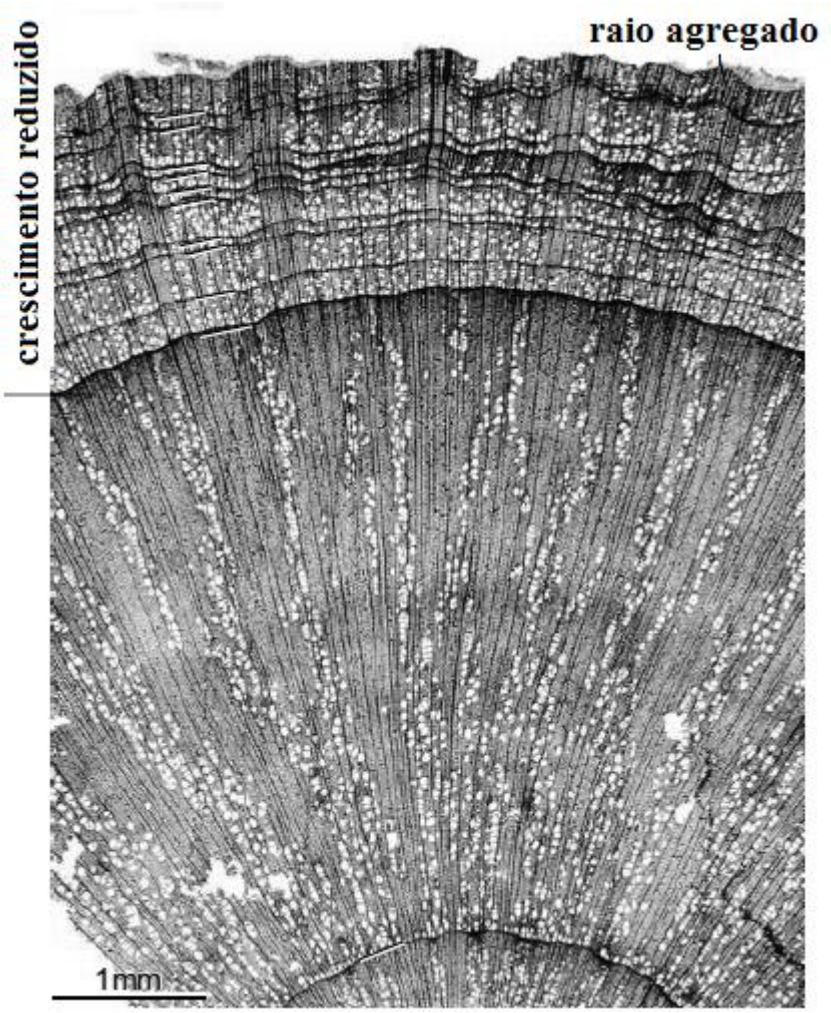



**FIGURA** 243 – A, redução significativa na extensão dos últimos anéis de crescimento de *Corylus avellana*, causada por podas severas efectuadas de forma sistemática nos últimos anos. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

# 5.3.3. MADEIRA DE REACÇÃO

Os anéis de crescimento dispõem-se normalmente de uma forma concêntrica. Porém, nem sempre assim acontece, nomeadamente no caso da chamada **madeira de reacção**.

Como é sabido, é frequente, as árvores apresentarem eixos crescendo sensivelmente na vertical, caso do tronco ou troncos principais e outros crescendo obliquamente, como sejam muitas das ramificações. Acontece que, enquanto nos caules dispostos na vertical o crescimento secundário se efectua de tal modo que os anéis de crescimento de madeira de dispõem concentricamente e têm a forma mais ou menos circular; nos caules crescendo obliquamente porque a madeira da face superior se encontra sujeita a forças de tensão e a da face inferior à compressão, os anéis de lenho apresentam-se excêntricos, já que o câmbio produz mais lenho para uma das faces.

As porções mais espessas dos vários anéis de crescimento constituem no seu conjunto o **lenho** ou **madeira de reacção.**

Nas gimnospérmicas a madeira de reacção apresenta-se localizada para a face inferior do ramo, sujeita a compressão e por isso toma a designação de **lenho de compressão**.

O lenho de compressão causa maior alongamento da face inferior do ramo que cresce inclinado, provocando o seu estiramento para cima e permitindo-lhe adquirir ou readquirir uma posição de crescimento mais na vertical. O lenho de compressão possui mais lenhina e menos celulose do que a madeira normal, e a sua contracção longitudinal após a secagem é muito superior à da madeira normal, o que lhe confere baixo valor comercial.

Nas eudicotiledóneas lenhosas a madeira de reacção apresenta-se localizada para a face superior do ramo, sujeita a tracção e por isso toma a designação **lenho de tracção ou tensão**. O processo é normalmente o inverso daquele que se verifica nas gimnospérmicas. O lenho de tensão está associado a um menor alongamento da face

superior do ramo que cresce inclinado, provocando o seu estiramento para cima e permitindo-lhe adquirir ou readquirir uma posição de crescimento mais favorável, mais próxima da vertical

O lenho de reacção é anatomicamente muito diferente do lenho circundante. Como refere CUTTER (1987), o lenho de compressão é muito mais compacto e escuro que o lenho normal e os seus traqueídos são mais curtos e mais espessamente lenhificados. Como resultado da estrutura e composição química das paredes dos traqueídos, o lenho de compressão é geralmente mais pesado.

No lenho de tracção, das eudicotiledóneas lenhosas, os vasos têm um diâmetro muito menor e as fibras, denominadas normalmente **fibras gelatinosas** ou **mucilaginosas**, apresentam uma camada celulósica interna, "de reforço", que é normalmente conhecida pela designação de **camada gelatinosa**. Segundo FAHN (1990) podem distinguir-se dois tipos de lenho de tensão: **lenho de tensão compacto**, em que as fibras gelatinosas formam camadas compactas contínuas *(e.g., Acer)* e o **lenho de tensão difuso**, em que as fibras gelatinosas se apresentam dispersas, conjuntamente com outras fibras não gelatinosas. Nalgumas espécies *(e.g., Carica papaya, Ochroma pyramidale)* a madeira de tensão não apresenta fibras gelatinosas.

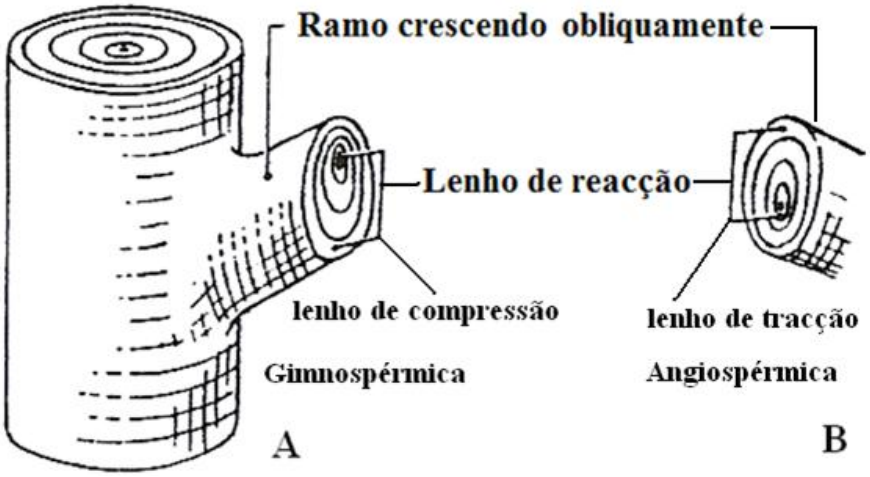



**FIGURA** 244 - Aspecto do **lenho de reacção** em ramos que se desenvolvem obliquamente e cujos anéis de crescimento são excêntricos ao contrário do que acontece no tronco principal, erecto, cujos anéis de crescimento são concêntricos: A, gimnospérmicas (**lenho de compressão**); B, angiospérmicas (**lenho de tensão ou tracção**). CAMEFORT (1997).

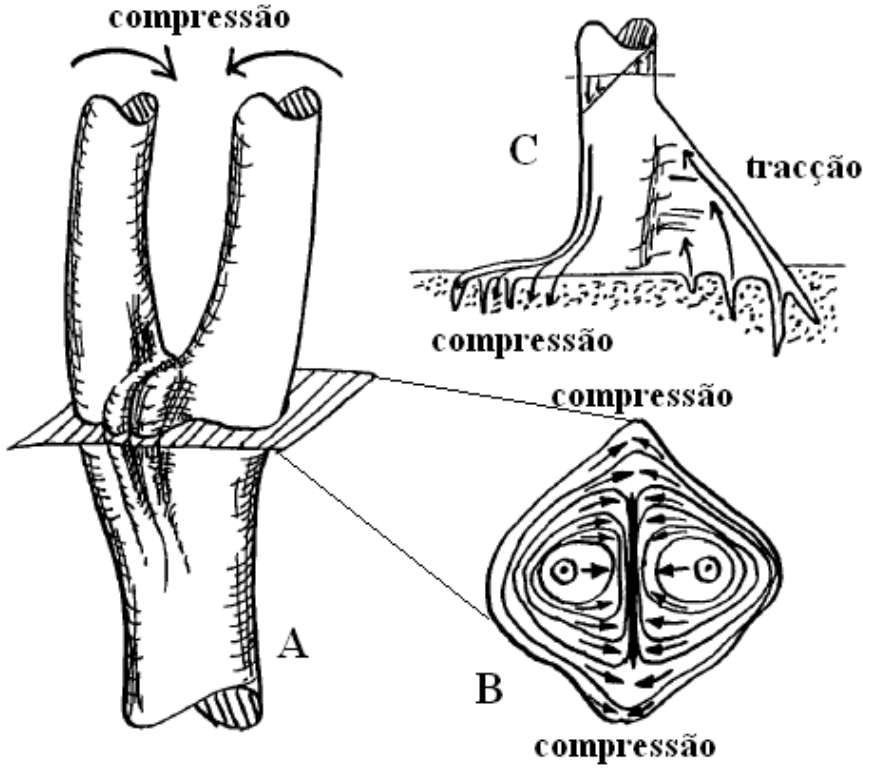



**FIGURA** 245 – A, tronco bifurcado sujeito a elevadas forças de compressão na região de contacto das duas ramificações, o que conduz à formação de lenho de tensão, representado no corte transversal (B); raiz tabular de *Ficus* sp., sujeita a forças de tracção e de compressão. GARTNER (1995).

O **lenho de reacção** também se forma noutras situações para além dos eixos que crescendo inclinados, pretendem adquirir uma posição vertical ou adquiri maior resistência. É o caso, por exemplo das raízes tabulares de certos *Ficus*, e dos ramos bifurcados (**FIGURAS** 245 e 247).

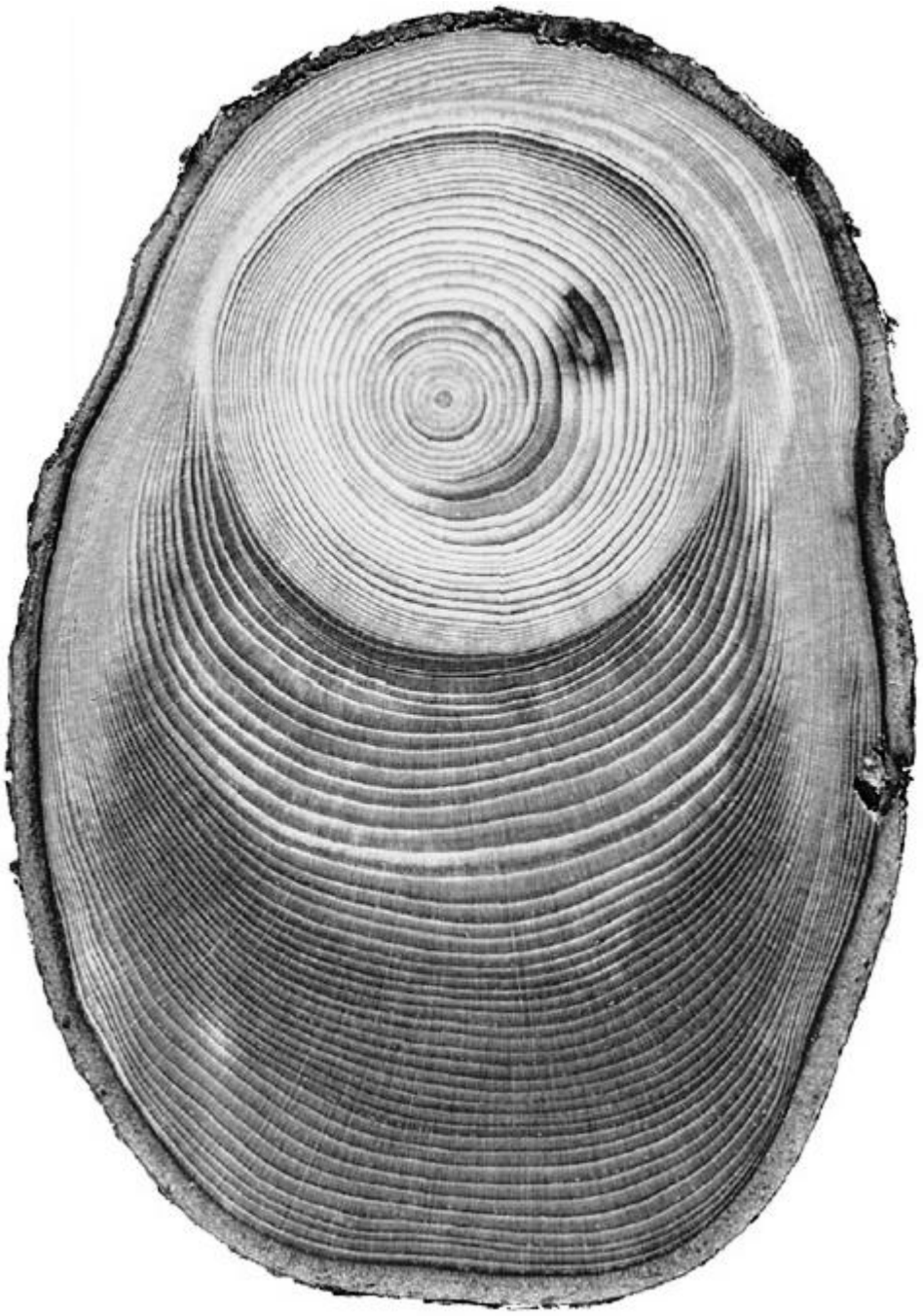


**FIGURA** 246 - Aspecto do **lenho de reacção** em *Picea abies* (gimnospérmica). Os anéis concêntricos da parte mais clara referem-se a uma fase do crescimento da árvore em que esta se desenvolvia na vertical. Os anéis excêntricos, mais escuros, **madeira de compressão**, indicam resposta a stress mecânico posterior. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

Observações efectuadas por diversos investigadores levam a supor que a formação da madeira de reacção é controlada pela concentração em hormonas de crescimento, nomeadamente auxinas, na região cambial. A inclinação dos ramos geraria uma distribuição não uniforme das auxinas. A diferente reacção de gimnospérmicas e angiospérmicas poderia ser explicada por um comportamento fisiológico distinto das iniciais cambiais num e noutro caso.

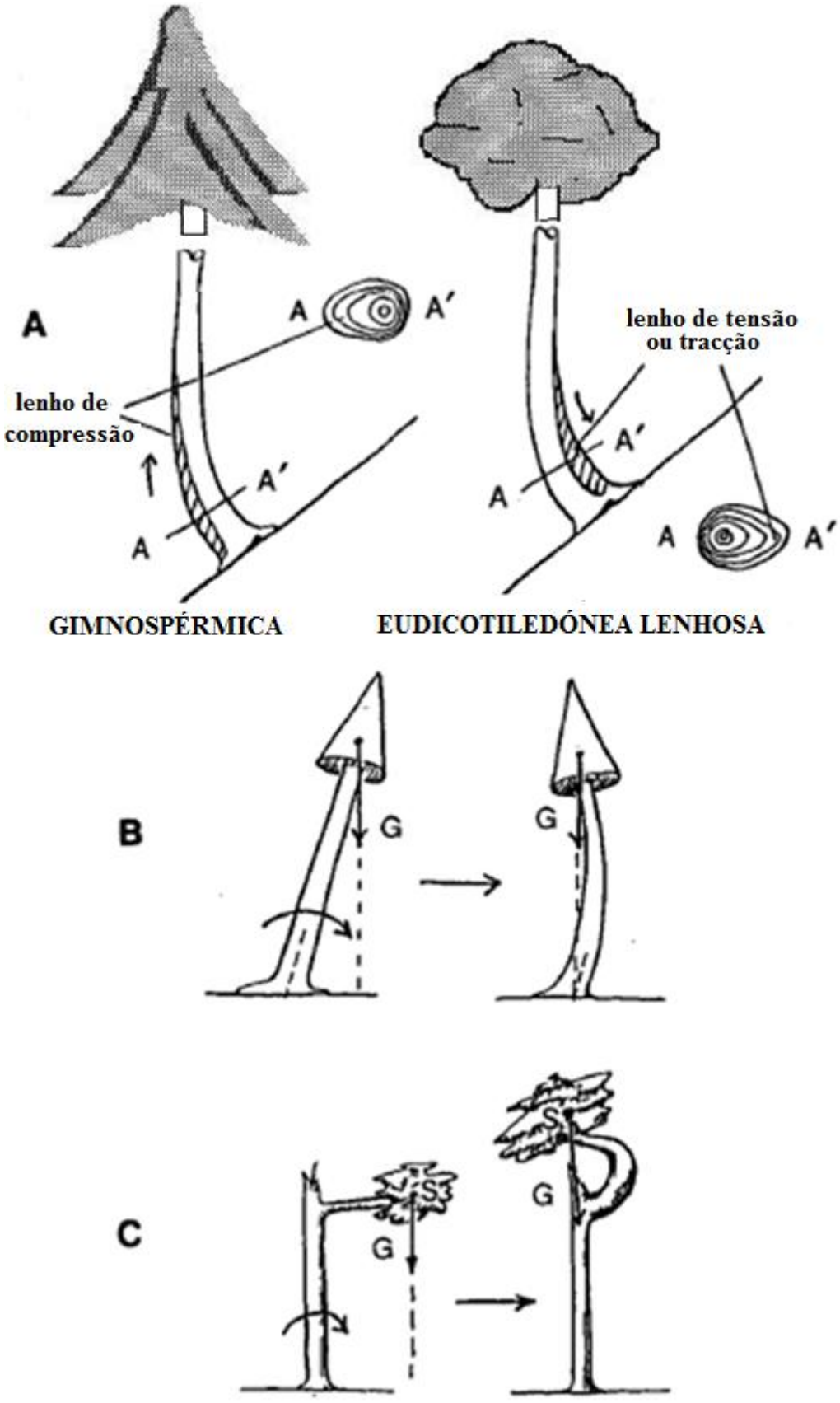



**FIGURA** 247 – A-B, Duas estratégias diferentes para o caule adquirir uma posição de crescimento vertical, mais favorável, numa situação de forte declive (A) e num solo plano (B): a gimnospérmica desenvolveu lenho de compressão, enquanto a eudicotiledónea lenhosa formou lenho de tracção (tensão); C, o lenho de compressão e/ou lenho de tensão também se formam em ramos secundários, como resposta à sua necessidade em adquirirem uma posição próxima do eixo principal para substituírem o tronco que eventualmente possa ter sido danificado. G, centro de gravidade. GARTNER (1995).

# 5.3.4. CERNE E ALBURNO

No lenho das árvores, na sua porção mais interna, mais idosa, as células do parênquima lenhoso acabam por morrer. Além disso, os elementos traqueais tornam-se inactivos, umas vezes por **tilose**, ou seja, formação de **tilos**, outras por **deposição de gomas, taninos, resinas, corantes ou óleos**.

Os tilos formam-se quando as células de parênquima, adjacentes a um elemento de vaso ou traqueído, se projectam através das pontuações para o lúmen do elemento traqueal, obliterando-o. A ocorrência dos tilos evita o **fenómeno da cavitação**, queda repentina de pressão devido è formação de bolhas de ar, que impediria o transporte de água pelos elementos condutores contíguos ainda activos. Os tilos podem possuir paredes delgadas ou muito espessas (esclerificadas) e apresentar, ou não, conteúdo de amido, cristais, compostos fenólicos, resinas e gomas. Ferimentos externos além do ataque de agentes xilófagos podem provocar o surgimento dos tilos. A formação de tilos é um processo irreversível que, esporadicamente, pode também acontecer nas fibras.

Nas gimnospérmicas o tamponamento dos elementos traqueais inactivos ocorre pela aspiração do **torus**, que bloqueia a abertura da pontuação, formando-se aquilo que se designa por **pontuação aspirada**.

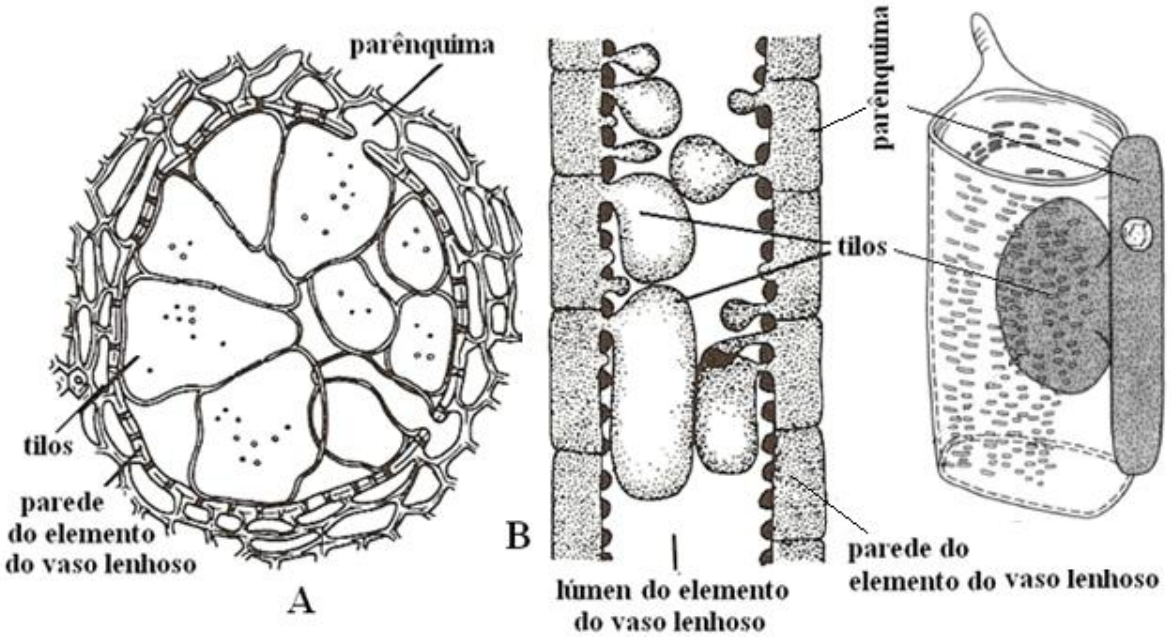



**FIGURA** 248- A, observação da tilose num vaso lenhoso de *Robinia pseudacacia*, em corte transversal; B, corte longitudinal de elementos dos vasos lenhosos de *Vitis vinífera*, observando-se a formação de tilos com origem nas células do parênquima adjacente; C, diagrama tridimensional de um elemento de vaso lenhoso com tilose. Adap. FAHN (1990).

A formação de gomas pode ter origem e significado diversos.

Nos citrinos a **gomose**, ou seja, o desenvolvimento de ductos ou **canais gomíferos**, tem origem esquizogénea na região cambial e surge como resposta a infecção pelo fungo *Phytophthora citrophthora*. Num número muito significativo de espécies verifica-se um outro tipo de gomose, a produção de gomas que causam o entupimento dos elementos traqueais, num processo um tanto semelhante ao que se passa com a tilose.

A porção mais interna, não funcional, designa-se por **lenho inactivo, cerne,** ou **durame** e tem normalmente uma cor mais escura. Toda a restante parte do lenho, mais externa, perfeitamente funcional, designa-se por **lenho activo, borne** ou **alburno**.

A relação entre as quantidades de durame e alburno formados, assim como o grau de diferenciação sobretudo no que respeita à coloração entre aquelas duas sub-regiões do lenho é bastante variável com as espécies sendo possível distinguir, neste particular, quatro tipos de madeiras:

- madeiras sempre com diferenciação notória de coloração entre o alburno e o cerne, caso, por exemplo, de *Quercus robur;*

- madeiras facultativamente com diferença de coloração entre o alburno e o cerne, caso, por exemplo, de *Fraxinus excelsior* e de *Beilsmiedia tawa;*

- madeiras com formação tardia do durame (e.g. *Carpinus betulus*);

- madeiras com durame claro, relativamente indistinto do alburno dada a produção/armazenamento de poucas substâncias pigmentadas. É o caso, por exemplo, de *Abies alba.*

No cerne, as alterações das paredes celulares e as inclusões conferem frequentemente à madeira um elevado grau de polimento e dureza. Embora os produtos de deposição mais frequentes sejam gomas, taninos, resinas e corantes, na teca *(Teca grandis )* as inclusões compõem-se essencialmente de sílica, e no pau-cetim *(Chloroxylon swietinia)* de oxalato de cálcio. Um bom exemplo de corantes armazenados a nível do cerne, são as hematoxilinas provenientes do campeche *(Haematoxylon campechianum)* bastante utilizadas como corante em estudos citológicos. No caso da deposição de taninos, crê-se que estes actuam como antibiótico protector pois o cerne das madeiras com maior durabilidade, casos do mogno *(Swietenia mahogoni)* e do ébano (*Diospyros* sp.) apresentam apreciáveis quantidades de taninos (MAUSETH, 2008).

Em certas espécies dos géneros *Populus* e *Salix*, praticamente não se forma cerne, motivo porque os troncos têm tendência para se tornar ocos com o envelhecimento (STERN *et al.*, 2010).

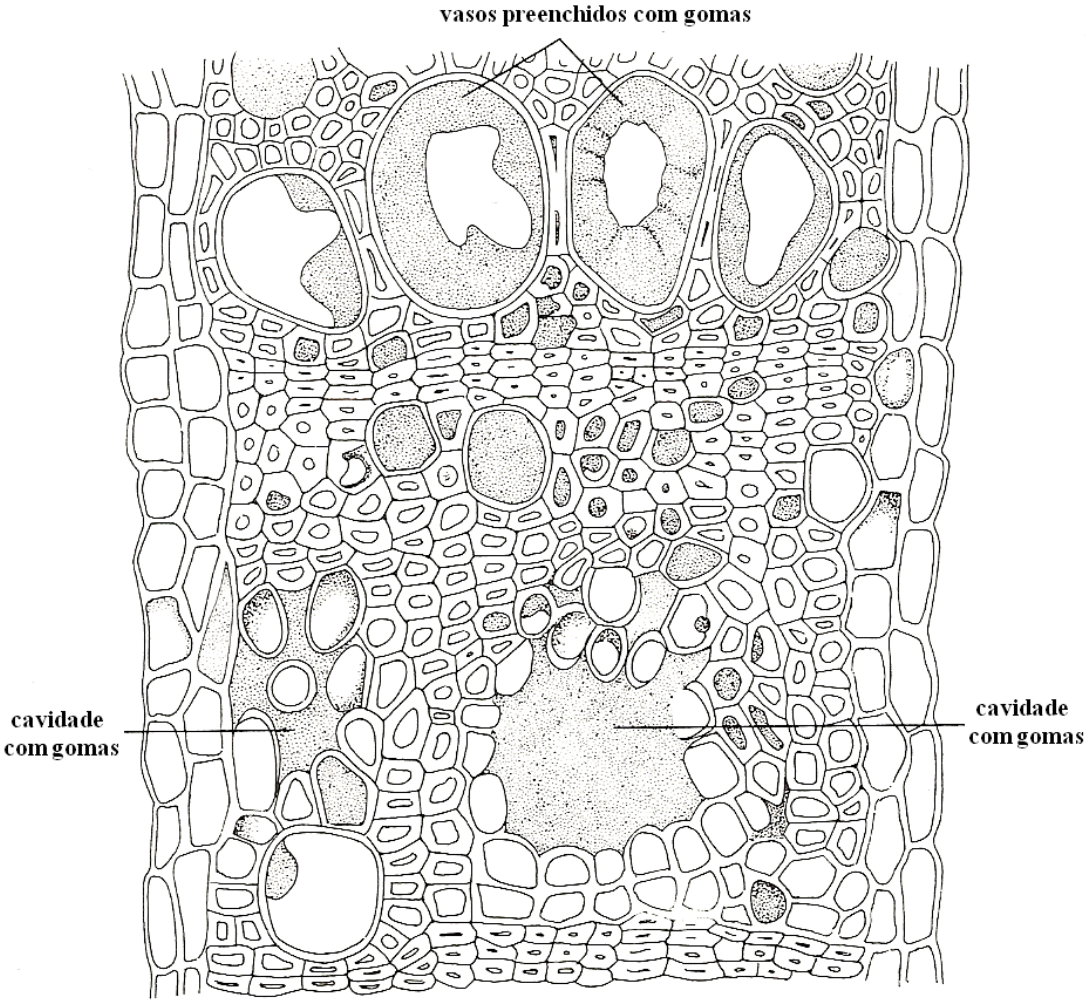



**FIGURA** 249- Perda de funcionalidade dos elementos dos vasos lenhosos devido à deposição de gomas. DICKISON (2000).

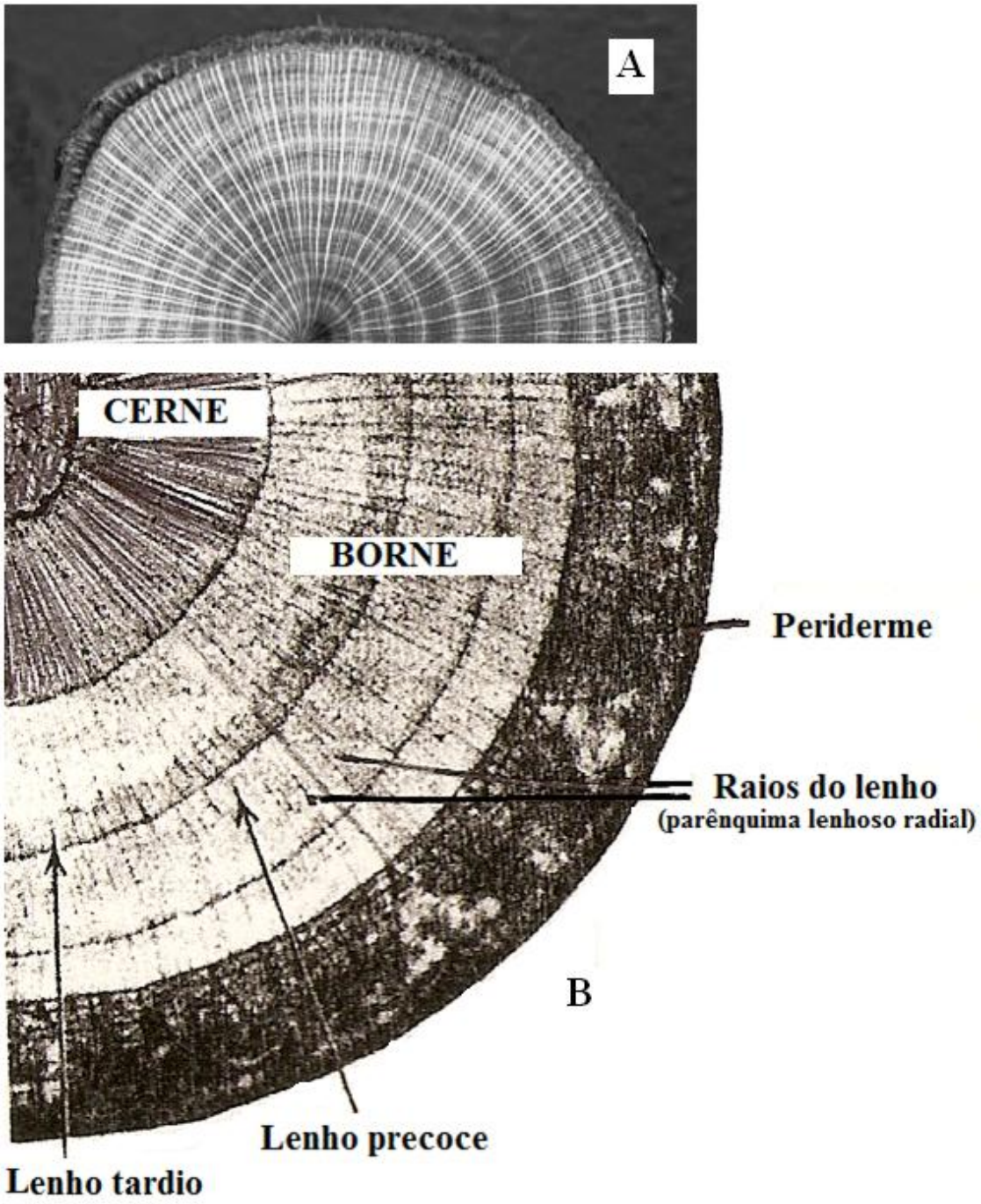



**FIGURA** 250- A, corte transversal de um caule lenhoso de *Hakea* sp., em que se nota não existir diferenciação do lenho em cerne e alburno; B, corte transversal de um caule lenhoso de *Melia azedarach*, distinguindo-se uma região central mais escura, o **cerne** e outra mais clara, o **borne**. A proporção de alburno e cerne, e a gradação de diferenças visíveis entre estes, varia muito de espécie para espécie. Algumas, como o bordo *(Acer sp.)*, a bétula *(Betula sp.)* e o freixo (*Fraxinus sp.*), possuem alburnos largos; enquanto outras como a acácia *(Robinia sp.)*, a catalpa (*Catalpa sp.*) e o teixo (*Taxus bacata)* possuem alburnos estreitos. Em outras árvores, como os choupos (*Populus spp.*), os salgueiros *(Salix spp.)* e os abetos *(Abies spp.*), não existe uma clara distinção entre o cerne e o alburno. As mudanças que ocorrem no cerne fazem com que a sua madeira apresente maior durabilidade que o lenho extraída do alburno. O cerne é menos susceptível aos ataques por microrganismos e menos penetrável por líquidos (inclusive, líquidos preservantes). Em certas espécies, o tempo requerido para que o alburno se converta em cerne é relativamente curto, enquanto noutras é necessário que decorra bastante tempo. Adap. CARLQUIST (2001).

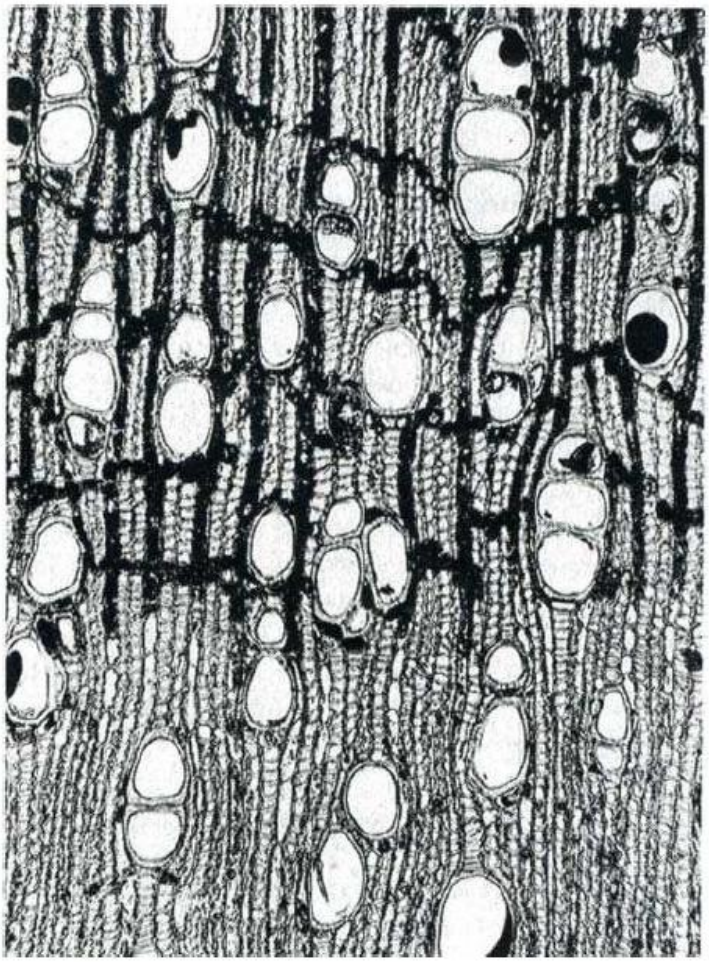


**FIGURA** 251- Corte transversal do caule *Excoecaria parviflora*, observando-se o início da deposição de polifenóis diversos no lenho que assim se irá progressivamente transformando em cerne. PALLARDY (2008).

# 5.3.5. CARACTERÍSTICAS GERAIS DAS MADEIRAS

Os principais factores na descrição das madeiras são: **cor, textura, veio, densidade** e **aparência**. Estas características são úteis não somente na identificação de vários tipos de madeiras, como também são responsáveis pelo seu maior ou menor valor comercial.

A **cor** das madeiras varia tanto entre diferentes espécies de madeiras, quanto entre madeiras de uma mesma espécie. A cor do cerne pode ser uma característica importante na identificação da madeira. Além disto, a cor pode ser responsável, em parte, pelos usos preferenciais da madeira. Cernes de cores mais escuras tendem a ser preferidos para móveis de elevada qualidade.

O **veio (grã)** da madeira refere-se à disposição dos elementos da madeira, ou componentes axiais — fibras, traqueídos, células parenquimatosas e vasos — quando considerados *como um todo*. O alinhamento dos componentes axiais reflecte o alinhamento das iniciais fusiformes que os originaram. Quando todos os elementos estão orientados paralelamente ao eixo longitudinal, o veio diz-se ***direito***. Quando o alinhamento, dos elementos axiais do lenho, não coincide com o do eixo longitudinal da peça, a madeira diz-se com veio ***cruzado*** ou **madeira *reversa***. *A designação de veio* ***em espiral*** ou ***ondulado*** é empregue quando o arranjo dos elementos segue um padrão espiralado. E, se a orientação da espiral é contrária, a intervalos mais ou menos regulares, ao longo de um único raio, o veio da madeira diz-se ***entrecruzado***.

A **textura** da madeira refere-se ao tamanho relativo, bem como às variações de tamanho dos elementos celulares, nos anéis de crescimento. A textura ***grosseira*** resulta da presença de faixas largas com vasos grandes e raios largos (madeiras com elevada porosidade). A textura ***fina*** refere-se à presença de pequenos vasos e raios finos. A textura ***uniforme*** *traduz a* uniformidade das dimensões das células, não existindo uma grande diferença entre o lenho inicial e o tardio. A textura é ***irregular*** quando, nos anéis de crescimento, existem diferenças notórias entre o lenho inicial e o tardio.

A **densidade** da madeira é o mais importante indicador da resistência, dureza e facilidade em ser trabalhada. As madeiras densas geralmente retraem-se e dilatam-se mais do que as madeiras leves. As mais densas fornecem os melhores combustíveis.

A diferença na densidade das madeiras depende sobretudo da proporção entre paredes celulares e lúmenes.

As fibras são especialmente importantes na determinação da densidade básica. Se possuem paredes espessas e lúmen estreito, a densidade tende a ser maior. Pelo contrário, se as paredes são delgadas e o lúmen é largo, a densidade tende a ser menor. A presença de numerosos vasos com paredes delgadas tende igualmente a baixar a densidade da madeira (STERN *et al.*, 2010).

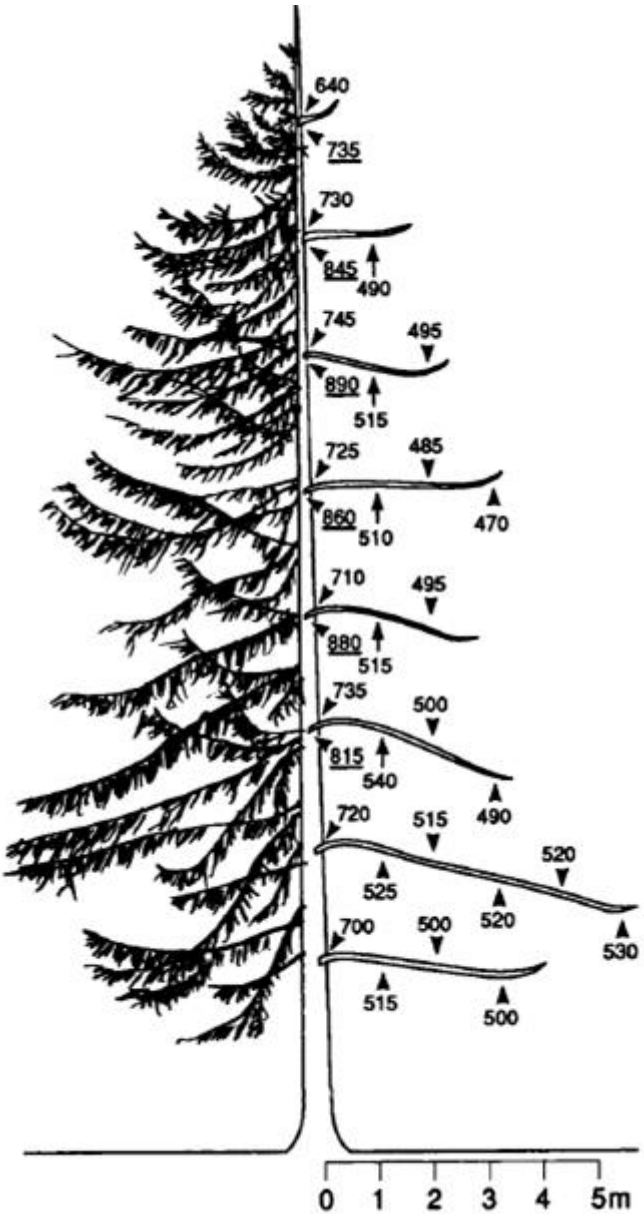



**FIGURA** 252- Variação da densidade do lenho (Kg/m3) nos ramos de *Picea abies*. A densidade tem valores mais baixos para as extremidades dos ramos e valores mais elevados nas regiões proximais. Os valores mais elevados de densidade referem-se à base do ramo, onde este se liga ao tronco, o que tem a ver com a necessidade de resistir às forças de tensão que aí são geradas por via da acção da gravidade e que tendem a provocar a rotura dos tecidos. GARTNER (1995).

A **aparência** é importante sobretudo para caracterizar as madeiras decorativas, utilizadas para mobiliário. A aparência depende do veio da madeira e da sua textura, bem como da orientação da superfície ao ser serrada. As madeiras podem ser cortadas**:**

- **tangencialmente,** e os anéis de crescimento nestas tábuas aparecem como faixas onduladas;
- **radialmente,** e os anéis de crescimento podem ser observados como linhas paralelas que se estendem na direcção do comprimento da tábua, com os raios cruzando os anéis perpendicularmente.

Consoante o tipo de aplicação assim deve ser o tipo de corte, sendo certo que a madeira serrada radialmente consome mais tempo e é muito mais dispendiosa do que a serrada tangencialmente

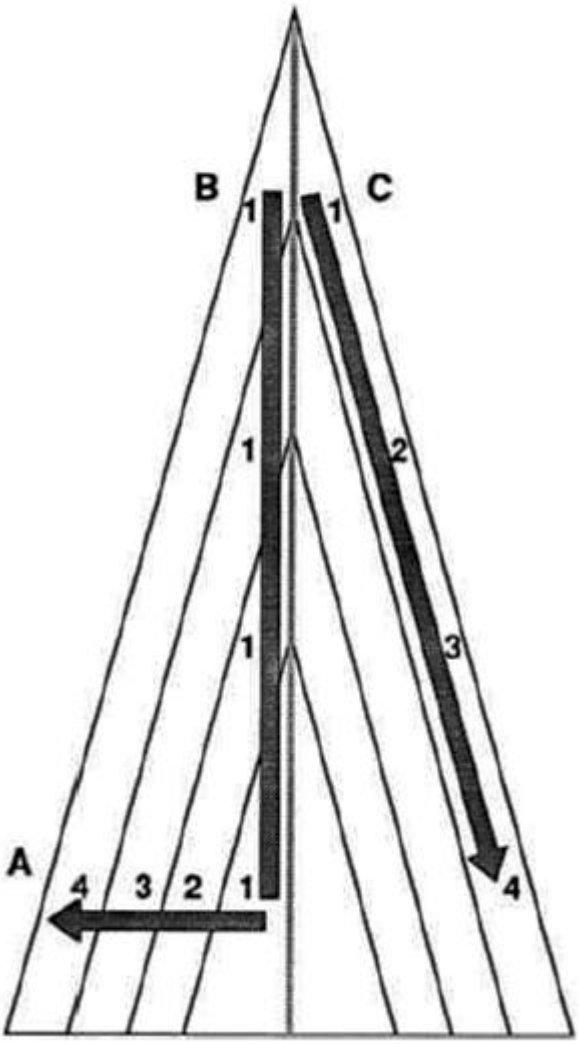



**FIGURA** 253- Diagrama do corte longitudinal de uma eudicotiledónea lenhosa, com 4 anos de idade, com vários transectos representados no lenho: A, madeira produzida pelo câmbio, a um mesmo nível, ao longo de 4 anos, estando representados 4 anéis de crescimento; B, madeira com a mesma idade, produzida pelo câmbio, a vários níveis do caule; C, madeira produzida pelo câmbio, com idade crescente (anos 1 a 4) a níveis decrescentes da altura do caule. GARTNER (1995).

# IDENTIFICAÇÃO DAS MADEIRAS

Vários autores, como é caso de FAHN (1990) e ESAU (2002), têm concebido chaves para identificação de madeiras e algumas delas encontram-se mesmo disponíveis na internet.

O que importa referir aqui, é quais são os caracteres mais importantes na identificação das madeiras. Ou seja, no fundo quais as questões mais importantes a que importa saber responder?

1. O lenho é poroso ou não, ou seja, apresenta vasos (angiospérmicas) ou não (gimnospérmicas)?
2. Os canais resiníferos estão presentes? Onde? Em todos ou só em alguns anéis de crescimento?
3. A madeira apresenta aroma?
4. Os traqueídos estão presentes no sistema radial? Que tipo de espessamento apresentam?
5. Os raios são unisseriados, bisseriados ou multisseriados? Homogéneos ou heterogéneos?
6. O parênquima lenhoso axial está presente? Que padrão de distribuição apresenta? Apotraqueal, paratraqueal, … etc.?
7. A porosidade é em anel ou é difusa? A passagem do lenho precoce para o lenho tardio faz-se gradualmente ou os vasos do lenho precoce são marcadamente maiores que os poros do lenho tardio?
8. Os anéis de crescimento são distintos ou quase imperceptíveis?
9. Os poros do lenho tardio são numerosos ou escassos? E a sua parede é muito ou pouco espessada?
10. Os raios agregados estão presentes?
11. O lenho apresenta-se ou não estratificado?

12. O lenho tardio apresenta ou não fiadas radiais de poros pequenos, traqueídos ou células parenquimatosas geralmente de cor mais clara?
13. Que tipo de placa de perfuração apresentam os elementos dos vasos lenhosos?
14. Os vasos apresentam ou não tilos?
15. O lenho apresenta canais secretores de gomas ou látex?
16. As fibras libriformes e os fibrotraqueídos estão ou não presentes?

Trata-se de pouco menos de duas dúzias de questões que abordam outros tantos temas fundamentais na identificação das madeiras. Em face de um cubo de lenho quem souber responder-lhes estará no caminho certo para a identificação daquela madeira em particular. Nem sempre, por certo, será uma tarefa fácil que só o estudo aprofundado e a experiência permitirão ultrapassar.

**QUADRO** 3 – Principais diferenças na estrutura do lenho das eudicotiledóneas lenhosas e gimnospérmicas

| | **GIMNOSPÉRMICAS** | **EUDICOTILEDÓNEAS LENHOSAS** |
|---|---|---|
| Traqueídos | sempre presentes | por vezes presentes |
| Vasos lenhosos | ausentes | presentes |
| Fibras típicas | ausentes | presentes |
| Arranjo dos elementos traqueais | arranjo linear dos traqueídos | arranjo variado vasos, fibras, parênquima lenhoso |
| Raios | na maioria unisseriados | uni a multisseriados |
| Parênquima axial | ausente | presente e com arranjo diverso |
| Canais resiníferos | geralmente presentes | raramente presentes |

**QUADRO** 4 – Importância relativa dos vários elementos histológicos que constituem o lenho de gimnospérmicas (% do volume total) VAGANOV *et al.* (2006).

| **Género** | **Traqueídos** | **Raios** | **Canais resiníferos** | **Parênquima lenhoso** |
|---|---|---|---|---|
| *Pinus* | 91.0–94.0 | 5.3–8.4 | 0.5–11.0 | – |
| *Picea* | 92.5–95.0 | 5.0–7.2 | 0.2–0.3 | **vestigial** |
| *Larix* | 89.0 | 10.0 | 0.1 | 0.9 |
| *Pseudotsuga* | 92.5 | 7.3 | 0.2 | **vestigial** |
| *Juniperus* | 91.7 | 6.3 | – | 0.2 |
| *Sequoia* | 91.2 | 7.8 | – | 1.0 |

# 5.3.6. FLOEMA SECUNDÁRIO

## INTRODUÇÂO: ELEMENTOS HISTOLÓGICOS

O floema, líber ou leptoma é o principal tecido condutor de metabolitos das plantas vasculares; constituído, sempre por elementos crivosos (elementos dos tubos crivosos e/ou células crivosas) a que se juntam normalmente parênquima, fibras e por vezes escleritos e tecido secretor.

O floema secundário é muito mais complexo que o floema primário pois apresenta-se diferenciado nos sistemas axial e radial ao contrário do floema primário que apenas apresenta desenvolvimento do sistema axial. Isto tem a ver com o meristema que os originou, o procâmbio constituído por um único tipo de células origina o floema primário que apenas se desenvolve no sentido longitudinal. Já o câmbio, constituído por inicias fusiformes e iniciais dos raios origina elementos do floema que se desenvolvem no sentido radial e outros que se diferenciam no sentido longitudinal.

A disposição estrutural dos vários elementos histológicos nos sistema axial e radial do floema secundário pode ser bastante diversa. Assume particular interesse o modo como o parênquima axial, o parênquima lenhoso radial, as fibras e os elementos crivosos se apresentam distribuídos.

Nas gimnospérmicas um pouco à semelhança do que acontece com o xilema secundário, a estrutura do floema secundário é mais simples do que nas angiospérmicas.

O sistema axial contém uma maior proporção de células crivosas e células albuminosas (ou de Strasburger) associadas e, uma menor quantidade de fibras e escleritos. Os elementos dos tubos crivosos estão ausentes. O mesmo acontece com as fibras em alguns géneros (e.g., *Pinus)*. As fibras estão presentes nas Taxaceae, Taxodiaceae e Cupressaceae, formando bandas tangenciais, unisseriadas, que alternam com bandas similares formadas por células crivosas e de parênquima. A disposição desses três tipos celulares é constante dentro de uma espécie e pode constituir uma característica taxonómica importante. O parênquima lenhoso axial ocorre em faixas, e suas células podem armazenar amido, taninos, óleos e cristais.

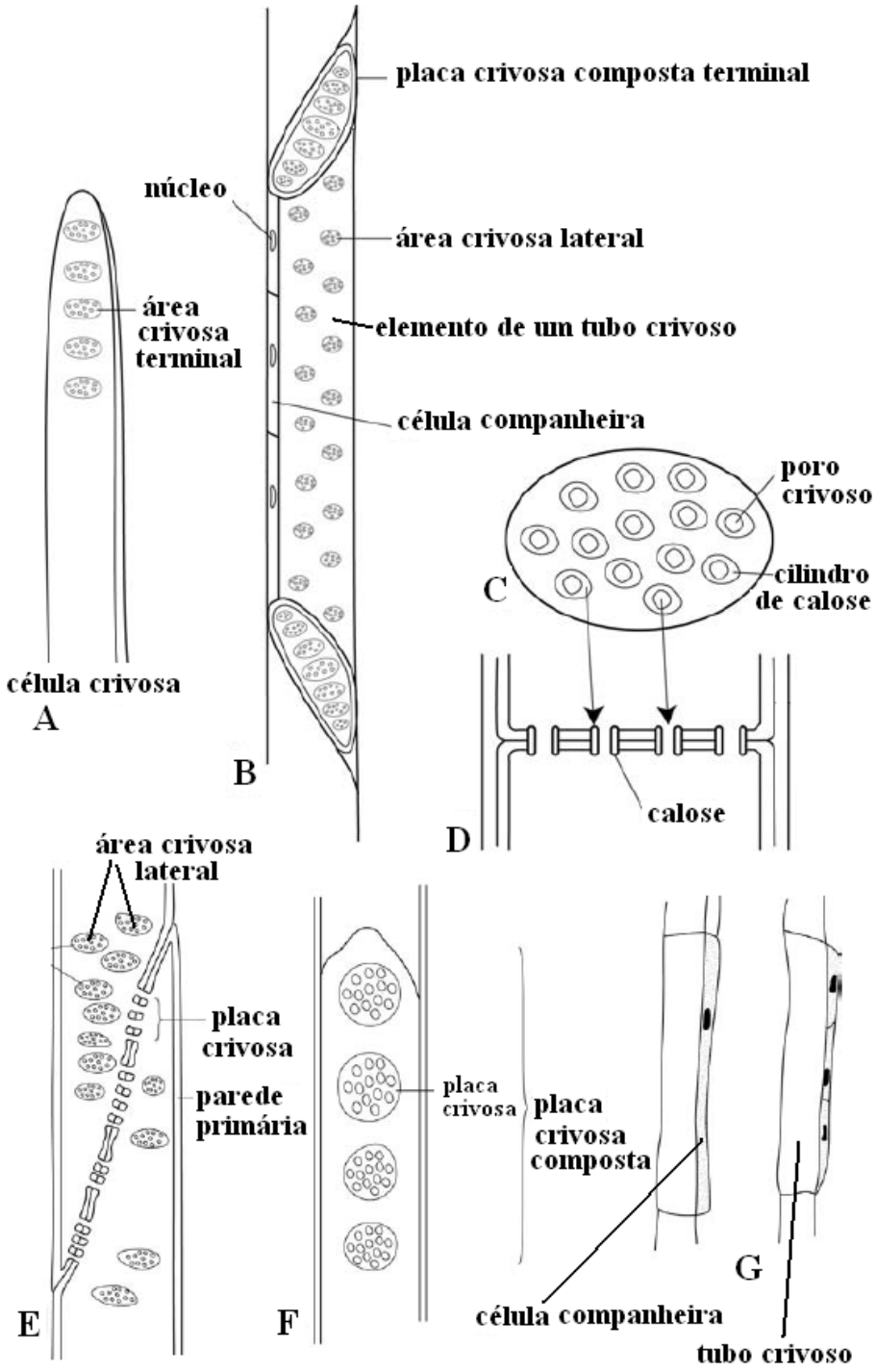



**FIGURA** 254 - Diagrama dos elementos crivosos do floema. A, célula crivosa, O menos evoluído dos dois tipos de elementos crivosos. Apresenta áreas crivosas relativamente indiferenciadas, ou seja, áreas crivadas com poros estreitos e delgados filamentos de conexão. Não apresentam placas crivosas. São típicos das gimnospérmicas e pteridófitos**;** B-F, elementos de tubo crivoso; B, digrama geral de um elemento de tubo crivoso; C-D, pormenor da placa crivosa; E, corte longitudinal; F, pormenor da placa crivosa composta; G, parte de um tubo crivoso. Adap. BECK (2009)

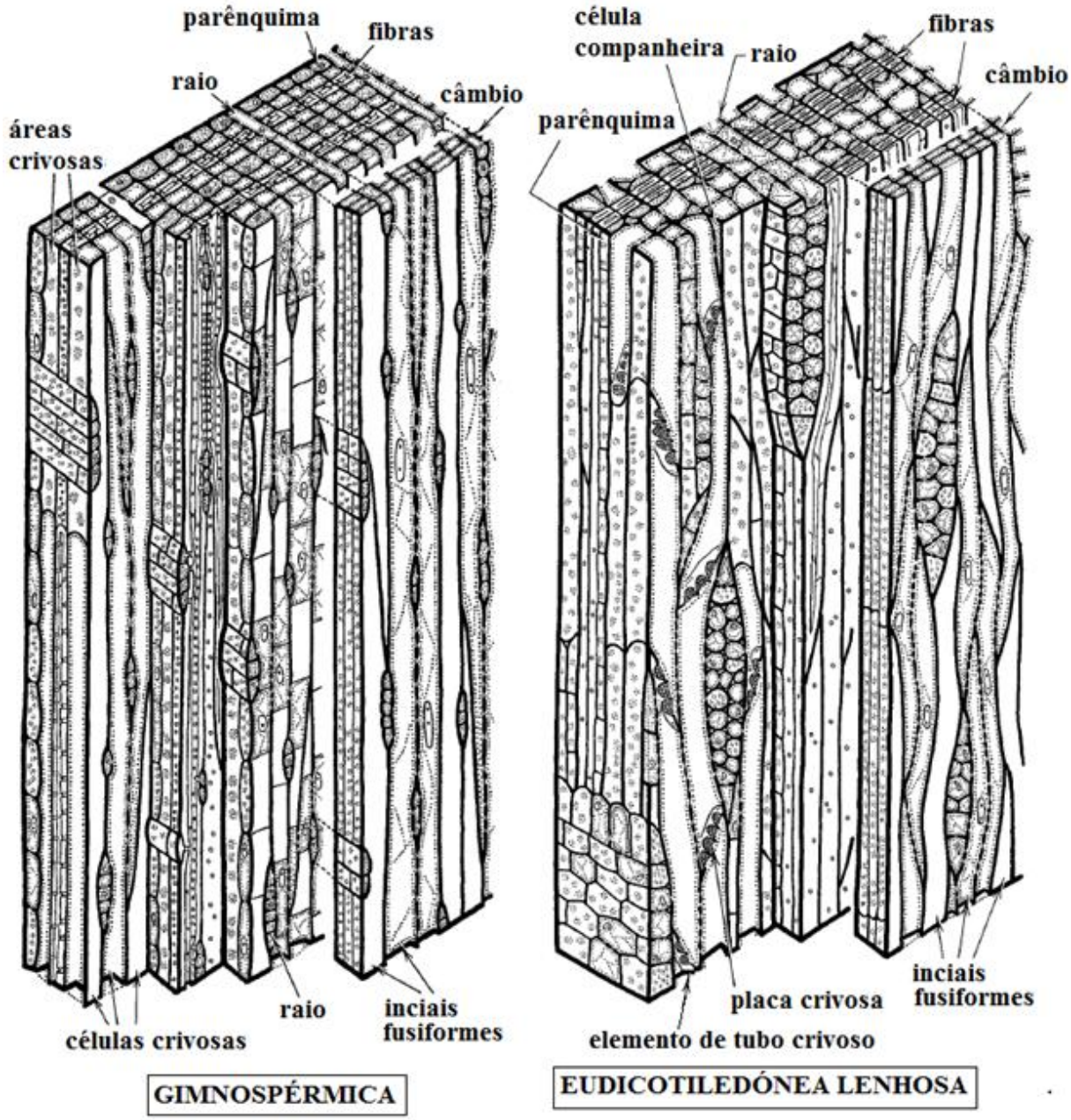



**FIGURA** 255 - Blocos de floema secundário e câmbio de cedro, *Thuja occidentalis* (gimnospérmica) e de uma eudicotiledónea lenhosas, *Liriodendron tulipifera*. A quantidade de floema secundário produzida pelo câmbio é geralmente muito menor que a de xilema secundário. Nas gimnospérmicas, o sistema axial contém células crivosas, células albuminosas, células parenquimatosas, fibras e escleritos. O sistema radial é constituído por raios unisseriados longos com células de Strasburger e células parenquimatosas. As fibras estão frequentemente presentes, assim como, células taníferas, canais resiníferos ou outras estruturas secretoras. Nas eudicotiledóneas lenhosas – à semelhança do que acontece com o xilema - o floema secundário é mais complexo e diversificado do que nas angiospérmicas. O sistema axial é constituído por elementos dos tubos crivosos, células companheiras e células parenquimatosas. As fibras quando presentes formam uma banda contínua ao redor de toda a circunferência do órgão (caule e raiz) ou então ocorrem em bandas isoladas, de forma bastante diversa o que confere precisamente maior diversidade ao floema. O sistema radial é constituído por raios uni a multisseriados de células de parênquima lenhoso axial, podendo ainda estar presentes escleritos e células parenquimatosas esclerificadas com cristais. Os raios podem apresentar-se dilatados devido a divisões anticlinais radiais das células em resposta ao aumento de diâmetro do eixo. EVERT & EICHORN (2006).

O sistema radial contém somente células parenquimatosas, de reserva ou albuminosas, constituindo raios unisseriados. Nestes, é comum a presença de elementos secretores de taninos, resinas ou outras estruturas secretoras.

Nas dicotiledóneas, o floema secundário é mais complexo e diversificado do que nas gimnospérmicas.

O sistema axial contém elementos dos tubos crivosos e células companheiras, células de parênquima de reserva e comummente fibras e escleritos.

O sistema radial é constituído principalmente por células de parênquima que formam raios unisseriados ou multisseriados, longos ou curtos, semelhantes aos raios xilémicos.

A diversidade do floema secundário das dicotiledóneas deve-se, principalmente, à diferente disposição das fibras. Estas podem estar ausentes, (*e.g., Aristolochia)* ou constituírem pequenos agregados dispersos por entre as células de parênquima e elementos dos tubos crivosos, ou formar faixas tangenciais contínuas que alternam com estratos contendo elementos condutores e parênquima.

A presença de elementos dos tubos crivosos nos raios floémicos é pouco comum (e.g., algumas cucurbitáceas e asteráceas). À medida que o engrossamento secundário do caule progride, a porção mais periférica e já inactiva do floema secundário expande-se no sentido tangencial, acompanhando, o aumento de diâmetro. Tal expansão é denominada **dilatação** porque resulta da actividade do **tecido de dilatação**. Este tecido pode originar-se da divisão e expansão de células do parênquima axial, sendo, neste caso, designado **tecido proliferativo**, ou de células do parênquima radial, denominando-se **tecido de expansão**. Em geral, numa mesma planta esses dois tecidos coexistem. Como regra, somente alguns raios sofrem dilatação, enquanto os demais mantêm as dimensões originais (FAHN, 1990; ESAU, 2002).

Os elementos dos tubos crivosos, com o tempo, acabam por apresentar-se comprimidos lateralmente e às vezes tornam-se obliterados ou enchem-se de gases. As células do parênquima frequentemente aumentam de tamanho e acabam também, por comprimir os elementos dos tubos crivosos.

Dependendo das características do câmbio, o floema secundário pode apresentar-se estratificado ou não.

Outros aspectos referentes à estrutura do floema secundário em eudicotiledóneas lenhosas e em gimnospérmicas são abordados, de uma forma aprofundada em: CHAVAN & AHAH (1983), DEN OUTER (1983), METCALFE & CHALK (1989); FAHN (1990); ESAU (2002); EVERT & EICHORN (2006).

Nalgumas eudicotiledóneas lenhosas podem observar-se anéis de crescimento no floema secundário dado que as células diferenciadas no início da estação de crescimento se apresentam mais expandidas radialmente do que aquelas que são diferenciadas para o final do período de crescimento. Pode também ocorrer uma faixa de esclerênquima a separar os anéis de floema. No entanto, estes anéis são muito menos evidentes que os correspondentes anéis do xilema secundário e como regra, tornam-se indiferenciáveis muito cedo devido à obliteração dos elementos crivosos e a alterações morfológicas de outras células (FAHN, 1990).

Nas espécies que não apresentam engrossamento secundário o metafloema mantém-se funcional durante normalmente toda a vida da planta. Na maioria das espécies que apresentam engrossamento secundário a situação é bastante diferente.

Assim, na maioria das coníferas e das eudicotiledóneas lenhosas o **floema funcional** compreende apenas aquele que foi formado na estação de crescimento anterior, ou seja, na maioria das raízes e caules lenhosos, apenas uma pequena porção do floema secundário está realmente envolvida na condução de nutrientes. Somente a porção de floema secundário formada no ano em curso, ou anel de crescimento, é activa no transporte de nutrientes a longas distâncias através do caule.

Num número restrito de espécies, caso de *Tilia* spp., os elementos crivosos mantêm-se funcionais por um largo período de anos. E, na videira *(Vitis vinifera),* o floema permanece funcional durante dois anos, embora aconteça que os elementos crivosos do ano se tornam dormentes, pela deposição de calose durante o inverno, reassumindo a actividade na primavera seguinte (MAUSETH, 2008).

A quantidade de **floema não funcional** varia bastante e depende sobretudo do facto de novas peridermes se formarem ou não a intervalos de tempo curtos e a localização das felogenes ser profunda ou superficial o que tem obviamente como consequência uma esfoliação maior ou menor do floema secundário. Em todo o caso, a inactivação ou perda de funcionalidade dos elementos crivosos fica sempre a dever-se à formação de um **callus**, isto é, à obturação das áreas crivosas pela sobre-acumulação de calose. Nalguns casos os elementos crivosos não funcionais vêm a ficar preenchidos com formações semelhantes a tilos.

O floema não funcional pode adquirir vários aspectos que compreendem sobretudo alteração da forma e dimensões das células. Frequentemente a compressão é tão intensa que leva ao esmagamento de muitas das células floémicas.

As fibras liberianas de diversas espécies têm apreciável interesse económico. Entre as principais eudicotiledóneas produtoras de **fibras macias**, celulósicas ou apenas ligeiramente lenhificadas, moles e flexíveis, contam-se; o cânhamo *(Cannabis sativa)*, a juta *(Corchorua capsularis)*, o linho *(Linum usitatissimum)*.

As fibras do rami *(Boehmeria nivea)* constituem as maiores células presentes numa planta, podendo atingir mais de 50 cm de comprimento.

As fibras das monocotiledóneas, **fibras duras**, são extraídas das folhas e não do caule. A parte extraída e industrializada inclui geralmente todo o feixe vascular na estrutura primária. Estas fibras são fortemente lenhificadas, rígidas e firmes. As mais importantes são o cânhamo-de-Manila (*Musa textilis*) e o sisal (*Agave sisalana*) ambos extraídos das folhas destas monocotiledóneas.

Sobretudo nas espécies lenhosas o floema secundário além do importante papel de transporte de metabolitos desempenha a função vital de armazenamento de reservas nos períodos de repouso/dormência.

Nos ramos onde se forma lenho de reacção também se pode observar frequentemente a formação de floema excêntrico, **floema de reacção**, cujas fibras apresentam paredes fortemente espessadas mas não lenhificadas.

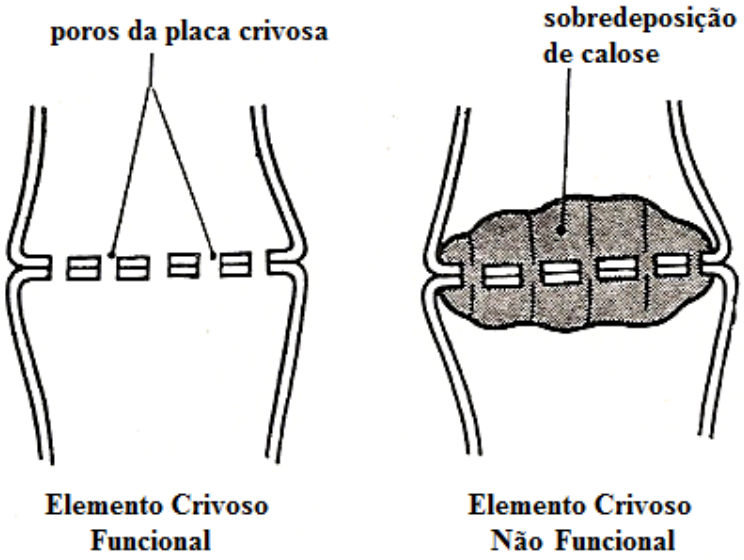



**FIGURA** 256 - Esquema ilustrando a funcionalidade dos elementos crivosos. A perda de funcionalidade tem a ver com uma sobredeposição de calose nas áreas crivosas. CAMEFORT (1997)

# 5.3.7. TECIDOS SECRETORES

Tanto o xilema como o floema secundários podem apresentar canais secretórios e vasos laticíferos.

Muitas eudicotiledóneas apresentam canais secretores de gomas e resinas. A flora mediterrânica é particularmente rica em plantas aromáticas e medicinais com câmaras e canais secretores de óleos essenciais, alcalóides, resinas.

Muitas gimnospérmicas apresentam **canais resiníferos**. Os canais resiníferos esquizogéneos dos pinheiros são revestidos internamente por células intactas produtoras de resina. Ocorrem praticamente em todos os tecidos e órgãos dos pinheiros, tanto no sistema axial como no radial dos tecidos vasculares.

A extracção da resina do pinheiro tem uma importância económica bastante grande em Portugal.

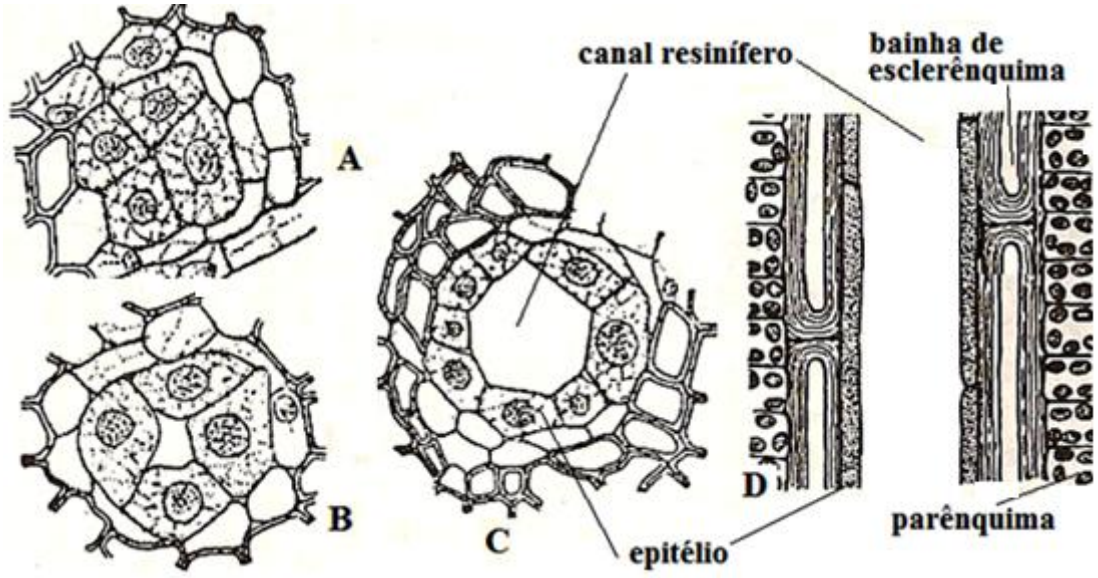



**FIGURA** 257 - Ontogénese de um canal resinífero em *Pinus pinaster*, observando-se que a formação do canal ocorre aquando da divisão celular, sendo por isso de origem esquizogénea. STRASBURGER *et al.* (1994).

Muitas eudicotiledóneas apresentam produção de látex, um fluido com uma composição complexa, inúmeras partículas em suspensão e um aspecto frequentemente leitoso. Embora seja muito menos frequente, algumas monocotiledóneas e um número muito restrito de gimnospérmicas (*Gnetum* e algumas coníferas) e pteridófitos (*Regenellidium*) apresentam também produção de látex.

Nos laticíferos, o látex é mantido sob pressão, de modo que se verifica a sua exsudação em caso de rotura daquelas estruturas.

Embora o látex também possa ser produzido em células isoladas, é muito mais frequente ele ser produzido em **vasos laticíferos** que podem ser articulados ou não articulados e ramificados ou não.

Os laticíferos **apocíticos, não articulados, verdadeiros** ou **simples** têm origem **numa única célula** já presente no embrião que se desenvolve numa estrutura cenocítica. O crescimento destas estruturas polinucleadas que podem atingir vários metros é intrusivo. Os laticíferos não articulados podem ou não ser ramificados e ocorrer nos mais variados órgãos (incluindo frutos, flores, folhas e raízes) e tecidos — córtex, medula e tecidos condutores. No lenho podem ocorrer tanto no sistema axial como no sistema radial.

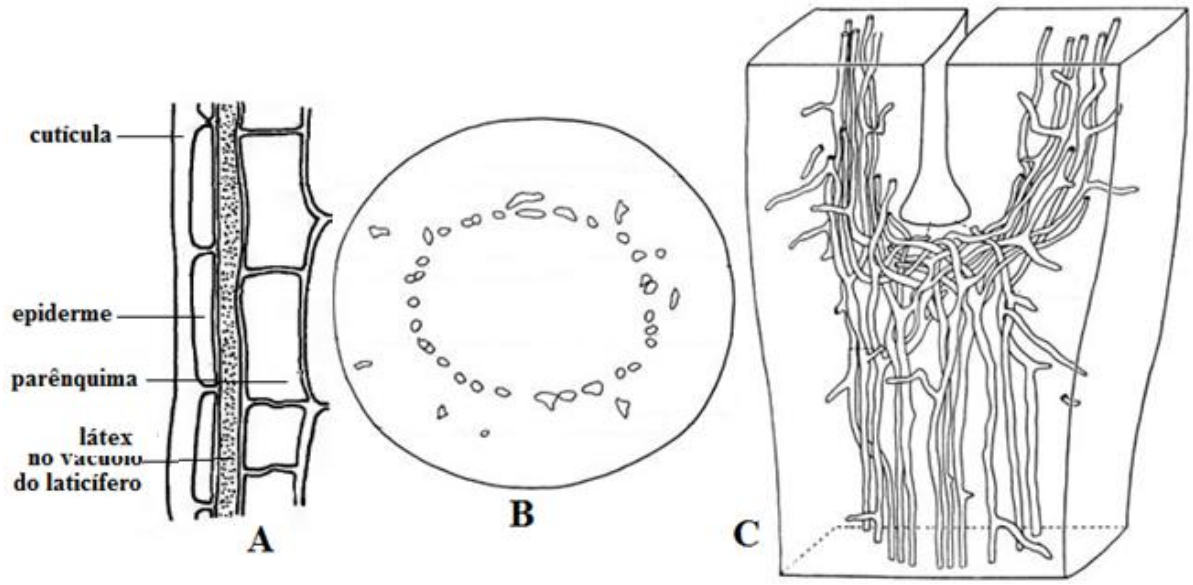



**FIGURA** 258- Esquema de vários **laticíferos não-articulados, verdadeiros** ou simples; originados e constituídos por uma única célula já presente no embrião que se desenvolve numa estrutura cenocítica (multinucleada), que pode ou não ramificar-se: A, laticífero verdadeiro do caule de *Euphorbia* sp.; B-C, laticífero não articulado nos cotilédones de *Nerium oleander*, em corte transversal (B) e longitudinal (D). Adap. FAHN (1990).

Os vasos laticíferos **simplásticos, articulados ou compostos**, têm origem num grupo de células e são formados por fiadas de células cujas paredes contíguas se dissolvem total ou parcialmente, tornando-se assim, polinucleados à medida que crescem. Podem ser ramificados ou não e ocorrer nos mais variados tecidos e órgãos.

Os laticíferos, são geralmente dos primeiros elementos celulares a diferenciarem-se. Enquanto a maioria dos tecidos se apresenta em processo de diferenciação já os laticíferos estão diferenciados e produzindo diversos produtos de secreção.

O valor económico do látex é nalguns casos bastante grande, constituindo a matéria-prima para o fabrico de:

- borracha natural (*Hevea brasiliensis, Ficus elastica, Castilla elastica, Manihot glaziovii, Parthenium argentatum).*
- estupefacientes diversos *(e.g. Papaver somniferum).*
- inúmeros medicamentos (e.g., papaína extraída de *Carica papaya).*
- pastilha elástica ("chewing gum"), a partir do látex de *Achras sapota.*

A origem, tanto dos canais secretores como dos laticíferos, pode ser lisogénea, esquizogénea ou esquizo-lisogénea.

Em várias espécies o látex e as resinas parecem ter o papel de melhorar a cicatrização de ferimentos e garantir uma maior protecção quer contra microrganismos quer contra o ataque de insectos. A secreção de látex também parece desincentivar a herbivoria (FAHN, 1990; MOREIRA, 1993; ESAU, 2002).

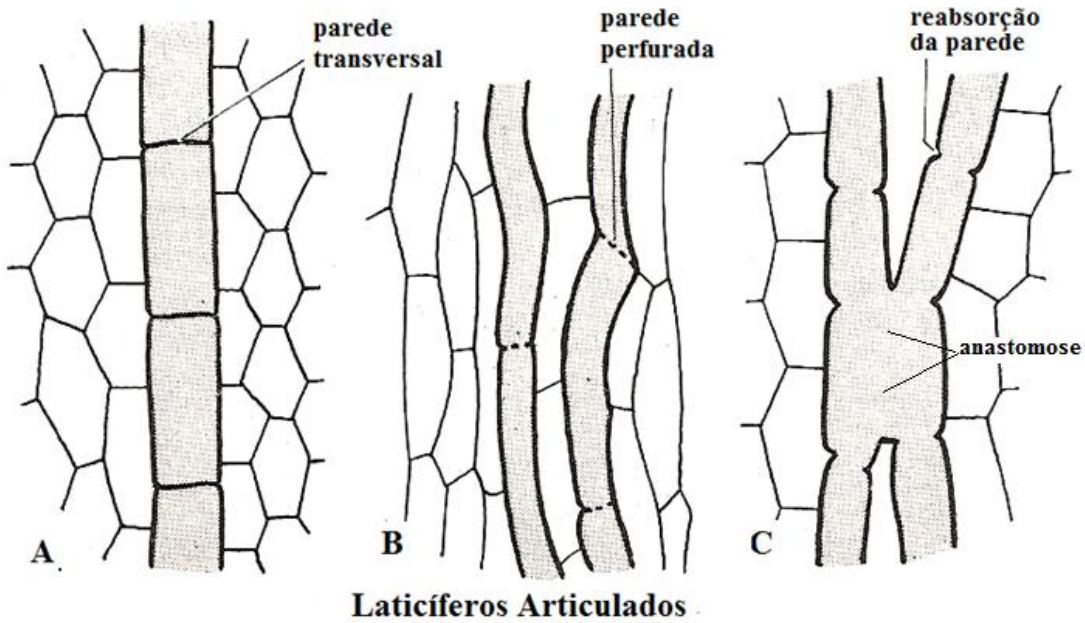



**FIGURA** 259 - Esquema de vários laticíferos articulados com origem num grupo de células e formados por fiadas de células cujas paredes transversais se mantêm (A-B), embora possam apresentar-se perfuradas (B). Em C, as paredes transversais são totalmente reabsorvidas, tornando-se assim, o laticífero polinucleado à medida que cresce. Os laticíferos articulados podem ser ramificados e anastomosados (C) ou não (A-B) e podem ocorrer nos mais variados tecidos e órgãos. CAMEFORT (1997).

## 5.4. TECIDOS DE PROTECÇÃO SECUNDÁRIOS (PERIDERME)

A feloderme ou córtex secundário é constituída por células vivas normalmente com funções de armazenamento de reservas mas que podem também apresentar cloroplastos activos *(e.g., Bursera, Pachycormus).* O número de fiadas radiais de células que integram a feloderme é normalmente inferior ao felema, sendo mesmo a feloderme totalmente inexistente nalgumas espécies.

Na maioria das espécies a feloderme é unisseriada mas pode ser constituída por até três ou quatro camadas de células (muito raramente em número superior).

As células do córtex secundário podem apresentar inclusões de escleritos ou outros idioblastos. As sua paredes não se apresentam normalmente nem suberizadas nem lenhificadas ou com qualquer outra modificação secundária da parede.

As células do súber apresentam um contorno poligonal em corte tangencial e dispõem-se normalmente em fiadas radiais compactas, sem intercelulares.

Nas células do súber dá-se normalmente uma deposição secundária de suberina em quantidades apreciáveis e ainda de lenhina, celulose, taninos e polissacáridos diversos. A estrutura da parede é nalgumas espécies bastante complexa compreendendo inúmeras camadas, caso do sobreiro em que podem distinguir-se cinco folhetos, um exterior lenhificado, dois médios, espessos, suberizados e dois folhetos internos, celulósicos, forrando o lúmen. Alguns autores têm designado por **parede terciária**, a camada de polissacáridos, semelhante do ponto de vista estrutural e citoquímico à parede primária, que em muitas espécies é depositada sobre a camada suberizada.

A suberização das paredes conduz à morte do tecido ficando o lúmen das células mortas preenchido com ar (e.g., *Quercus suber*), com taninos ou substâncias resinosas (*e.g., Eucalyptus* spp.) ou ainda com mucilagens, caso do **súber mucilaginoso** de algumas poligonáceas e fabáceas xerofíticas. Em *Arbutus* e em *Betula*, no entanto, estes dois tipos de células ocorrem em camadas alternadas. E, em certas espécies, *e.g., Acacia senegal*, o citoplasma das células suberosas, mesmo após a formação da parede secundária, permanece vivo durante algum tempo, constituindo aquilo que tem sido designado como um **súber vivo** (MAUSETH, 2008).

Nos ramos providos de tecidos de protecção secundários a comunicação dos tecidos vivos com o exterior deixa de se fazer através dos estomas e passa a fazer-se através das **lentículas** ou **lenticelas**, pequenos poros, que contactam internamente com um **tecido frouxo** (também denominado **tecido complementar** ou de **enchimento**), formação especial da periderme que se distingue do felema por apresentar espaços intercelulares e pelo facto das suas células nalguns casos não se apresentarem suberizadas. O tecido complementar pode apresentar-se constituído por células muito desagregadas, tomando um aspecto pulverulento (*e.g., Pyrus, Prunus* e *Robinia*) ou pelo contrário as suas células integram camadas relativamente compactas embora com espaços intercelulares *(e.g., Sambucus, Salix)* (MAUSETH, 2008).

As primeiras lenticelas formam-se normalmente por baixo dos estomas ou grupos de estomas. Trata-se obviamente de poros inactivos, mas nas espécies de clima temperado frio as aberturas lenticulares atravessam o inverno protegidas por uma camada compacta de células protectoras que se rompe apenas na primavera seguinte. As lenticelas são muito mais perceptíveis em peridermes com superfície externa lisa. Em ritidomas com fissuras e depressões as lenticelas são de muito mais difícil observação. Atendendo à orientação da ruptura externa, as lenticelas podem ser longitudinais ou transversais e ter forma bastante diversa. Podem apresentar-se isoladas ou em grupos.

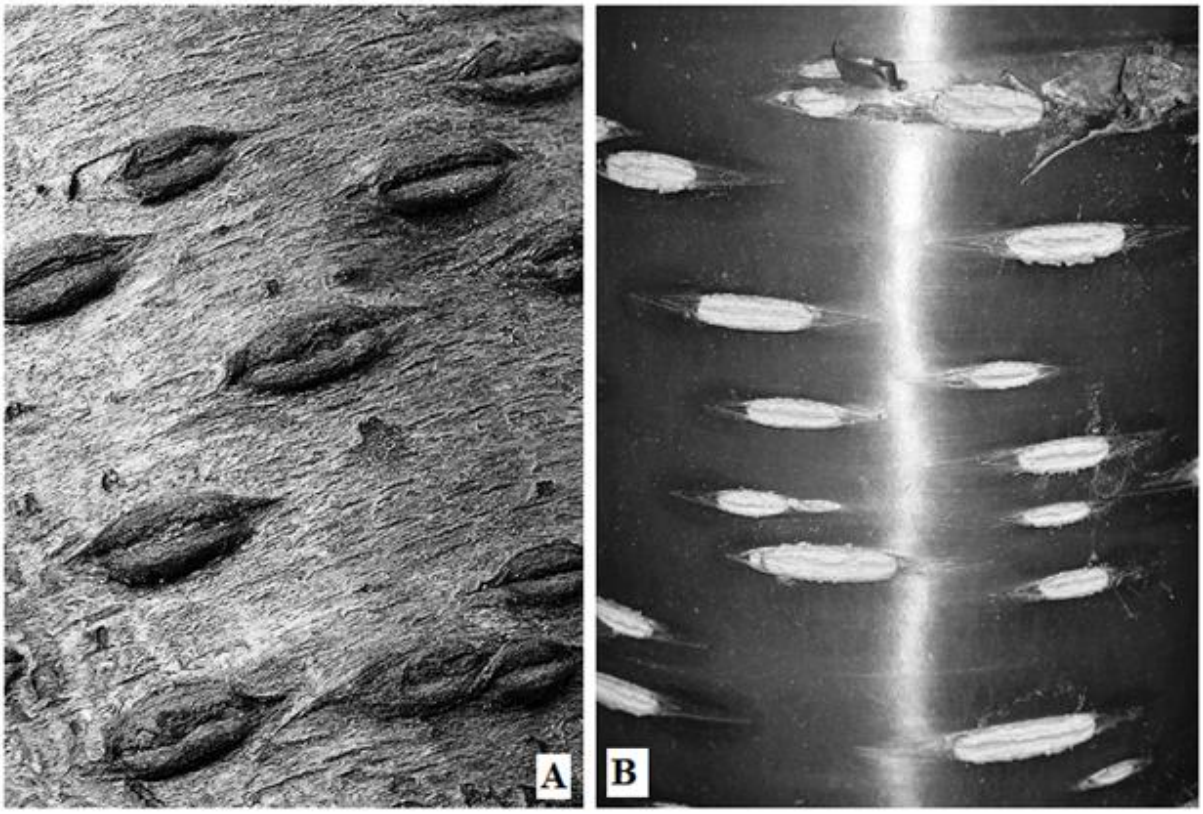



**FIGURA** 260 - Aspecto externo do ritidoma com lenticelas muito pronunciadas em *Prunus pérsica* (A) e *Prunus serrula* (B).

A periderme de algumas espécies na sua maioria trepadeiras (e.g., *Vitis* spp., *Anabasis* spp., *Haloxylon* spp., *Philadelphus* spp., *Campsis radicans)* apresenta-se desprovida de lentículas (FAHN, 1990).

Nas espécies em que a camada de súber é muito espessa a formação de cortiça dissociada em determinados locais dá origem ao desenvolvimento de **canais lenticulares** que atravessam radialmente o felema e se apresentam revestidos por células de paredes espessamente lenhificadas.

Costumam distinguir-se dois tipos principais de súber tendo em atenção a localização e extensão das várias felogenes e consequentes peridermes. Nos casos em que a primeira felogene tem origem relativamente profunda, e.g.,*Vitis, Lonicera, Clematis,* as várias peridermes que se formam nos anos subsequentes têm normalmente a forma de anéis contínuos, desenvolvendo-se um **súber anelado**, que está na origem, mais tarde, de um ritidoma dito fibroso. Mais frequentemente, a primeira felogene tem origem mais periférica (epiderme ou camadas mais externas do córtex) e as peridermes que se formam nos anos seguintes não adquirem a forma de um anel contínuo mas sim a forma de escamas concavas sobrepostas, originando-se um **súber escamoso**, que está na origem de vários tipos de ritidoma (anular, escamoso, … etc.). Muitas espécies, caso das pertencentes aos géneros *Eucalyptus* e *Arbutus*, apresentam formas intermédias entre estas duas situações (FAHN, 1990).

As raízes e caules subterrâneos de certas hipericáceas, mirtáceas, onagráceas e rosáceas, apresentam um tecido de protecção secundário, denominado **poliderme**, constituído por camadas alternadas de uma célula de espessura de súber e camadas multisseriadas de células não suberizadas. A poliderme pode apresentar mais de 20 fiadas de células, só as camadas mais externas permanecendo vivas e as células não suberizadas desempenhando as funções de armazenamento de reservas. As células não suberizadas, também designadas **células felóides**, podem apresentar paredes celulósicas finas ou paredes espessadas com lenhina. Alguns dos casos mais conhecidos dizem respeito à sua diferenciação em escleritos *(e.g., Rhododendron maximum).* As células felóides também podem ocorrer de forma não regularmente estratificada.

Muito poucas monocotiledóneas produzem um súber semelhante ao das eudicotiledóneas (e.g., *Aloe* spp. e *Cocos* spp.). A maioria das monocotiledóneas com tecido de protecção secundário apresentam um **súber estratificado** que embora inteiramente constituído por células suberizadas tem um aspecto muito particular,

claramente estratificado em corte transversal e em que as células suberizadas ocorrem em fiadas radiais, cada qual constituída por várias células, todas derivadas de uma só. Este súber tem origem nas células do parênquima cortical que se dividem várias vezes periclinalmente não sendo verdadeiramente originado numa felogene.

Nalgumas eudicotiledóneas assiste-se à formação de súber no xilema, **súber interxilémico** ou **interxilemático**, frequentemente em resultado e em continuidade com feridas ou fendas em raízes e caules, resultantes do fendilhamento ou da queda normal dos rebentos anuais.

## IMPORTÂNCIA ECONÓMICA DA PERIDERME

Em algumas eudicotiledóneas, caso do sobreiro *(Quercus suber)* e de algumas espécies de *Fagus, Anabasis* e *Haloxylon*, a primeira felogene é activa durante toda a vida da planta ou pelo menos durante largos anos. Cada ano forma-se uma nova camada de súber que por aposição às anteriores conduz à formação de **cortiças**.

A cortiça do sobreiro dadas as suas características, sobretudo uma elevada elasticidade, impermeabilidade e leveza tem um importante valor comercial. Nas camadas anuais de súber é normalmente possível distinguir um **súber inicial**, constituído por células mais largas e um **súber final** constituído por células mais estreitas. A primeira periderme tem origem subepidérmica e é responsável pela produção de uma cortiça muito dura, com baixo valor comercial, designada vulgarmente por **cortiça-virgem**. Apenas quando é praticado o primeiro descortiçamento — normalmente quando as árvores apresentam cerca de 20 anos e aproximadamente 40 cm de diâmetro — a felogene morre por dessecação formando-se uma outra mais para o interior que é responsável pela produção de uma cortiça de boa qualidade e elevado valor comercial, a **cortiça** ou **cortiça-mansa**. Passados cerca de 10 anos o súber estará suficientemente espesso para novo descortiçamento. Este ciclo é repetido normalmente a cada dez anos, até a arvore completar cerca de 150 anos. A felogene desenvolve-se em camadas celulares cada vez mais internas, chegando a ter origem nas células do floema secundário (ESAU, 2002).

A periderme de *Aspidosperma dasycarpon* e *Connarus suberosus* é utilizada como um importante substituto de cortiça. Depois da moagem da periderme o produto é misturado com resinas ou plastificadores, formando uma massa que é submetida a prensagem e secagem. As lâminas de cortiça produzidas são utilizadas como isolantes (térmico, acústico e de vibrações) e em decoração de interiores.

As árvores dos mangais são fonte comercial de taninos, oriundos de sua casca e utilizados principalmente na indústria dos curtumes (couros). O mangue-verdadeiro *(Rhizophora mangle*), é a mais importante fonte de taninos de entre as espécies deste ecossistema e apresenta quantidades maiores desses compostos nas camadas mais internas da periderme (feloderme) do que nas mais externas (súber)

São também importantes fontes de tanino duas espécies da família Anacardiaceae, conhecidas na América do Sul como quebracho *(Schinopsis balansae* e *S. lorentzii.*), muito utilizadas principalmente no século XIX. No mercado mundial, as principais espécies de cujas cascas e cerne são extraídos os taninos e corantes pertencem à família Fagaceae - *Quercus robur* e *Q. sessiliflora*, originárias do Oriente Médio, estas espécies são conhecidas por carvalho-da-europa.

A casca seca de algumas árvores da família Lauraceae, *Cinnamomum zeylanicum e C. cassia*, têm sido utilizadas como condimento, conhecido como canela.

No Brasil, a espécie *Aniba canelilla* é conhecida como casca-preciosa, produz um composto químico azotado que lhe confere um aroma bastante semelhante ao da canela e faz com que seja utilizada, também, como condimento (APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO, 2006).

A árvore-da-borracha ou seringueira (*Hevea brasiliensis)* é a melhor produtora de látex, utilizado na indústria da borracha. Os canais laticíferos desta espécie estão presentes no tecido de revestimento, e a extracção do látex e feita por meio de incisões na casca - sulcos finos e oblíquos. Estas incisões exigem grande habilidade do seringueiro, já que devem atingir as camadas mais internas da casca sem, no entanto, danificarem o câmbio.

# 5.5. ALGUNS ASPECTOS COMPLEMENTARES

## CICATRIZAÇÃO E ENXERTIA

Em plantas que não apresentam crescimento secundário, como resposta á lesão de um dos seus órgãos, começa normalmente por dar-se a deposição de substâncias para proteger a ferida da dessecação e depois forma-se mesmo uma periderme a partir das células vivas subjacentes á cicatriz.

Em plantas que apresentam crescimento secundário, na região de lesões a formação da periderme é precedida do desenvolvimento do calo, ou seja, de um tecido parenquimatoso, resultante da proliferação das células contíguas á superfície da ferida.

Na enxertia, começa por formar-se um calo entre o garfo e o porta-enxerto e numa fase posterior os câmbios de ambos tornam-se contíguos pelo desenvolvimento do "**câmbio de conexão**" a partir das células do calo. Nas monocotiledóneas, em que não existe actividade cambial, o estabelecimento da união de enxertia segue processo

diferente, mas não é de excluir de todo, pois enxertias bem sucedidas foram já realizadas em monocotiledóneas.

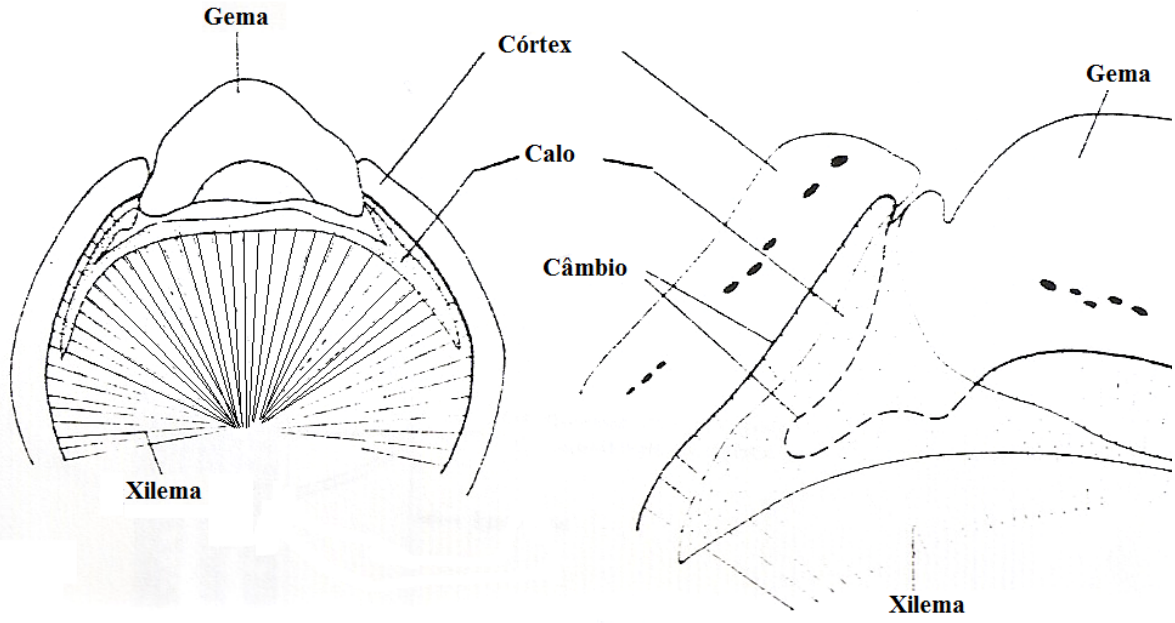



**FIGURA** 261 - Aspectos sucessivos de um enxerto de borbulha (gema) na macieira, observando-se numa fase mais adiantada o desenvolvimento de um câmbio de conexão originado a partir do calo. Adap. FAHN (1994).

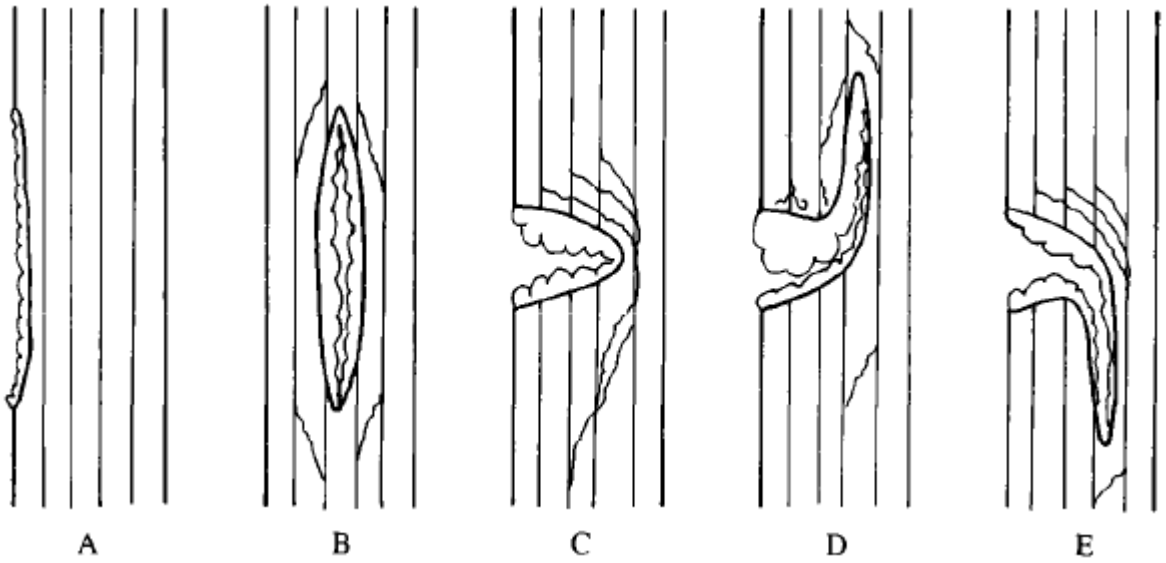



**FIGURA** 262 - O desenvolvimento do *callus* ou tecido de cicatrização depende da profundidade e da extensão da ferida. A, uma ferida superficial que não atinge o sistema vascular leva a uma produção muito limitada de tecido de cicatrização (súber); B. uma ferida longitudinal pouco profunda que pouco atinge o sistema vascular leva a uma produção igualmente muito limitada de *callus* e tecido suberizado; C, uma ferida medianamente profunda e transversal leva a uma produção apreciável de *callus*, formação de uma felogene e finalmente de uma periderme de cicatrização; D-E, feridas profundas levam a que seja produzida grande quantidade de tecido de cicatrização, com intervenção além de uma felogene, do próprio câmbio vascular. DICKISON (2000).

# 5.5.1. DENDROCRONOLOGIA E ÁREAS AFINS

A dendrocronologia procura estabelecer a idade de uma árvore com base nos padrões dos seus anéis de crescimento existentes no tronco.

A dendrocronologia é também uma ciência que, analisa e interpreta o crescimento anual dos anéis das árvores e vem sendo de cada vez mais utilizada em estudos paleoclimáticos.Nas zonas temperadas a largura dos anéis de crescimento anuais não é constante, variando de ano para ano de acordo com a variação das condições

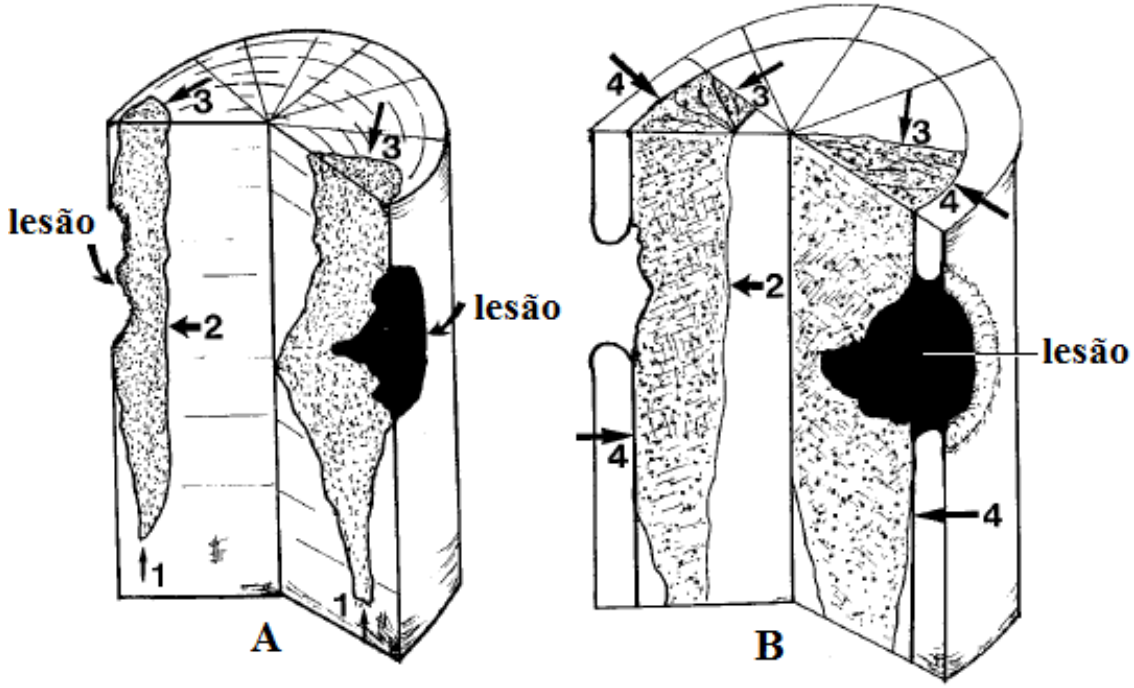



**FIGURA** 263 – Diagrama ilustrando a progressão de uma ferida e a resposta correspondente por parte da planta afectada. A ferida tende a progredir verticalmente (1), no sentido radial, em direcção ao centro (2) e no sentido tangencial (3) pelo que são desenvolvidos tecidos para contenção da ferida ao longo destas três dimensões. Os novos crescimentos em diâmetro são mais tarde protegidos por uma forte parede de contenção (4). THOMAS (2004).

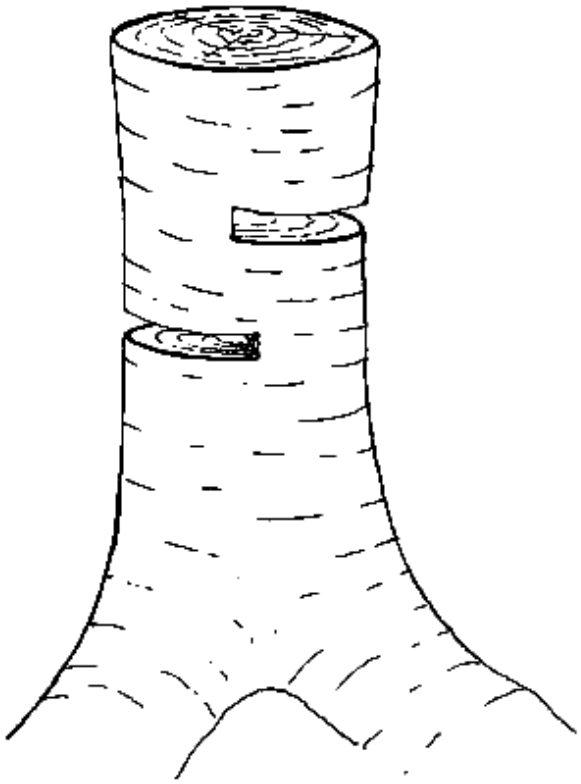


**FIGURA** 264 – Diagrama ilustrando a conhecida experiência de dois cortes profundos com níveis de inserção diferentes no tronco de uma angiospérmica lenhosa. Apesar de todos os vasos lenhosos terem ficado truncados a circulação xilémica não fica interrompida pelo que a árvore consegue sobreviver. Verifica-se que a ascensão da seiva bruta é obrigada a seguir um percurso bastante sinuoso na região afectada. THOMAS (2004).

climáticas: quanto melhores forem essas condições tanto mais largos serão os anéis anuais e, inversamente, quanto mais desfavoráveis as condições tanto mais estreitos os anéis.

A sensibilidade das espécies arbóreas às condições pedoclimáticas, permite que alterações de temperatura, humidade, radiação solar, fiquem registadas nos denominados anéis de crescimento que são o produto de uma realidade ambiental diversa e cíclica.

Muitas espécies vegetais, sobretudo árvores das regiões temperadas são muito sensíveis a factores climáticos e ambientais. O registo destes elementos nos anéis de crescimento *é* indiscutível e traduz-se num conjunto de dados que pode ser utilizado para os mais diversos fins.

A dendrocronologia é um método de datação absoluta caracterizado por apresentar um nível de exactidão elevado, capaz de fornecer datas em anos de calendário directamente com pequena margem de erro. A sua fiabilidade é reconhecida a nível mundial.

A largura do anel produzido anualmente por uma árvore varia quase todos os anos. Estes anéis anuais funcionam como o registo preciso da natureza - um calendário de madeira. A medição e investigação da espessura e densidade dos anéis fornecem informação preciosa sobre as condições existentes durante o tempo de vida da árvore. Para além disso, comparando os dados recolhidos nos anéis anuais de diferentes árvores é possível determinar o ano em que uma determinada árvore nasceu e morreu.

Nas regiões nórdicas, a temperatura é o factor que afecta mais significativamente o crescimento de uma árvore. Durante um verão quente a árvore produz um anel de crescimento largo, enquanto durante um verão frio o anel produzido é estreito. Nas regiões de clima mais temperado, é, sobretudo a pluviosidade do ano que faz variar a espessura do anel de crescimento de ano para ano. A dendrocronologia pode pois fornecer-nos informação sobre mudanças no clima ocorridas no passado, tal como, graças a modelos matemáticos, nos permite prever possíveis evoluções climáticas.

A datação cruzada (cross-dating) é a técnica mais importante utilizada em dendrocronologia. Consiste em comparar a largura dos anéis anuais de diferentes árvores, bem como as diferenças na sua estrutura. Deste modo é possível determinar com exactidão o ano em que cada anel se formou. Os dados referentes aos anéis anuais de árvores de idades diferentes podem ser combinados de modo a constituírem longas séries cronológicas. Hoje em dia, graças a este tipo de calendários de anéis de crescimento das árvores, é possível determinar a idade de uma árvore até 2000 anos.

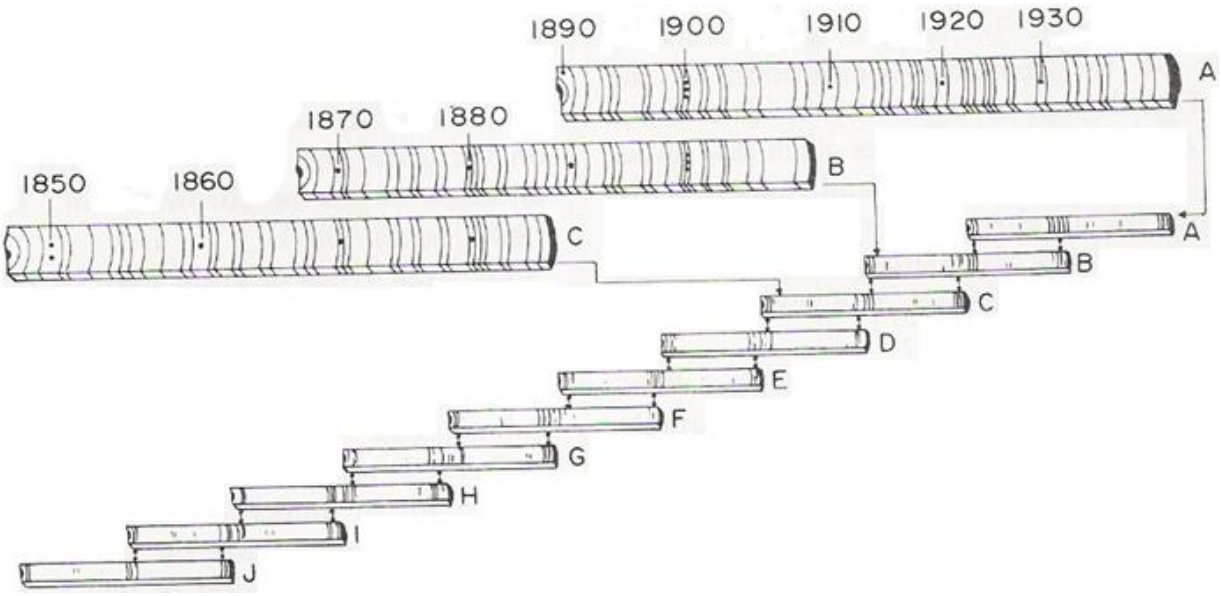



**FIGURA** 265 – Aplicação do método da datação cruzada: A, amostra radial de uma árvore viva retirada na estação de crescimento de 1939; B-J, espécimes para comparação obtidos em madeiras de casas antigas e madeiras de disponíveis retiradas de estruturas degradadas progressivamente mais antigas. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

O conhecimento da anatomia do lenho (madeira) é o suporte fundamental para a identificação das espécies e esta é absolutamente necessária no âmbito da dendrocronologia. Trata-se não só da identificação de espécimes vivos mas também de espécimes mortos e restos arqueológicos, sejam eles carvões ou madeiras.

Para um aprofundamento destas questões consultar HUGHES *et al.*, 2007; SPEER, 2010; COOK, 2010.

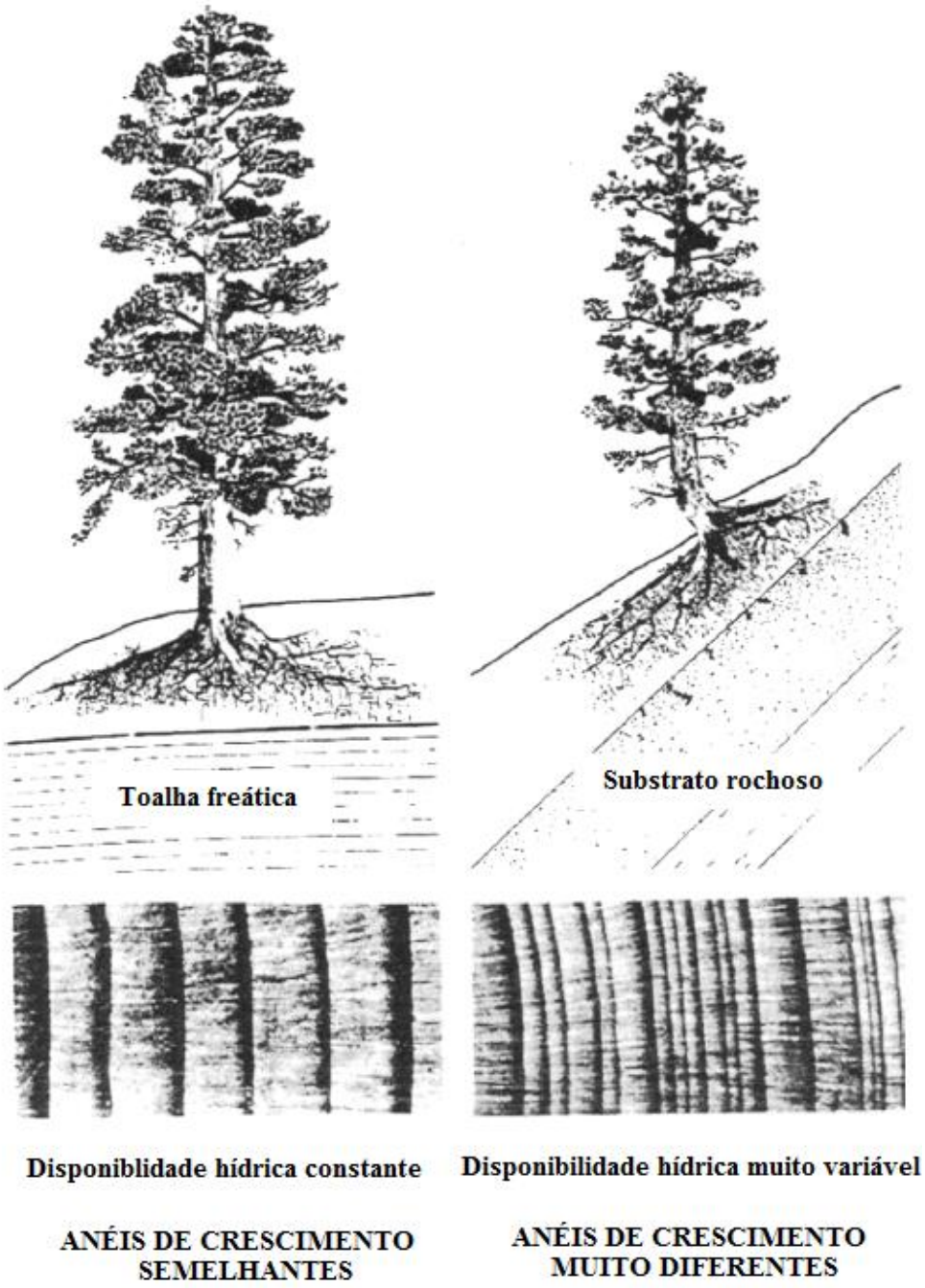



**FIGURA** 266 – Duas situações bastante diferentes: à esquerda, uma árvore crescendo num solo com uma toalha freática estável que lhe garante uma disponibilidade hídrica relativamente constante ao longo do ano apresenta anéis de crescimento bastante semelhantes entre si; à direita, uma desenvolvendo-se num substrato rochoso sujeito a variações significativas de reservas hídricas apresenta anéis de crescimento significativamente diferentes. PALLARDY (2008)

## PRINCÍPIOS MAIS IMPORTANTES DA DENDROCRONOLOGIA

Os princípios em que assenta a dendrocronologia podem ser sintetizados como se segue HUGHES *et al.*, 2007; SPEER, 2010; COOK, 2010:

**Princípio da uniformidade**

Os factores que afectam o crescimento dos anéis das árvores na actualidade, foram também registados, no passado. Este princípio, permite criar um marco ou ponto de partida para estudos paleoambientais e por sua vez,

determina uma possibilidade de relacionar os registos presentes nos anéis das árvores actuais com os registos de épocas anteriores. A comparação entre esses registos permite o estabelecimento e estudo de padrões climáticos.

**Princípio dos factores limitativos**
Existem factores que limitam o crescimento dos anéis das árvores. Os factores limitativos são sobretudo a temperatura (regiões de maior altitude e latitude), a humidade e a precipitação (regiões mais secas).
Este princípio determina qual o grau de sensibilidade que se procura atingir e também o tipo de estudo a realizar no domínio do paleoclima.

**Princípio do crescimento agregado da árvore**
Qualquer série individual de crescimento de anéis de uma árvore pode-se decompor num somatório de factores ambientais, os quais afectaram o padrão de crescimento dos anéis. O crescimento do anel, integra como variáveis: tendência de crescimento relativa á idade; clima (temperatura, humidade, precipitação); acontecimentos esporádicos dentro e fora do habitat; erros causados por outros factores.

**Princípio da amplitude ecológica**
As espécies são mais sensíveis à temperatura e precipitação nos limites de latitude e altitude da sua área de distribuição natural. A amplitude ecológica de uma espécie determina a sua sensibilidade aos factores ambientais. As árvores que crescem em habitats restritos têm uma amplitude reduzida. Para a dendrocronologia é importante que as espécies estudadas estejam nos limites de latitude e altitude da sua área de distribuição natural, pois aí serão mais sensíveis, a alterações.

**Princípio da selecção do sítio**
A escolha das espécies e indivíduos a serem objecto de estudo dendrocronológico deverá ser efectuada tomando em consideração os critérios que determinam a sensibilidade da espécie a factores climáticos (temperatura e precipitação). As árvores que se manifestam sensíveis a condições de seca podem ser encontradas onde a precipitação é um factor limitativo mas não, por exemplo, em locais húmidos, onde a escassez de água não é notável.

**Princípio do crossdating**
É o princípio fundamental da dendrocronologia. Assenta na atribuição de datas de calendário a cada um dos anéis de crescimento. A co-datação consiste em atribuir datas de calendário a sequências de anéis presentes em amostras de madeiras. Confrontando padrões de espessura de anéis, densidades e outros elementos presentes na estrutura (anatomia) da madeira, é possível estabelecer uma correlação entre as várias amostras desde que estas sejam em número suficientemente significativo, numa sequência cronológica desde o ano em que a amostra da árvore viva foi retirada (ano conhecido) até á data do anel mais antigo.

**PRINCÍPIO DA REPLICAÇÃO**
Consiste em recolher um número elevado de amostras por árvore num número elevado de árvores por habitat ou sítio. Este facto permitirá reduzir o nível de erro.

**METODOLOGIA DE ANÁLISE (SKELETON PLOT)**
Começa-se por representar, graficamente em papel milimétrico cada um dos anéis da amostra no que respeita a espessura e número, determinando quais dos anéis apresentam espessuras mínimas e máximas.
Cada linha vertical do papel milimétrico corresponde a um anel. O início da contagem efectua-se da esquerda para a direita, onde o anel mais recente recebe o número 0 e é deste ponto que se dará inicio à marcação e medições. Analisam-se primeiro os anéis com espessuras mínimas e representam-se, na folha de papel milimétrico, com linhas verticais que podem ir dos 10 mm até aos 20 mm, dependendo das relações de espessura de anel para anel. Para determinar quais os anéis com espessuras menores recorre-se á observação comparada dos anéis. Procede-se depois à representação gráfica dos anéis mais espessos que são representados com linhas verticais com dimensões que podem ir dos 2 mm até aos 5 mm, dependendo da espessura dos mesmos. Para anéis menos espessos a linha deverá ter um valor mínimo de 2 mm e para anéis mais espessos a linha poderá ir até aos 5 mm.
Ficamos assim com uma representação standard mínima da amostra que comparada com outros conjuntos de representações (Skeleton plots) permite realizar um cruzamento de dados gráficos para fins de datação.
O objectivo é obter padrões gráficos que possam ser comparáveis entre si e que permitam criar uma datação cruzada entre as várias amostras e a ***curva de calibração*** *(*Master Chronology).

**CURVA DE CALIBRAÇÃO *(*MASTER CHROHOLOGY)**
Destina-se a fornecer uma base de dados suficientemente fiável para datar espécimes. A curva de calibração resulta da integração entre o estudo e análise de árvores vivas, árvores mortas e a constante actualização fornecida por madeiras e carvões obtidos em contextos arqueológicos.

A curva de calibração deve respeitar o seguinte*:*

1. As espécies vegetais a utilizar, devem corresponder, no seu conjunto, a uma zona geográfica restrita, um habitat ecológico similar e ter correspondência taxonómica segura.
2 .Confirmar a correspondência ente as espécies utilizadas para a curva de calibração e as espécies características de determinados períodos históricos ou pré-históricos.
3. Para as curvas de calibração específicas deverão preferir-se as espécies de vida longa e indígenas. As espécies exógenas devem ser amplamente estudadas e a sua selecção deve ser antecedida de um critério muito rigoroso de escolha.

# DIFICULDADES DA DENDROCRONOLOGIA

Três factores influenciam o crescimento e a estrutura da madeira: o ambiente, a idade e a hereditariedade. Os anéis de crescimento integram complexos processos da formação da madeira, que são influenciados, por um lado, por factores genéticos, e por outro, por factores ambientais. Devido aos factores mencionados anteriormente dever-se-á proceder a análises densitométricas, análises essas que deverão ser consideradas como uma ferramenta para a evolução do controlo genético nos anéis de crescimento sob uma corrente de condições ambientais. A formação dos anéis é afectada indirectamente por um conjunto de factores ambientais impostos (intensidade da luz, temperatura, desfoliação) e, por isso, altera a formação da madeira.

Para se determinar a idade de uma árvore, procede-se normalmente à contagem dos seus anéis de crescimento. Por vezes, devido a factores que influenciam o crescimento e a estrutura, formam-se anéis que são denominados por falsos anéis ou anéis adicionais. Normalmente formados no Verão, depois de um período de seca a que se segue um período húmido o que ajuda a dar mais suporte ao conceito do relacionamento directo entre a humidade do solo e a formação de anéis de crescimento.

Conforme a espécie de árvores os anéis podem ser distintos, sendo claramente demarcados (caso, por exemplo, da maioria das coníferas) ou apresentar maior complexidade e variação na formação de camadas de crescimento (caso de certas folhosas, e.g. *Bertholetia excelsa*).
É sobretudo em certas árvores tropicais que podem ocorrer **falsos anéis de crescimento** ou **anéis de crescimento incompletos**, formados pela ocorrência de inundação, seca, geada, fogo, esfoliação, que interferem na actividade de crescimento.
Mas, mesmo em regiões temperadas, com alguma frequência coníferas jovens crescendo em solos arenosos e profundos podem apresentar numerosos falsos anéis na madeira juvenil, correspondendo a períodos intermitentes de seca e chuva durante uma única estação de crescimento.
Em *Pinus oocarpa*, foi observada, nos trópicos, a presença de falsos anéis de crescimento, extremamente finos, com coloração mais branda, com uma localização geometricamente desajustada dentro do crescimento anual e ocorrendo com bastante periodicidade pelo que se tornavam inconfundíveis e paradoxalmente auxiliavam o processo de datação. Estes falsos anéis em virtude de suas características, poderiam ser chamados de **variações intra-anuais de densidade**, termo proposto por para denominar os falsos anéis perceptíveis em certas zonas da Europa SCHWEINGRUBER (1980).

O aparecimento de falsos anéis devido a vários tipos de interferências (bióticas e abióticas) no crescimento da árvore, pode levar a conclusões erradas na determinação da idade e do ritmo de crescimento.
Em regiões de clima temperado, os anéis de crescimento excedentários parecem ser menos frequentes. Por isso mesmo, os anéis de crescimento são considerados como mais duvidosos para estimar taxas de crescimento e idades em árvores tropicais, porque as estações do ano não são claramente demarcadas. Teoricamente, nas regiões equatoriais, as árvores nem deveriam formar anéis de crescimento. Na realidade tal não acontece e a periodicidade anual no crescimento tem sido evidenciada em inúmeras espécies arbóreas de várias regiões tropicais.
Mas, em muitos casos, a técnica para determinação da idade e taxa de crescimento através dos anéis anuais esbarra de facto em dificuldades acrescidas devido à falta de estações climáticas distintas, que dificultam uma clara visualização dos anéis e consequentemente uma estimativa mais precisa da idade.

As inter-relações entre os anéis de crescimento e o clima, têm sido estudadas principalmente à luz das variações na largura e densidade dos anéis, de ano para ano. As variações nas camadas anuais de crescimento podem ser análogas, em muitas árvores de uma dada região indicando que o mesmo conjunto de factores externos influenciam o crescimento. Assim, as similaridades nas variações do crescimento podem ser fortes, consistentes e especialmente abrangentes. Nestes casos, é razoável assumir que os agentes externos que forçam o padrão de variabilidade comum nas árvores de uma região se relacionam com o clima. Estamos perante a dendroclimatologia.

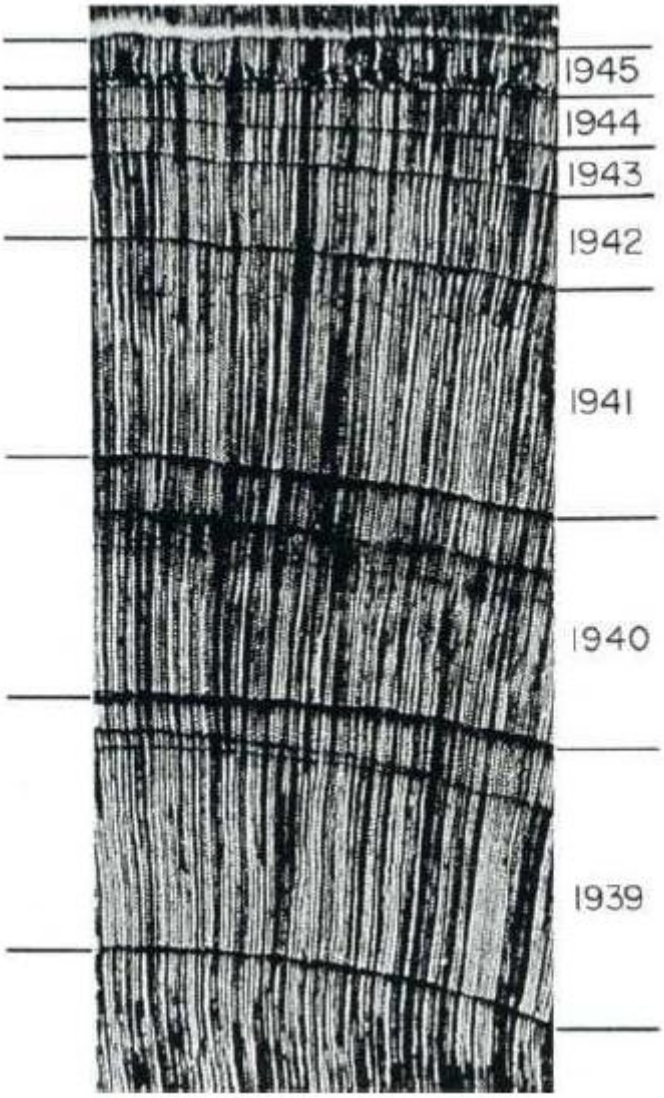



**FIGURA** 267 – Corte transversal do lenho de *Cupressus* sp., em que se podem observar anéis de crescimento múltiplos nos anos de 1939 e 1940. PALLARDY (2008).

## APLICABILIDADE DA DENDROCRONOLOGIA

A dendrocronologia, numa primeira fase, foi vocacionada essencialmente para os estudos climáticos. Com o evoluir da investigação foram sendo abertas novas áreas de interesse, as mais importantes serão provavelmente, HUGHES *et al.*, 2007; SPEER, 2010; COOK, 2010:

**DENDROCLIMATOLOGIA** - Os registos climáticos que se acumulam nos anéis de crescimento e que se traduzem na sua espessura, densidade, compostos, etc., são utilizados para reconstruir climas e factores ambientais do passado.

**DENDROECOLOGIA** - estuda os elementos presentes nos anéis de crescimento anuais das árvores para reconstruir factores ecológicos preponderantes. Incide, sobretudo, no estudo de condicionalismos ecológicos e ambientais presentes em várias fases da cronologia de um determinado nicho ou habitat ecológico.

**DENDROGEOMORFOLOGIA** - procura compreender as alterações na paisagem através do estudo da sequência dos anéis anuais de crescimento. A criação, alteração ou formação de uma paisagem pode ser registada, de várias maneiras, nos índices de sensibilidade dos anéis das árvores. As alterações ou formações de determinadas paisagens obedecem a elementos de carácter antrópico ou natural que, em casos muito específicos, ficam registados nas sequências de anéis de algumas espécies. Os sismos são os eventos mais evidentes no registo dendrocronológico. Contudo, as erupções vulcânicas, certos fenómenos cósmicos e as emissões de gases

de origem antrópica, fazem parte da vasta gama de acontecimentos que podem ficar registados nos anéis de crescimento. A **dendroglaciologia** é um dos vários ramos que também utiliza as sequências dendrocronológicas para interpretar as alterações dos glaciares e as épocas inter-glaciares ou de temperaturas mais amenas.

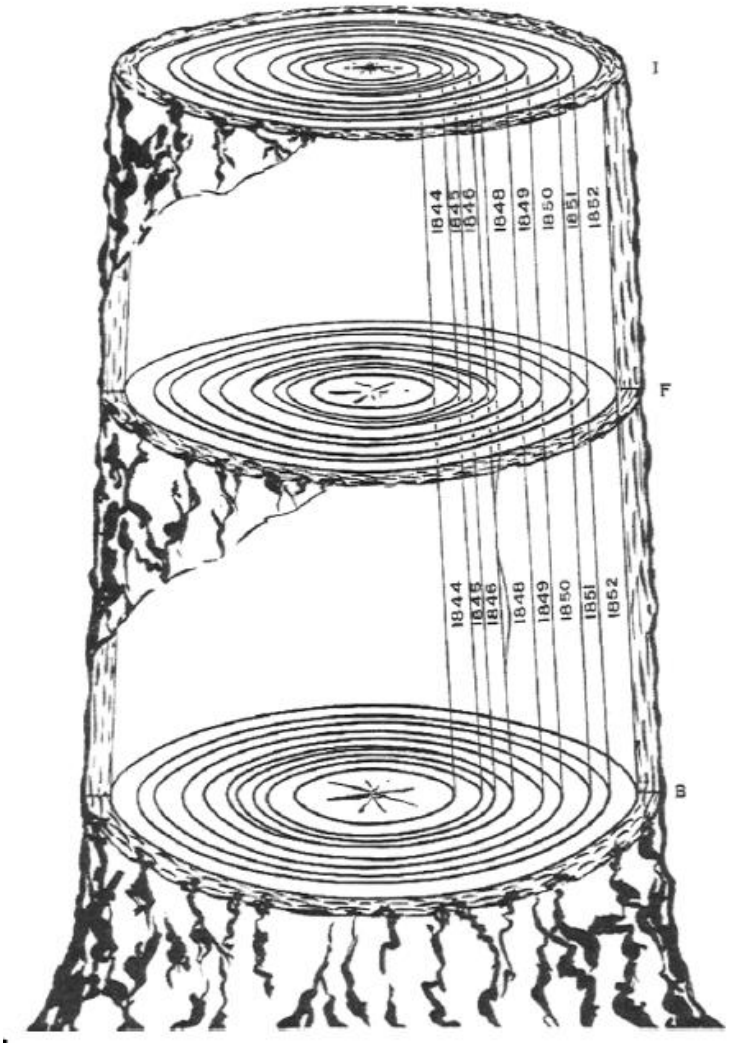



**FIGURA** 268 – Diagrama ilustrando a ocorrência de **anéis de crescimento incompletos**. O anel de crescimento correspondente ao ano de 1847 não é observável no corte B, ao contrário do que acontece nos cortes transversais F e I. Os anéis de crescimento incompletos são um elemento adicional que afecta a fiabilidade da apreciação da idade através da contagem dos anéis de crescimento. PALLARDY (2008).

**DENDROHIDROLOGIA** - utiliza o estudo dos anéis de crescimento das árvores para identificar alterações no curso dos rios, nascentes de água e níveis de lagos e lagoas e até subida dos níveis do mar.

**DENDROPIROCRONOLOGIA** - utiliza as marcas deixadas pelos incêndios florestais, as queimadas e os eventos piroclásticos, nos anéis das árvores, para assim obter uma sequência cronológica dos mesmos e a correspondente abrangência espacial do evento. Permite criar uma sequência de dados que facilita a interpretação de factores que explicam os processos de alteração de uma dada paisagem.

**DENDROARQUEOLQGIA** - estuda a sequência de anéis presentes em artefactos arqueológicos, estruturas de habitação e estruturas de combustão para construir uma cronologia que permita datar o contexto arqueológico. Utiliza-se a sobreposição ou correlação entre a sequência dos anéis presentes no artefacto arqueológico e uma curva de calibração (Master Chronology) previamente realizada.

# 6. TIPOS ESTRUTURAIS

A estrutura vegetativa da generalidade dos espermatófitos compreende um ou mais eixos ou caules, com nós e entrenós, muito evidentes nuns casos e pouco perceptíveis, noutros. Certas espécies, ditas acaules, não o apresentam ou aquele é praticamente inexistente, caso das plantas arrosetadas. Nalguns casos, as bainhas das folhas longamente envaginantes e adpressas umas sobre as outras podem simular um caule aéreo que de facto não existe. Tal acontece, por exemplo, com o pseudo-caule de *Veratrum album* e o pseudo-tronco das bananeiras (*Musa* spp.).

No que respeita à consistência, os caules, à semelhança do que acontece com as raízes, podem ter diferente lenhificação e teores muito variáveis em água apresentando-se desde carnudos (*e.g.*, nos cactos) até lenhosos.

A coloração da casca também é muito variável, desde esbranquiçada (*Betula pubescens* ) até cinzento-escura (*e.g.*, azinheira, *Quercus rotundifolia* ). A forma dos caules também é muito diversa.

Dada a tipicidade das estruturas é normalmente fácil a distinção pela estrutura anatómica dos caules das monocotiledóneas, eudicotiledóneas, gimnospérmicas e pteridófitos.

Estudos detalhados sobre a anatomia das eudicotiledóneas podem ser consultados em METCALFE & CHALK (1989) e sobre as monocotiledóneas em METCALFE (1960-72) e TOMLINSON (1961).

Os caules de certos espermatófitos, sobretudo aqueles que apresentam adaptações à acumulação de reservas ou aos habitats aquático e desértico, têm estruturas anatómicas muito particulares.

## 6.1. MONOCOTILEDÓNEAS

Os caules da generalidade das monocotiledóneas apresentam as seguintes características anatómicas:

**a**) feixes vasculares dispostos desordenadamente de forma mais ou menos dispersa por todo o caule.

**b**) é normalmente impossível distinguir, pela forma como os feixes estão dispostos, um córtex e uma medula, falando-se apenas em parênquima fundamental.

**c**) feixes condutores do tipos colateral fechado. Frequentemente os elementos de xilema apresentam a característica disposição em V ou em U.

d) presença frequentemente de esclerênquima na periferia do caule como principal tecido de suporte nas espécies herbáceas.

**e**) ausência normalmente de crescimento secundário.

Algumas monocotiledóneas apresentam os feixes vasculares dispostos segundo dois ou mais anéis (disposição policíclica).

Muito invulgar é a disposição nas monocotiledóneas dos feixes vasculares num único anel, como acontece nas espécies do género *Coix*, num arranjo anatómico que faz lembrar as eudicotiledóneas e gimnospérmicas.

Certas espécies, apresentam feixes concêntricos (anfivasais ou centrofloémicos). E, noutras, há formação de tecidos secundários, seja devido a um crescimento secundário do tipo difuso, seja devido à formação de um câmbio contínuo com funcionamento *"sui generis"*.

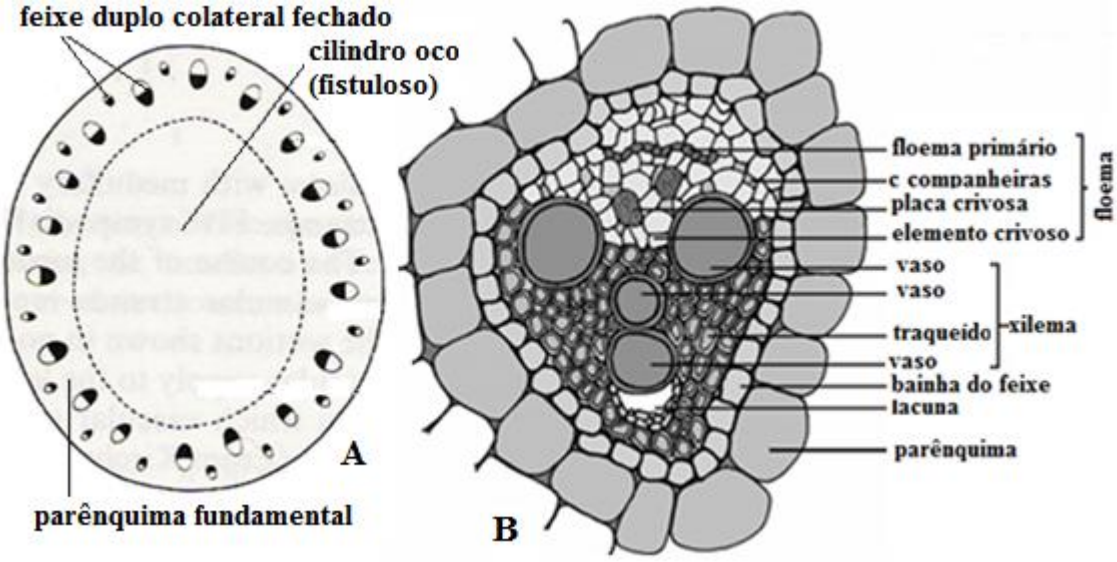



**FIGURA** 269 – A, corte transversal do colmo fistuloso do centeio *(Secale cereale)* em que os feixes se dispõem em apenas dois anéis concêntricos; B, pormenor de um dos feixes.

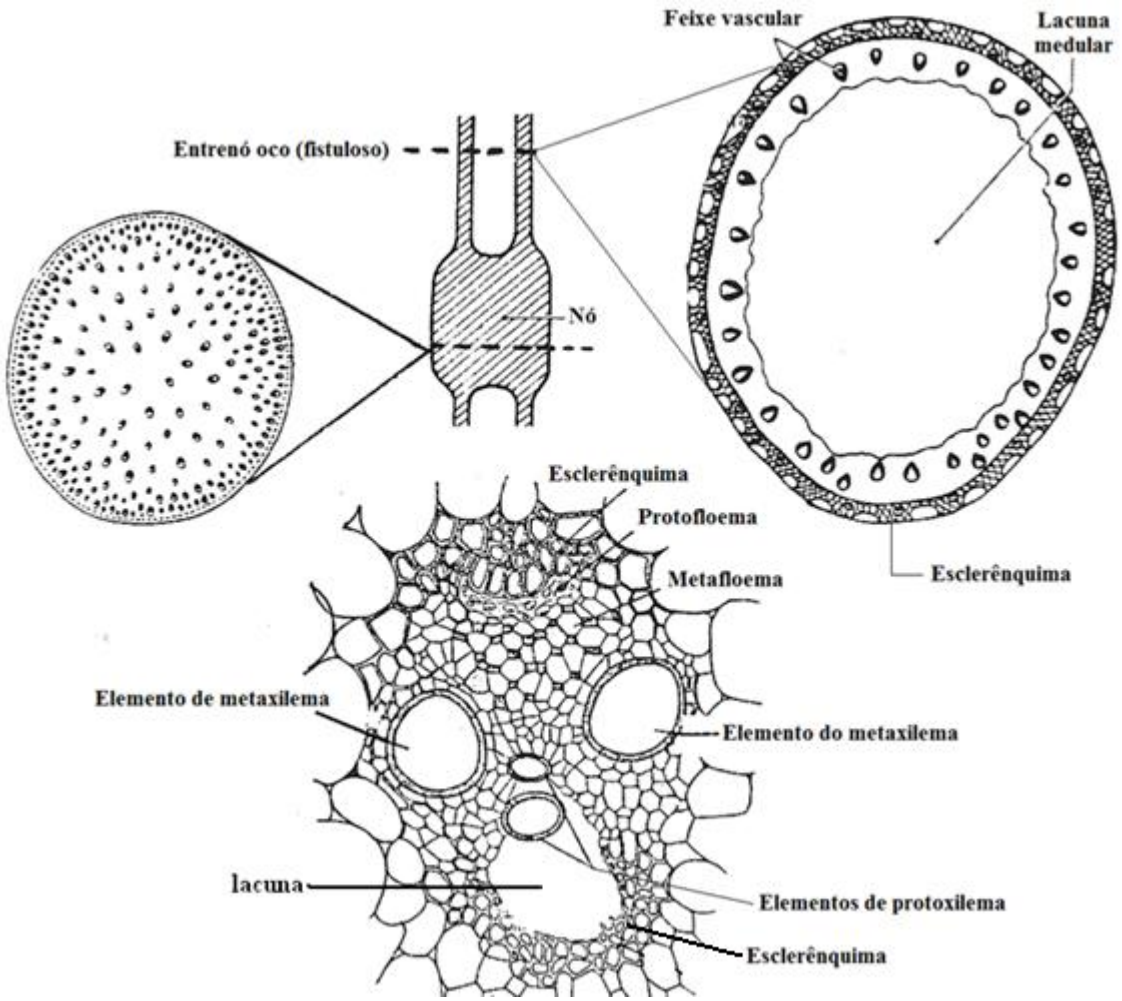



**FIGURA** 270 - Em cima, cortes transversais a nível do nó e do entrenó e longitudinal, do caule de aveia (*Avena sativa* ). Em baixo, pormenor dum feixe vascular do milho (*Zea mays* ). Como é usual nos caules, o floema desenvolve-se a partir de células mais externas do cordão de procâmbio, e o xilema, a partir das células mais internas. Floema e xilema diferenciam-se em direcções opostas. Os primeiros elementos de floema e de xilema (protofloema e protoxilema) são distendidos e destruídos durante o alongamento do entrenó. Este processo resulta na formação de um grande espaço aerífero no lado do xilema (lacuna). O feixe vascular maduro contém dois elementos de vaso grandes (os vasos do metaxilema), e o floema (metafloema) é composto de elementos dos tubos crivosos e células companheiras. Ele apresenta-se envolvido por uma bainha de células de esclerênquima. Adap. CAMEFORT (1997) e FAHN (1990).

Nas gramíneas existem dois tipos básicos de organização vascular. O caso das espécies com **colmos cheios** *(e.g., Zea* spp., *Saccharum* spp., *Sorghum* spp.*)* em que os feixes, geralmente muito abundantes, se apresentam dispersos por todo o parênquima fundamental. E, o caso das espécies com **colmos ocos ou fistulosos** *(e.g., Triticum* spp., *Hordeum* spp., *Avena* spp., *Oryza* spp.*)*, em que os feixes se apresentam dispostos em dois anéis concêntricos, o mais externo com feixes de maiores dimensões. No entanto, em muitas destas últimas espécies a anatomia dos nós, que se apresentam cheios, é em tudo semelhante às das espécies com colmos cheios.

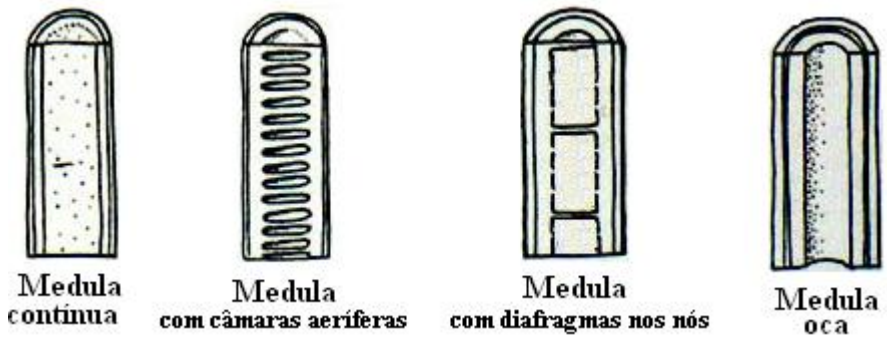



**FIGURA** 271 – Principais tipos de medula que podem ser observados nas plantas vasculares.

# 6.2. EUDICOTILEDÓNEAS E GIMNOSPÉRMICAS

A generalidade das eudicotiledóneas e gimnospérmicas têm em comum as seguintes características anatómicas:

a) feixes vasculares **dispostos segundo um único anel**, resultando um córtex e uma medula bem distintos.

b) feixes condutores dos tipos **colateral aberto** ou mais raramente bicolateral *(e.g.,* Solanaceae, Cucurbitaceae, Convolvulaceae, Compositae...), ou ainda concêntrico.

c) **presença normalmente de crescimento secundário.**

Algumas eudicotiledóneas, caso, por exemplo, de espécies do género *Bougainvillea* e de algumas berberidáceas, apresentam os feixes vasculares dispersos por todo o parênquima fundamental (como acontece nas monocotiledóneas) não sendo possível distinguir um córtex e uma medula.

Os caules de algumas eudicotiledóneas apresentam — ainda numa fase bastante precoce, antes do início do crescimento secundário — além dos feixes dispostos num círculo, alguns feixes suplementares:

- na medula, **feixes medulares** (e.g., muitas melastomatáceas).
- no córtex, **feixes corticais** (e.g., *Arctium* spp., *Buxus* spp.).

Na estrutura primária os feixes vasculares tendem a apresentar-se mais próximos uns dos outros nas espécies lenhosas. Em certos casos, como acontece, por exemplo, em *Tilia*, as regiões interfasciculares são tão estreitas que já na estrutura primária, os feixes condutores se dispõem na forma de um anel praticamente contínuo.

Na estrutura secundária das eudicotiledóneas e gimnospérmicas lenhosas, os tecidos condutores secundários formam normalmente um anel contínuo.

Em muitas eudicotiledóneas herbáceas e nas espécies escandentes (trepadeiras) os tecidos vasculares secundários são atravessados por raios largos de parênquima, nunca chegando a formar um anel contínuo.

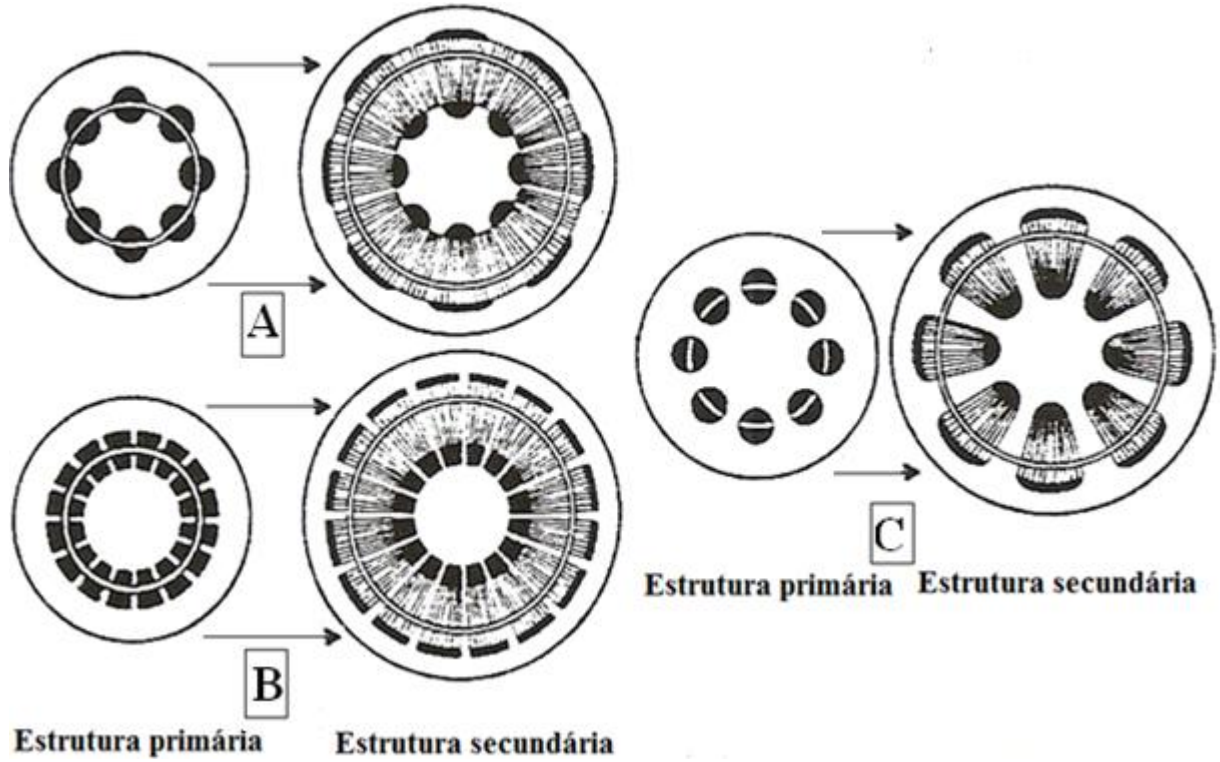



**FIGURA** 272 - Estruturas primárias e secundárias mais frequentes entre eudicotiledóneas e gimnospérmicas: A, caso mais frequente nas espécies lenhosas. Os tecidos secundários formam um anel contínuo; B, aspecto de certo modo invulgar, também de certas espécies lenhosas mas em que os tecidos primários formam já um anel contínuo; C, caso mais frequente entre as eudicotiledóneas herbáceas e as trepadeiras. Os tecidos vasculares secundários são atravessados por raios largos de parênquima. Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

Convém realçar, como diferenças principais entre a estrutura anatómica de eudicotiledóneas lenhosas e gimnospérmicas, os seguintes aspectos:

• nas gimnospérmicas (excepto Gnetophyta) o tecido vascular é do tipo primitivo, isto é, os elementos traqueais apresentam-se constituídos por traqueídos e os elementos crivosos por células crivosas, estando tanto os vasos lenhosos como os tubos crivosos ausentes.

• nas gimnospérmicas, o lenho ou madeira, sendo constituído essencialmente por traqueídos (também normalmente, por fibras, fibrotraqueídos e parênquima lenhoso) é bastante homogéneo. E isto sobretudo porque não apresenta elementos de grande diâmetro, vasos.

• nas angiospérmicas (excepto nas *Winterales*, grupo menos evoluído), o lenho apresenta como elementos traqueais, traqueias (vasos lenhosos ou vasos perfeitos) e como elementos crivosos, tubos crivosos.

• nas angiospérmicas, o lenho apresenta-se bastante heterogéneo e isto porque compreende a par de elementos de apreciável diâmetro (vasos lenhosos) outros de diâmetro muito menor (parênquima lenhoso axial e radial, fibras e frequentemente traqueídos).

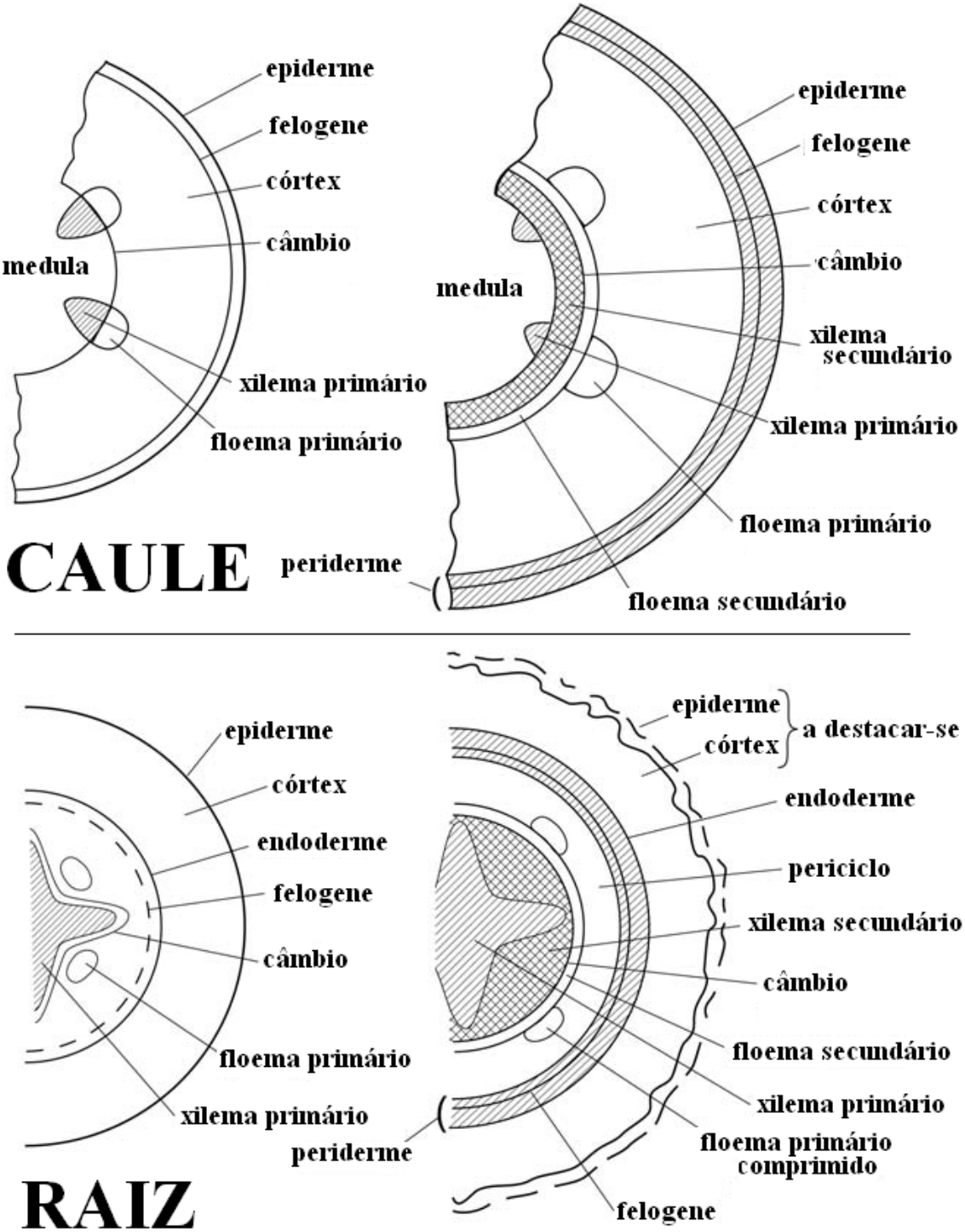



**FIGURA** 273 – O crescimento secundário quando ocorre verifica-se tanto no caule como na raiz. O presente esquema ilustra a forma como ele se processa.

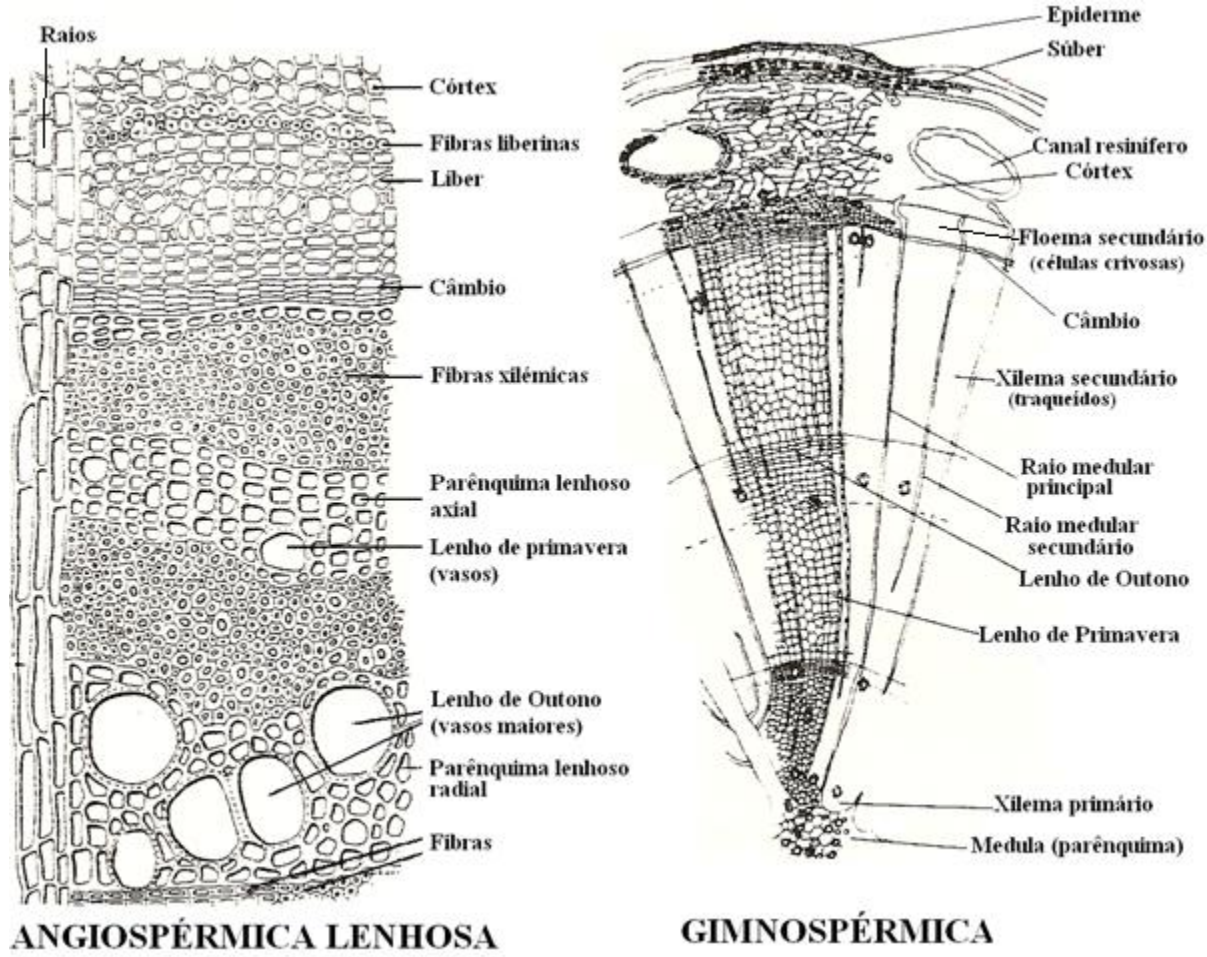



**FIGURA** 274 - À esquerda pormenor de corte transversal do caule de uma eudicotiledónea, em que se vê um lenho bastante heterogéneo. Á direita, sector dum corte transversal do caule de uma gimnospérmica (*Pinus* sp.), em que pode ver-se um lenho bastante homogéneo. Adap. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

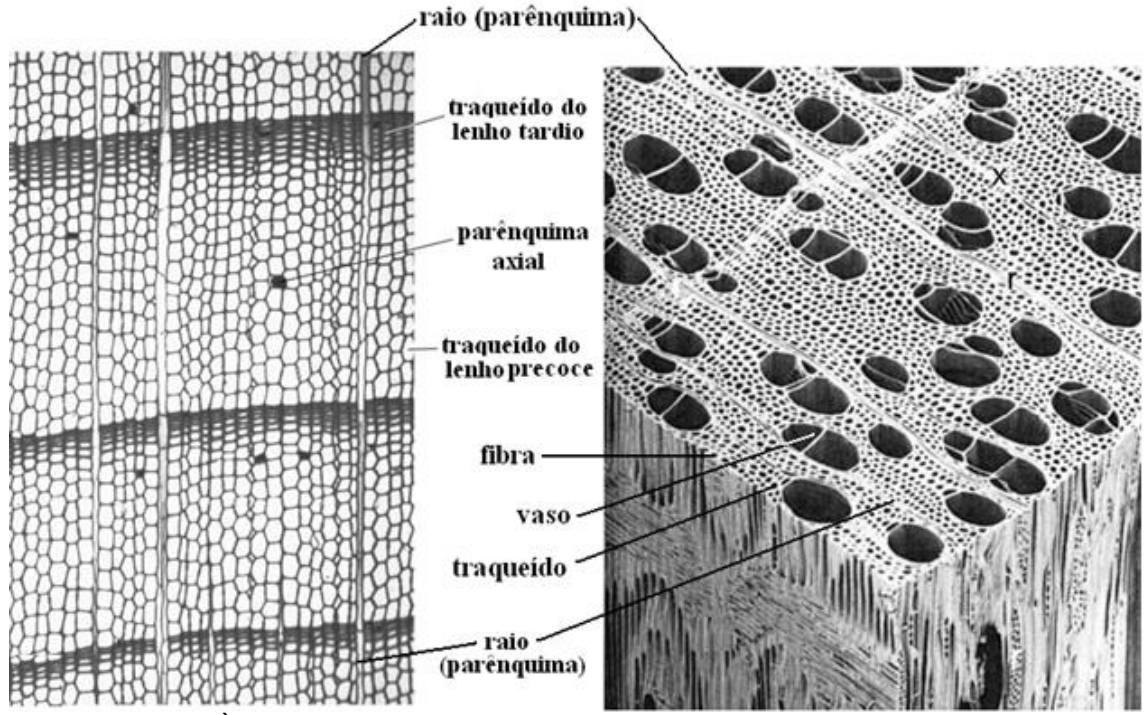



**FIGURA** 275 - À esquerda pormenor de corte transversal do caule de uma gimnospérmica (*Sequoia* sp.), em que pode ver-se um lenho bastante homogéneo; à direita, parte de um cubo de madeira de uma eudicotiledónea lenhosa (*Platanus* sp.), com um lenho bastante heterogéneo. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

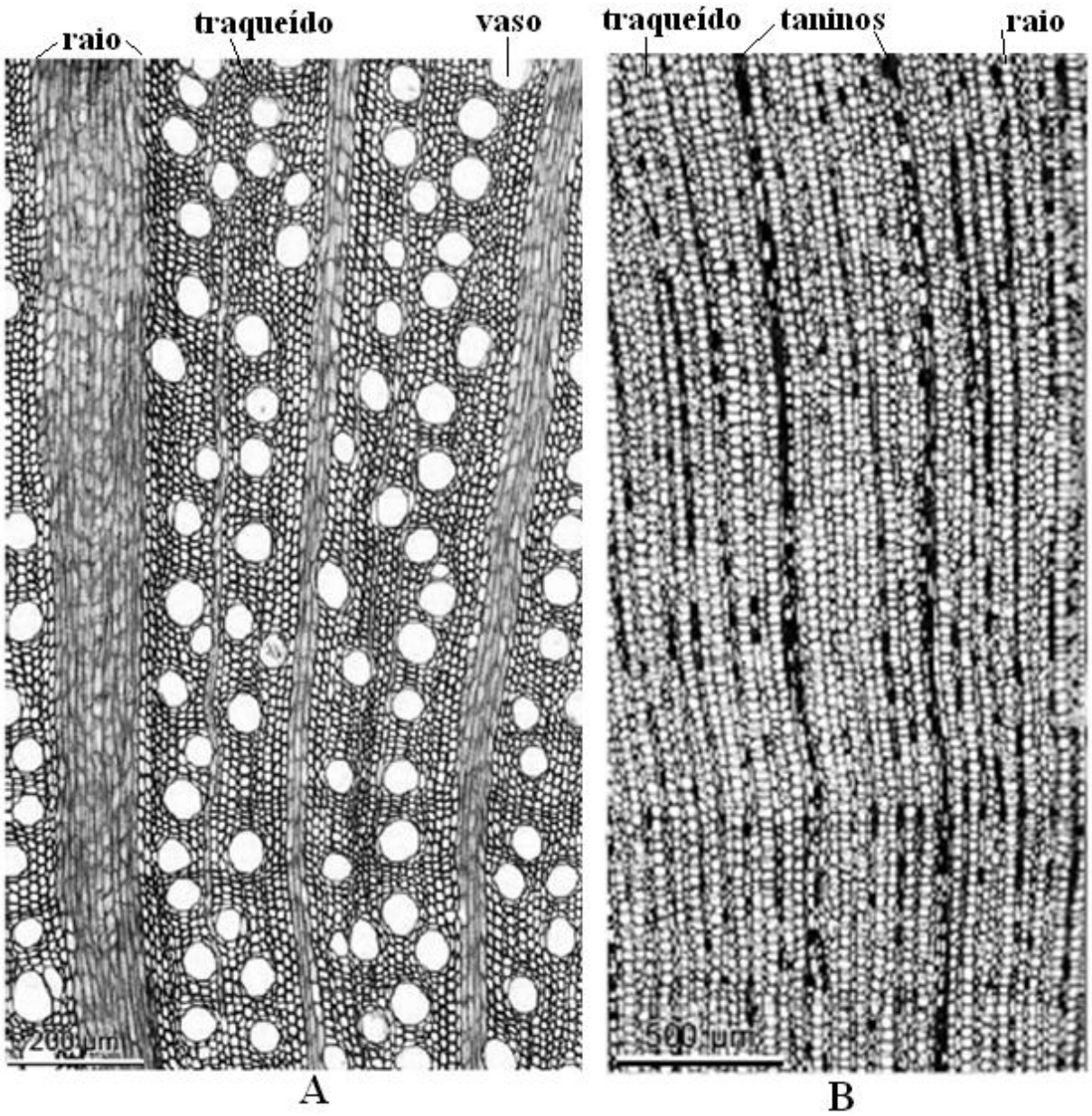



**FIGURA** 276 – Dois casos que constituem excepções: A, *Gnetum gnemon*, uma gimnospérmica cujo lenho é muito semelhante ao das dicotiledóneas lenhosas, dada a presença de elementos dos vasos lenhosos. Os largos raios também distinguem este representante dos Gnetophyta da generalidade das gimnospérmicas; B, *Amborella trichocarpa*, uma angiospérmica muito primitiva, cujo lenho não apresenta vasos mas apenas traqueídos como elementos traqueais. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

## 6.2.1. EUDICOTILEDÓNEAS LENHOSAS

Na maioria dos casos, na estrutura primária os feixes vasculares embora próximos uns dos outros deixam entre si sectores de parênquima mais ou menos evidentes. Em certas espécies (e.g., *Tilia* spp.) os feixes encontram-se tão próximos uns dos outros e as regiões interfasciculares são tão estreitas que o sistema condutor primário forma um anel praticamente contínuo.

Nas eudicotiledóneas lenhosas os tecidos secundários formam sempre um anel contínuo.

Tanto o xilema como o floema secundários apresentam frequentemente canais secretores e vasos laticíferos.

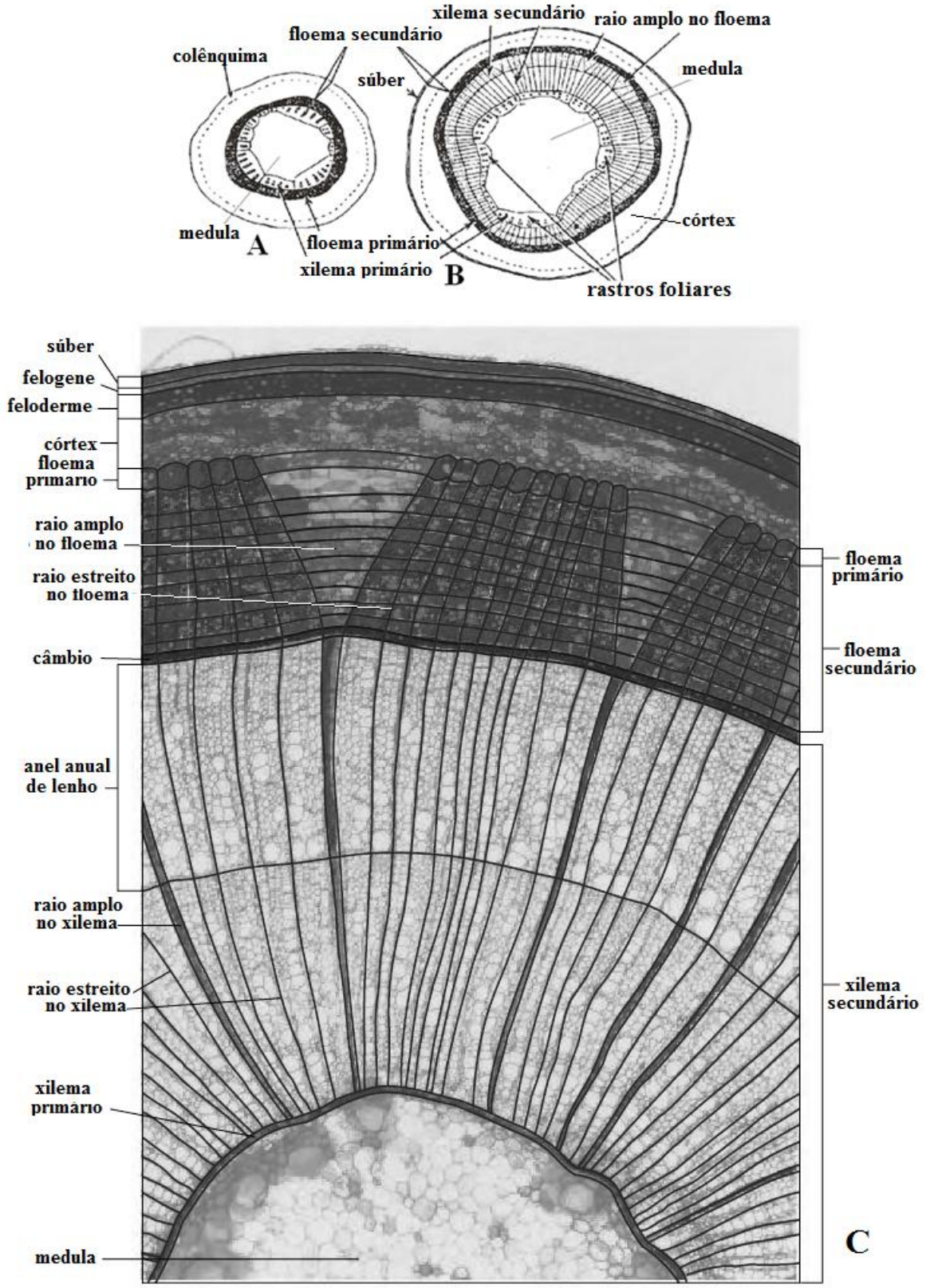



**FIGURA** 277 – A-C, aspectos progressivos do desenvolvimento do caule de *Tilia* sp. Notar que os tecidos primários formam já um anel praticamente contínuo, o que é pouco frequente. O córtex do caule jovem de *Tilia* consiste em células de colênquima e de parênquima. As várias camadas de células de colênquima, que fornecem sustentação ao caule jovem, formam um cilindro contínuo abaixo da epiderme. As células mais externas de parênquima podem conter cloroplastos quando maduras. A camada mais interna de células corticais, as quais possuem conteúdos mais escuros, delimita nitidamente o córtex, do cilindro de tecidos vasculares primários. Depois de estar concluído o alongamento dos entrenós do caule, inúmeras fibras se formam no floema primário. Uma vez formado o câmbio, este produz uma grande quantidade de xilema secundário como é típico das espécies lenhosas; Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

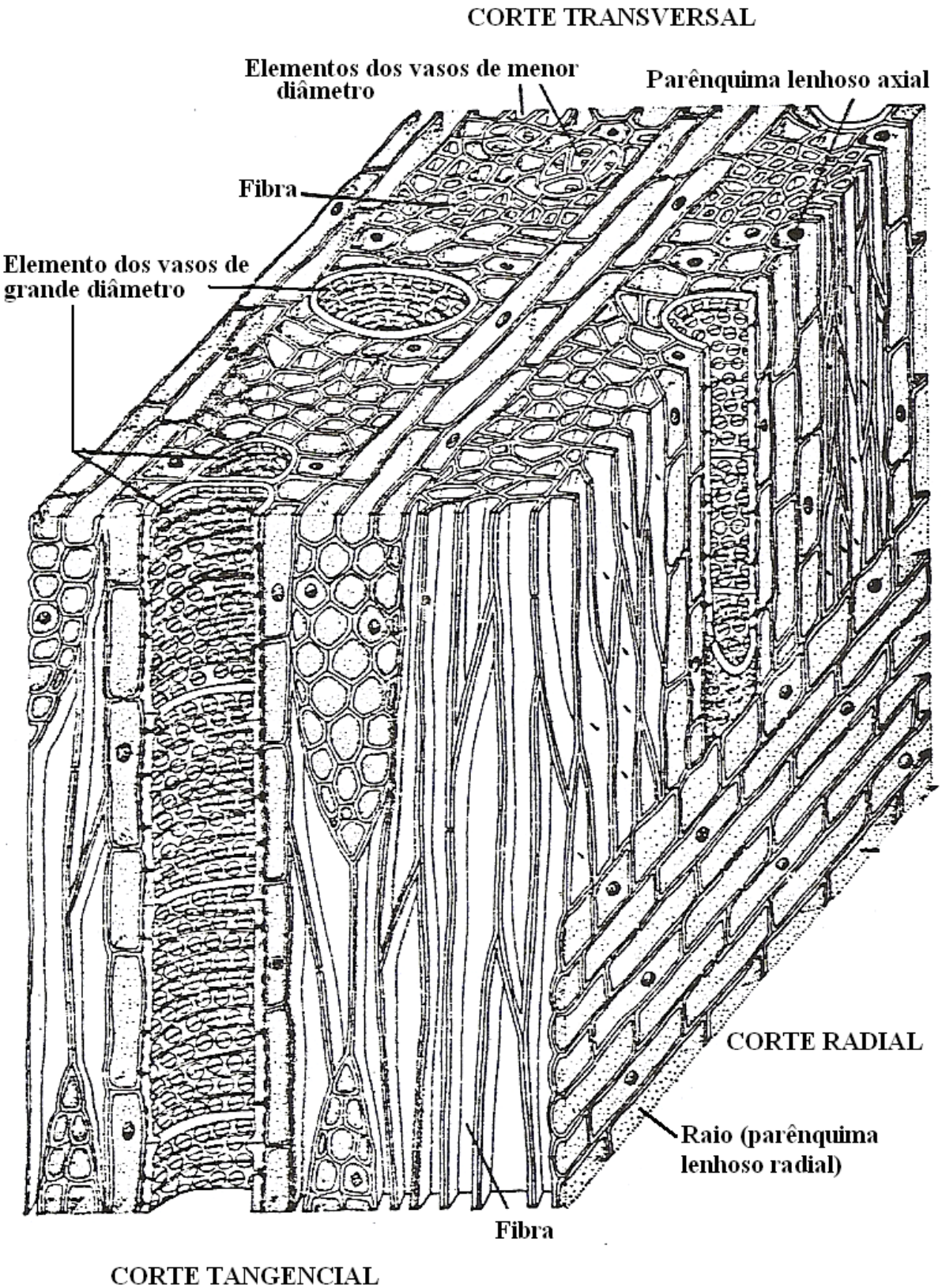



**FIGURA** 278 - Diagrama tridimensional de um cubo de lenho de alfarrobeira (*Cercis siliquastrum*). Notar o grau de desenvolvimento dos raios. De facto, no lenho das eudicotiledóneas, os raios são geralmente maiores do que os das coníferas. Enquanto nas gimnospérmicas, os raios possuem predominantemente uma célula de largura e a maioria apresenta uma a 20 células em altura. Nas eudicotiledóneas os raios da madeira variam de uma a várias células de largura e de uma a várias centenas de células em altura. Em algumas eudicotiledóneas lenhosas, como é o caso do carvalho, os raios mais largos são visíveis a olho nu. FAHN, 1990.

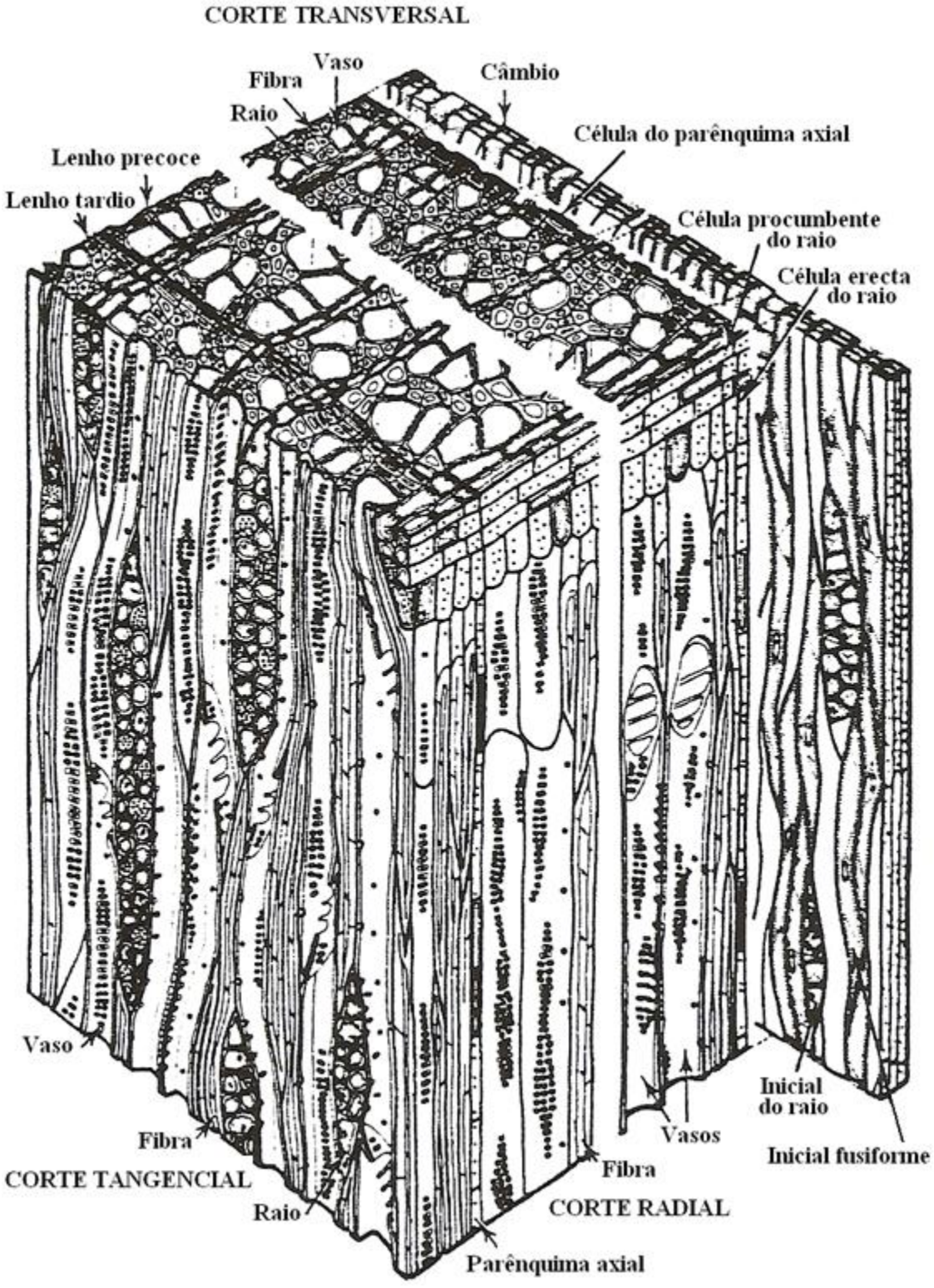



**FIGURA** 279 - Diagrama tridimensional de um cubo de lenho de *Liriodendron tupilifera*. ESAU (2002).

Notar que a estrutura desta madeira é muito mais heterogénea do que a das gimnospérmicas, devido à diversidade de tipos celulares no sistema axial, incluindo os elementos dos vasos, traqueídos, vários tipos de fibras e células parenquimatosas. E é a presença dos vasos, que em última análise, distingue, na maioria das vezes, a madeira das eudicotiledóneas da madeira das coníferas.

# ANATOMIA DO LENHO

Tem particular interesse na identificação das madeiras das eudicotiledóneas lenhosas o modo como o parênquima lenhoso axial, o parênquima lenhoso radial, as fibras e os vasos lenhosos se distribuem no xilema secundário. Estes aspectos são abordados a seguir de uma forma sucinta. Para um estudo aprofundado consultar, em particular, ZIMMERMANN & BROWN (1971), BAAS (1982), METCALFE & CHALK (1989), FAHN (1990), ESAU (2002), SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

## - PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DOS VASOS

Em termos muito gerais, no que respeita à forma como se encontram agrupados os vasos lenhosos, estes podem ser: a) solitários; b) solitários mas com as extremidades sobrepostas, o que faz com que alguns pareçam associados aos pares; c) associados em cadeias lineares; d) em grupos numerosos.

No que respeita à distribuição dos vasos lenhosos na madeira das eudicotiledóneas, distinguem-se normalmente duas situações:

- **porosidade em anel**, em que os elementos dos vasos se apresentam concentrados no inicio do anel de crescimento;
- **porosidade difusa**, em que os vasos ocorrem mais ou menos uniformemente distribuídos por toda a madeira.

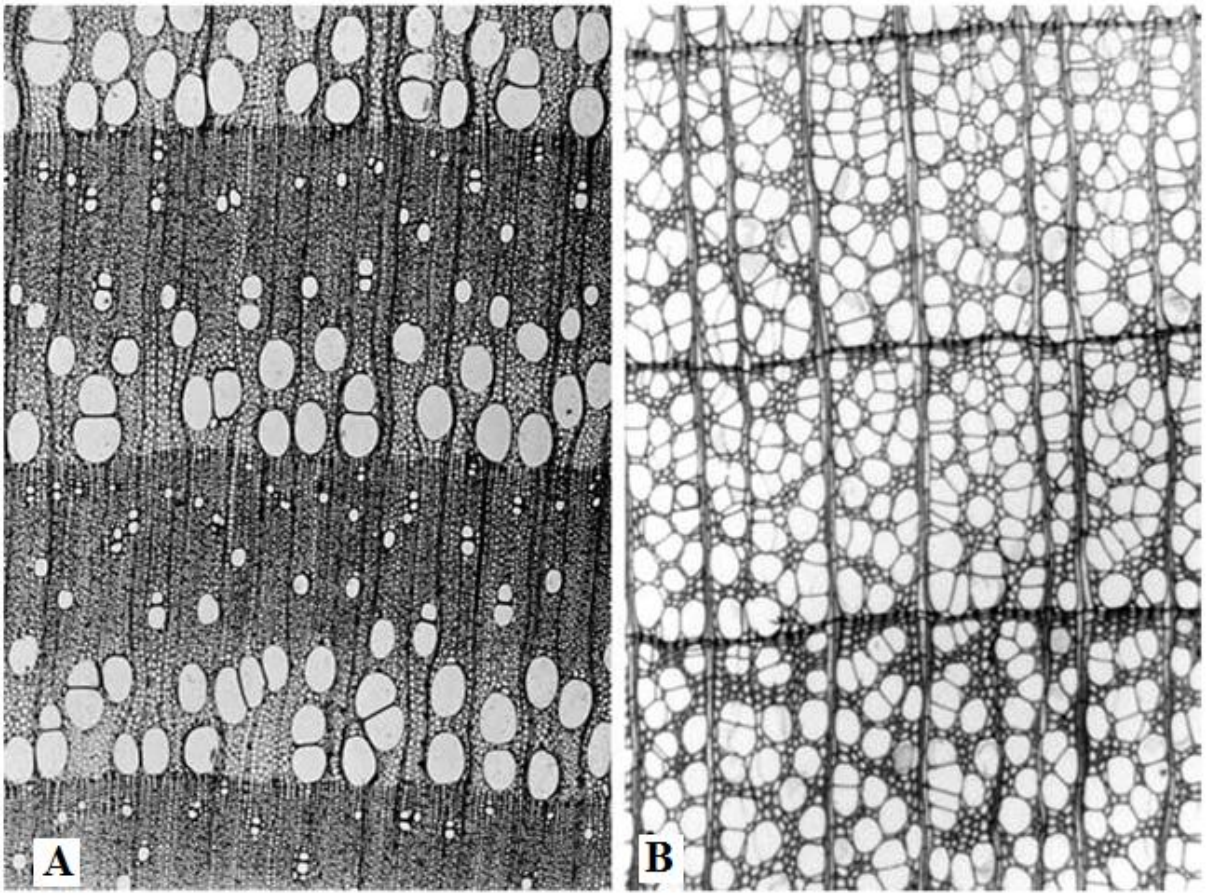



**FIGURA** 280- Dois aspectos distintos da distribuição dos vasos lenhosos no xilema secundário das angiospérmicas. Madeira com porosidade em anel (A); madeira com porosidade difusa (B). Refira-se que a madeira das gimnospérmicas, constitui um terceiro tipo distinto destes dois; não apresenta porosidade.

No caso das madeiras com porosidade difusa é possível ainda distinguir alguns casos particulares, conforme se encontram ilustrados na **FIGURA** 281.

O diâmetro dos vasos é bastante variável. METCALFE (1989) apresenta os resultados de um estudo efectuado em 1 500 eudicotiledóneas, em que o valor médio foi de 100-200 µm; os vasos considerados de diâmetro extremamente pequeno tinham menos de 25 µm, e os considerados extremamente largos atingiam mais de 400 µm.

O tamanho dos vasos é igualmente muito variável tendo sido estimado, por exemplo, em 3 m em *Fraxinus* sp. e em 0,6 m no caso de *Acer* sp. (METCALFE, 1989).

Algumas espécies apresentam elementos traqueais cujas placas de perfuração são muito longas, oblíquas e providas de inúmeras aberturas tendo alguns autores sugerido a designação de **vasotraqueídeos**, pois aparentemente trata-se de formas de transição entre os vasos e os traqueídos típicos.

# PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DO PARÊNQUIMA AXIAL (LONGITUDINAL)

Relativamente à distribuição do parênquima lenhoso axial (ou longitudinal) no lenho, são várias as situações que importa distinguir:

1) **parênquima apotraqueal** - o parênquima lenhoso axial ocorre não associado aos vasos;
   - **1.1. difuso** – células isoladas ou em grupos muito pequenos ou irregularmente distribuído por entre as fibras xilémicas;
   - **1.2. difuso em agregados** – grupos de células formando pequenas faixas tangenciais ou oblíquas, descontínuas.
   - **1.3. zonado** ou **metatraqueal** – em linhas ou faixas concêntricas, intercaladas nos anéis ou camadas de crescimento
     - **1.2.1. terminal (final) -** o parênquima ocorre concentrado no fim do anel de crescimento
     - **1.2.2. inicial -** o parênquima ocorre concentrado no início da estação de crescimento

   Dada a circunstância, de por vezes ser difícil distinguir, se se trata de parênquima lenhoso diferenciado no fim ou no início do período vegetativo, tanto o parênquima terminal (final) como o inicial são, por vezes, designados simplesmente por **parênquima marginal**.

2) **parênquima paratraqueal** - o parênquima lenhoso axial ocorre associado aos vasos;
   - **2.1. escasso** – células isoladas ou pequenos grupos de células formando manchas isoladas associadas aos vasos mas que não chegam a rodeá-los completamente;
   - **2.2. vasicêntrico** – forma-se uma bainha completa de parênquima ao redor de um vaso ou de um grupo de vasos do lenho;
   - **2.3. aliforme –** o parênquima rodeia completamente os vasos e apresenta de um e de outro lado daqueles, prolongamentos tangenciais em forma de asa;
   - **2.4. confluente –** os prolongamentos em forma de asa típicos do parênquima aliforme são mais desenvolvidos e unem-se aos vasos vizinhos formando, no conjunto, bandas irregulares, tangenciais ou oblíquas;
   - **2.5. unilateral** – o parênquima axial dispõe-se unicamente na face externa (abaxial) ou interna (adaxial) dos vasos.

O parênquima paratraqueal apresenta diferenças fisiológicas em relação ao parênquima apotraqueal. Na primavera, quando se inicia a mobilização dos hidratos de carbono armazenados, o amido é mobilizado mais precocemente nas células do parênquima paratraqueal e só mais tardiamente nas do parênquima apotraqueal. As células do parênquima paratraqueal, apresentam também, maior actividade da enzima fosfatase. Elas fornecem açúcar aos vasos, quando se torna necessário um rápido transporte para as gemas em desenvolvimento, e parecem participar do fornecimento de água aos vasos que acumularam gases durante o período de dormência CUTLER *et al.* (2008).

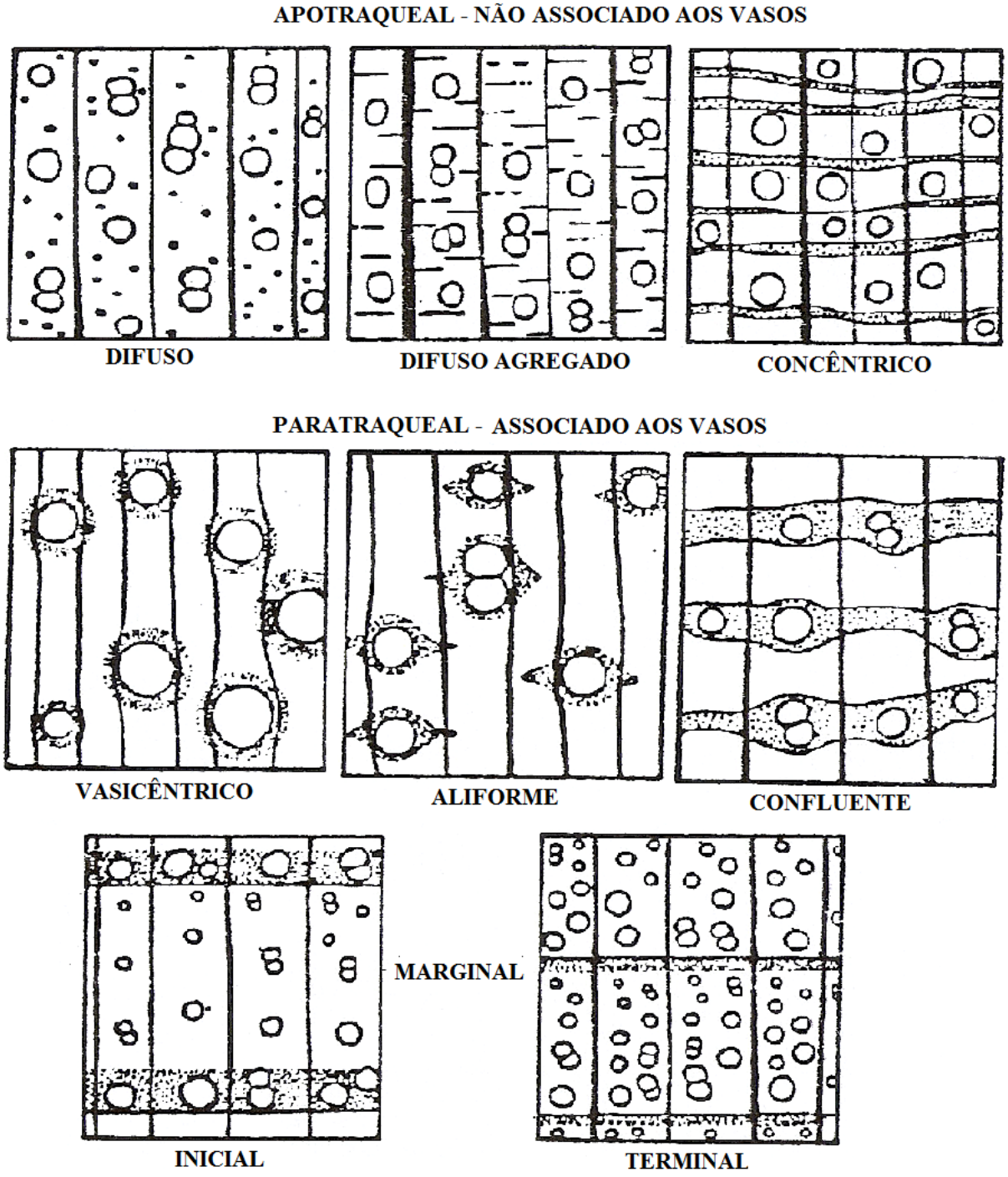



**FIGURA** 281 - Principais tipos de distribuição do parênquima axial (a ponteado) no lenho, em corte transversal. CUTTER (1987).

## - PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DO PARÊNQUIMA RADIAL

Os raios, são responsáveis pelo armazenamento e translocação de água e solutos a curta distância, principalmente no sentido radial (lateral), ou seja, do centro para a periferia e da periferia para o centro. As células do raio que não estão em contacto com os elementos traqueais, e tal situação é particularmente evidente nos raios multisseriados, acumulam substâncias de reserva no início do verão e mobilizam-nas no início da primavera. Acredita-se que estas células estão relacionadas com o transporte radial periódico de hidratos de carbono mobilizados para a reactivação do câmbio no início dos períodos de retoma de crescimento.

Nas gimnospérmicas, os raios xilémicos são constituídos por parênquima lenhoso (radial) e por traqueídos transversais, que funcionam como elementos condutores no sentido radial. As paredes do parênquima distinguem-se das dos traqueídos por um menor conteúdo em celulose e maior de lenhina.

Embora alguns autores como MOREIRA (1993) estabeleçam a distinção de apenas dois tipos de células, outros como APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006) distinguem nos raios xilémicos das eudicotiledóneas três tipos de células:

- **células de contacto ou erectas** - alongadas axialmente e com pontuações largas para os vasos lenhosos;
- **células de isolamento ou procumbentes** – células em geral procumbentes e sem ligações directas com os vasos, importantes no armazenamento de produtos e no transporte radial.
- **células quadradas** - mais ou menos isodiamétricas quando observadas quer em corte transversal, quer longitudinal

Os raios podem ser constituídos por células parenquimatosas de um só tipo e designam-se por **raios homogéneos** ou **homocelulares,** enquanto no caso de compreenderem dois tipos morfológicos de células, denominam-se **raios heterogéneos** ou **heterocelulares.**

Os raios podem ainda ser **unisseriados, bisseriados** ou **multisseriados** consoante apresentam uma, duas ou várias células de espessura.

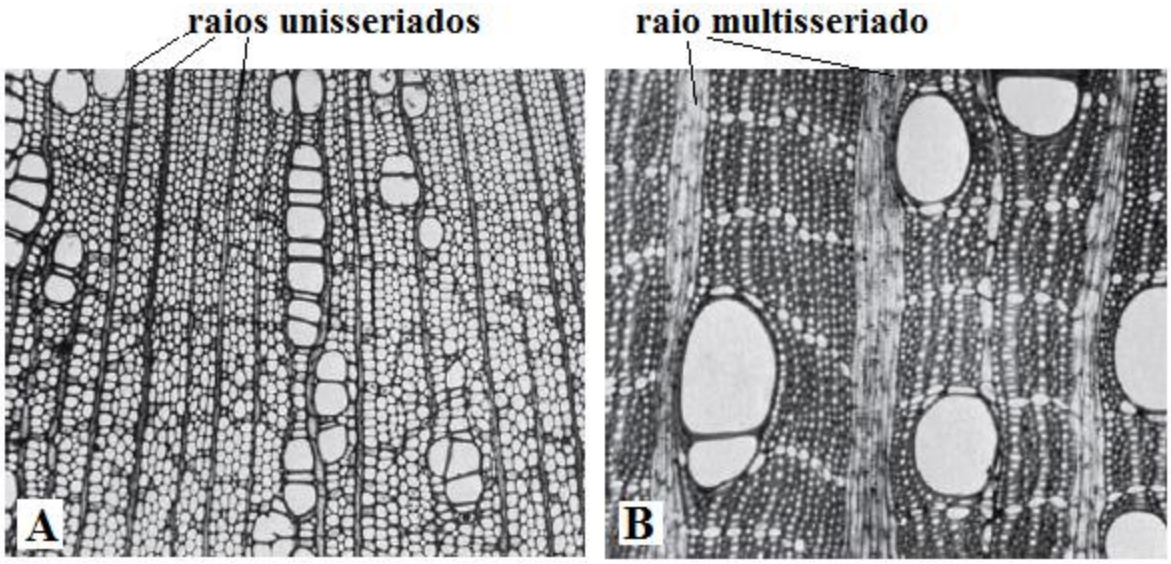



**FIGURA** 282 – Cortes transversais do lenho de duas eudicotiledóneas, *Carpinus betulus*, com raios unisseriados e porosidade embora difusa mas com alguma coalescência entre os vasos (A); *Platymitra siamensis*, com raios multisseriados e porosidade difusa CUTLER & BOTHA (2008).

## - PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DE TRAQUEÍDOS E FIBRAS

Muitas eudicotiledóneas lenhosas apresentam vasos lenhosos e também traqueídos. Estes últimos podem ser de dois tipos:

1) **traqueídos vasculares**, em tudo semelhantes aos elementos dos vasos — até porque se dispõem igualmente em fiadas longitudinais. A principal diferença reside no facto de não apresentarem perfurações nas paredes de topo;

2) **traqueídeos paratraqueais,** geralmente mais longos que os traqueídeos vasculares e não dispostos em fiadas longitudinais. Ocorrem geralmente na vizinhança dos vasos.

As fibras do lenho, também designadas **fibras libriformes,** têm geralmente pontuações simples e são as células mais longas do lenho (150-3350 µm). A rigidez mecânica do lenho da maioria das eudicotiledóneas depende na maior parte da morfologia das fibras e da sua capacidade para empreenderem um significativo alongamento através do crescimento intrusivo. A este propósito, METCALFE [1989) refere o caso de *Populus* sp., em que as fibras passam dum comprimento médio de 500-600 µm para cerca de 1400 µm, ao fim de 15 anos de crescimento.

O lenho pode ainda apresentar **fibroescleritos**, células com características intermédias entre as fibras e os escleritos e **fibrotraqueídos**, células com características intermédias entre os traqueídos e as fibras, ou seja, geralmente com pontuações areoladas mas com os bordos menos desenvolvidos que os traqueídos. As **fibras vivas**, as **fibras septadas** e as **fibras gelatinosas** (**mucilaginosas**) podem igualmente encontrar-se presentes.

As fibras gelatinosas ou mucilaginosas são pobres em lenhina e possuem grande quantidade de alfa-celulose na porção mais interna da sua parede secundária, a designada "camada G", que absorve muita água e pode

intumescer-se ocupando todo o lúmen da fibra. São frequentemente vivas, embora apresentem a parte periférica da parede lenhificada. Têm aspecto gelatinoso e podem ser encontradas no lenho de tensão dos caules de eudicotiledóneas lenhosas.

As fibras septadas contêm protoplasto vivo e caracterizam-se pela presença de septos. Podem estar presentes tanto no xilema, com o no floema ou mesmo dissociadas do sistema vascular, como acontece por exemplo, nas palmeiras. Elas podem acumular amido, óleos, resinas e cristais. Quando acumulam amido, assumem a função de reserva por excelência e podem ser encontradas na parte lenhosa do caule, emersas em tecido parenquimatoso, sendo uma importante fonte de suprimento de nutrientes, nas fases em que a planta atravessa períodos de maior stress CUTLER & BOTHA (2008).

# FLOEMA SECUNDÁRIO

A constituição do sistema axial e radial do floema secundário, ou seja, a composição, a disposição e o tamanho das células bem como as características do floema não funcional, são um tanto diversificados nas eudicotiledóneas lenhosas.

De uma maneira geral o sistema axial do floema secundário compreende normalmente elementos crivosos (tubos crivosos), células companheiras, parênquima lenhoso axial, fibras e por vezes estruturas secretoras, enquanto o sistema radial (raios do líber) é constituído essencialmente por parênquima radial.

O arranjo dos tubos crivosos e do parênquima axial é diverso. Assim, por exemplo, em *Robinia*, o floema é estratificado já que os tubos crivosos e o parênquima axial formam bandas separadas que se alternam, mas o mesmo já não acontece, por exemplo, em *Prunus*, pois os tubos crivosos apresentam-se dispostos em fiadas radiais.

As fibras podem apresentar-se dispersas ou em faixas ordenadas, ser muito ou pouco abundantes, ou mesmo inexistentes (e.g., *Aristolochia*).

Os raios podem ser uni ou multisseriados. Eles são normalmente constituídos por parênquima mas também podem apresentar células esclerificadas, em particular escleritos, ou outras.

Algumas espécies, como é o caso da videira *(Vitis vinifera)* apresentam **fibras septadas** que conservam o protoplasma mesmo quando maduras e desenvolvem septos internos, parecendo desempenhar funções de reserva e de suporte. Estas fibras septadas também podem ocorrer no xilema secundário.

Nalguns casos, na parte não funcional do floema podem diferenciar-se escleritos ou as células, esmagadas, tomam outros aspectos.

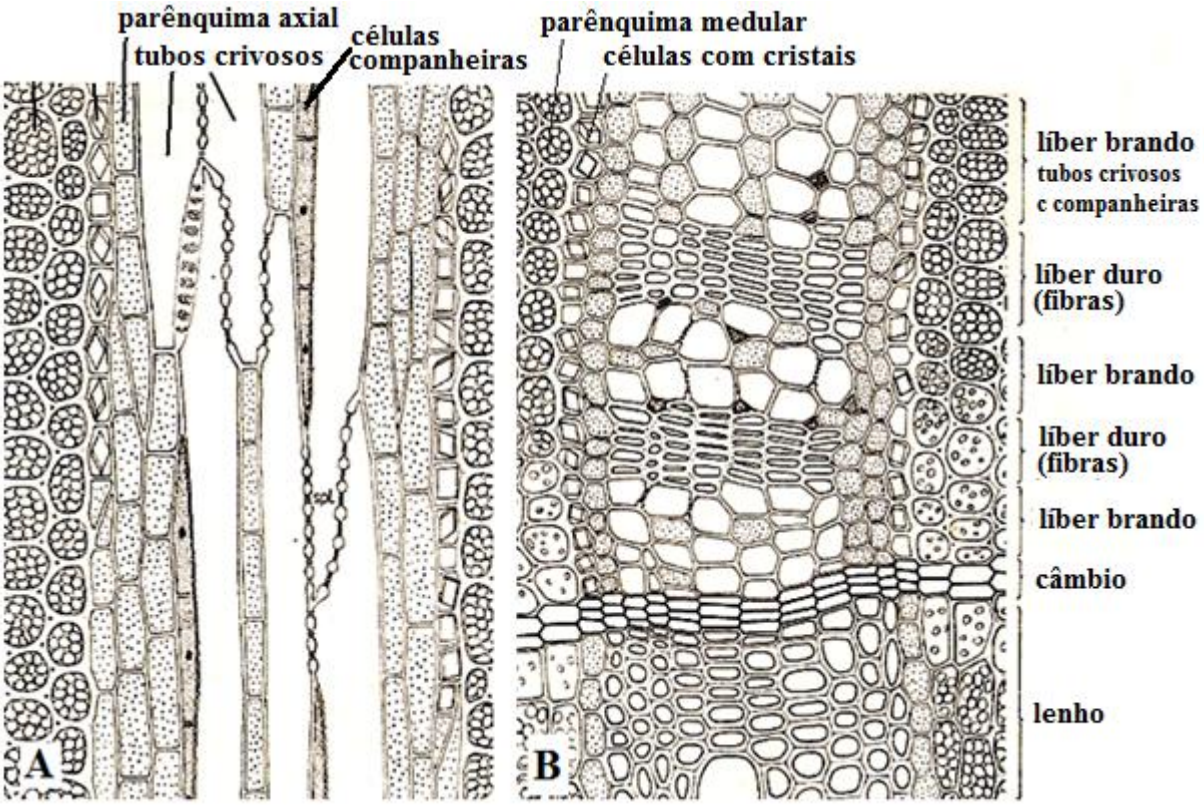



**FIGURA** 283 – Caule da videira (*Vitis vinifera*) em corte tangencial (A) e transversal (B) evidenciando os vários elementos que integram o floema secundário. STRASBURGER *et al*. (1994)

# RELAÇÃO CORPO PRIMÁRIO/CORPO SECUNDÁRIO

O aumento de diâmetro dos eixos (caulinar e radicular) nas eudicotiledóneas lenhosas deve-se sobretudo à produção de xilema secundário. Nos locais onde esta produção foi muito intenso já não existem tecidos primários de todo pois aqueles que não se destacaram devido à acção da felogene (epiderme, córtex) foram esmagados e destruídos xilema e floema primários, medula). Mas, na mesma árvore existem ramos onde estão presentes tanto tecidos primários como tecidos secundários. E, nas extremidades dos raminhos a árvore apenas apresenta corpo primário. Coexistem assim, nas árvores mais idosas, toda uma diversidade de situações que importa ter presente. Anualmente nos raminhos e ramos jovens a árvore produz tanto tecidos primários (responsáveis pelo seu alongamento) como tecidos secundários (que conduzem ao aumento de diâmetro). Nos ramos principais, mais idosos, apenas há produção de tecidos secundários.

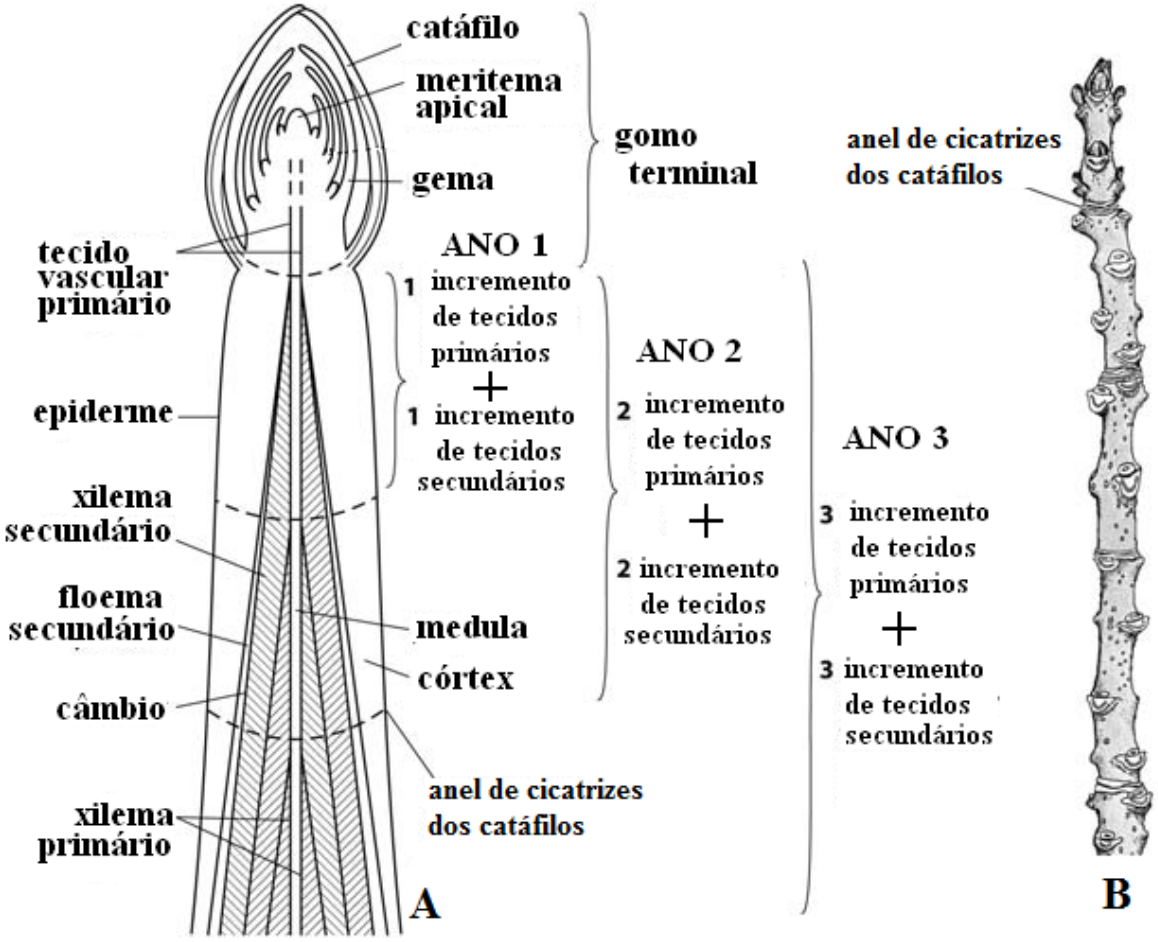



**FIGURA** 284 – A, corte transversal; B, aspecto externo. Diagrama que pretende ilustrar as relações entre os tecidos primários (que têm origem nos meristemas primários apicais) e os tecidos secundários (com origem nos meristemas laterais, câmbio e felogene). Em cada um dos 3 anos são produzidos tanto tecidos primários (responsáveis pelo alongamento) como tecidos secundários (que conduzem ao aumento de diâmetro). A região compreendida entre dois anéis consecutivos de cicatrizes de catáfilos diz respeito ao alongamento anual. No esquema presente ainda não estão representados, o segundo meristema lateral a entrar em actividade, a felogene nem os tecidos por ele produzidos (periderme com função de protecção). Adap. BECK (2009).

# PERIDERME

O meristema lateral responsável pela formação da periderme é a felogene, meristema constituído por um único tipo de células e com localização sempre exterior ao câmbio vascular.

Na sua maioria as células da felogene empreendem divisões periclinais. As células produzidas para o exterior diferenciam-se num tecido, em geral, de células mortas quando maduras, o **súber, felema** ou **tecido suberoso** e para o interior num parênquima de reserva, a **feloderme** ou **córtex secundário**.

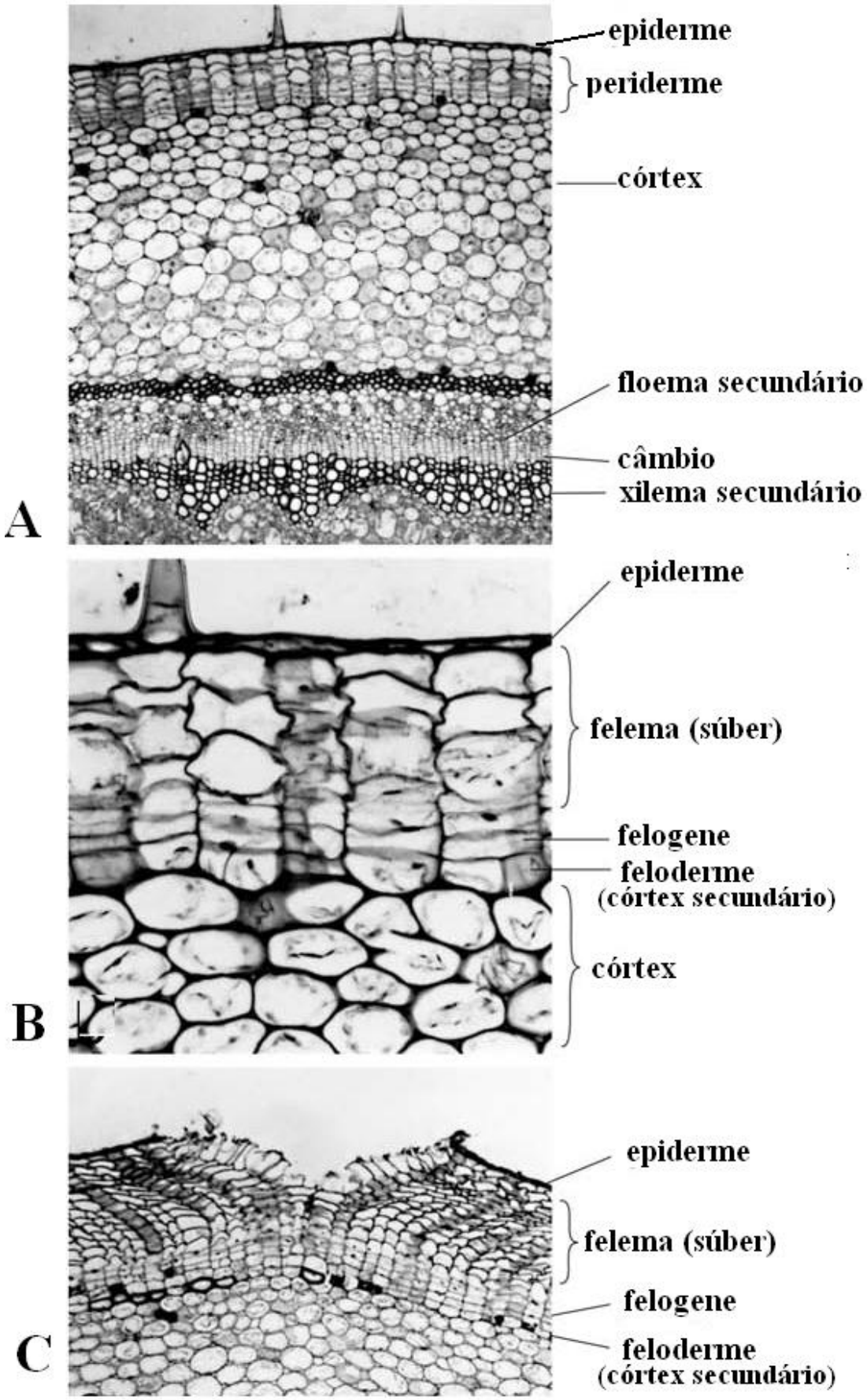



**FIGURA** 285 – Corte transversal de um caule jovem de *Pelargonium* sp: A) aspecto geral dos tecido condutores secundários, córtex e periderme; B, pormenor da região da periderme; C, pormenor de uma lenticela. Adap. CAMPBELL & RECCE (2005).

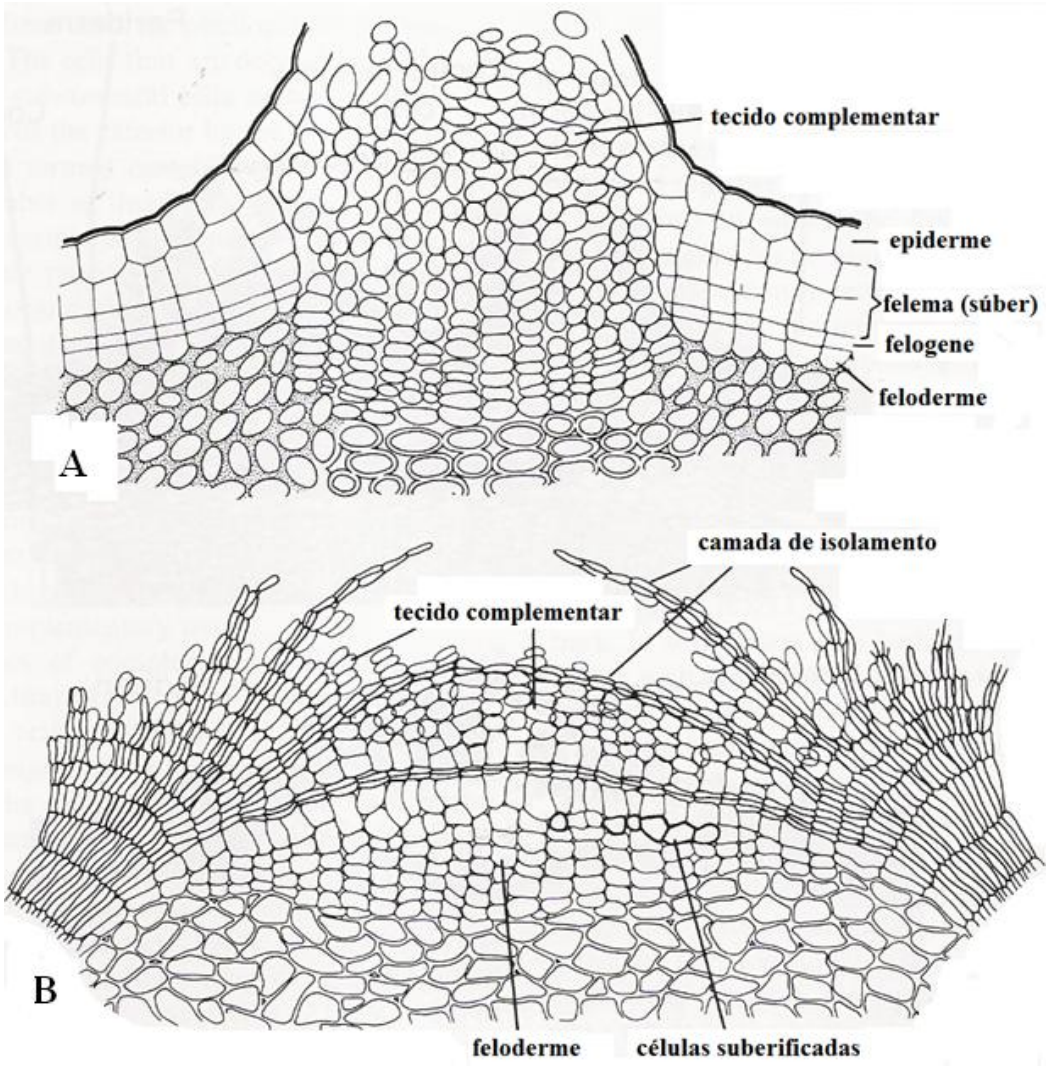



**FIGURA** 286 – A, lenticela jovem de *Sambucus nigra*, em corte longitudinal; B, lenticela madura de *Prunus avium*, em corte longitudinal. FAHN (1990)

# 6.2.2. EUDICOTILEDÓNEAS HERBÁCEAS

Nas eudicotiledóneas herbáceas, anuais e bianuais, o crescimento secundário é, como regra, pouco acentuado (*e. g*., *Medicago* spp., *Trifolium* spp.). Muitas espécies, inclusive algumas vivazes, são privadas em absoluto de crescimento secundário, caso, por exemplo, de alguns trevos (*Trifolium* spp.) e ranúnculos *(Ranunculus* spp.).

Em certas espécies o acréscimo de tecidos secundários atinge alguma expressão, apresentando o caule, uma certa lenhificação, sobretudo na região proximal (*e.g*., *Ricinus, Helianthus, Lavatera)*.

Os caules herbáceos não apresentam geralmente formação de periderme. Por vezes esta encontra-se presente mas apenas na base dos caules principais. No entanto, a quantidade de súber formada é sempre reduzida.

Como o crescimento secundário é normalmente incipiente, os tecidos primários são como regra inteiramente conservados acontecendo apenas nos casos em que aquele é ligeiramente mais intenso, a rotura da epiderme enquanto parte do floema primário é esmagada e destruída.

Em muitas eudicotiledóneas herbáceas, cujos feixes condutores primários se encontram normalmente bastante afastados entre si, os tecidos condutores secundários nunca chegam a tomar o aspecto de anéis contínuos e isto porque o câmbio interfascicular ou não se forma ou formando-se produz apenas parênquima. No entanto, nem sempre pelo facto dos feixes condutores primários não se encontrarem próximos uns dos outros, ocorre tal tipo de crescimento secundário.

Num reduzido número de eudicotiledóneas herbáceas os tecidos vasculares secundários formam anéis contínuos.

Na maioria das eudicotiledóneas herbáceas *(e.g., Centaurium, Gentiana, Lysimachia)* o parênquima lenhoso radial é muito reduzido ou mesmo totalmente ausente.

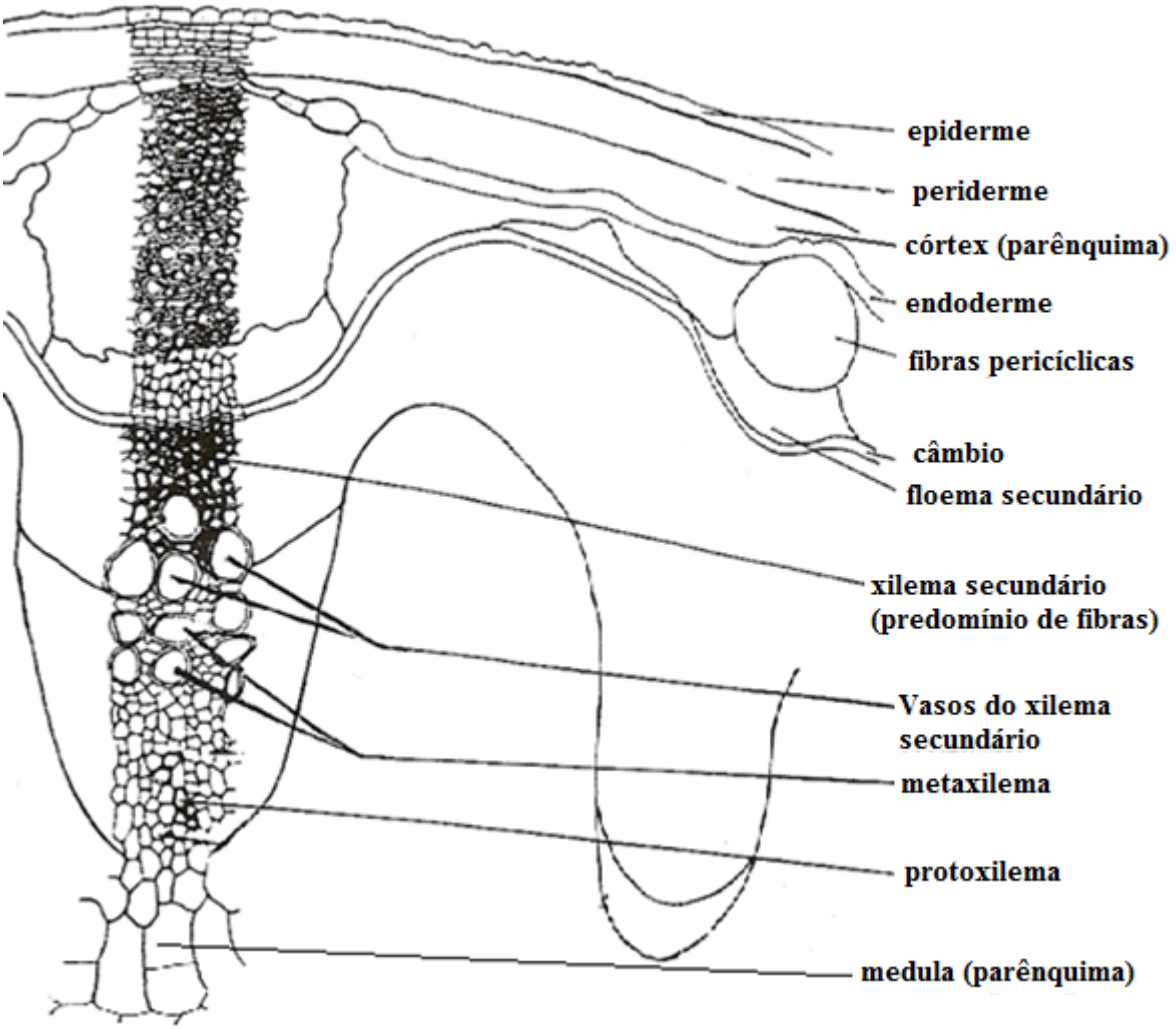



**FIGURA** 287 - Porção de um caule do girassol (*Helianthus annuus*), em corte transversal. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

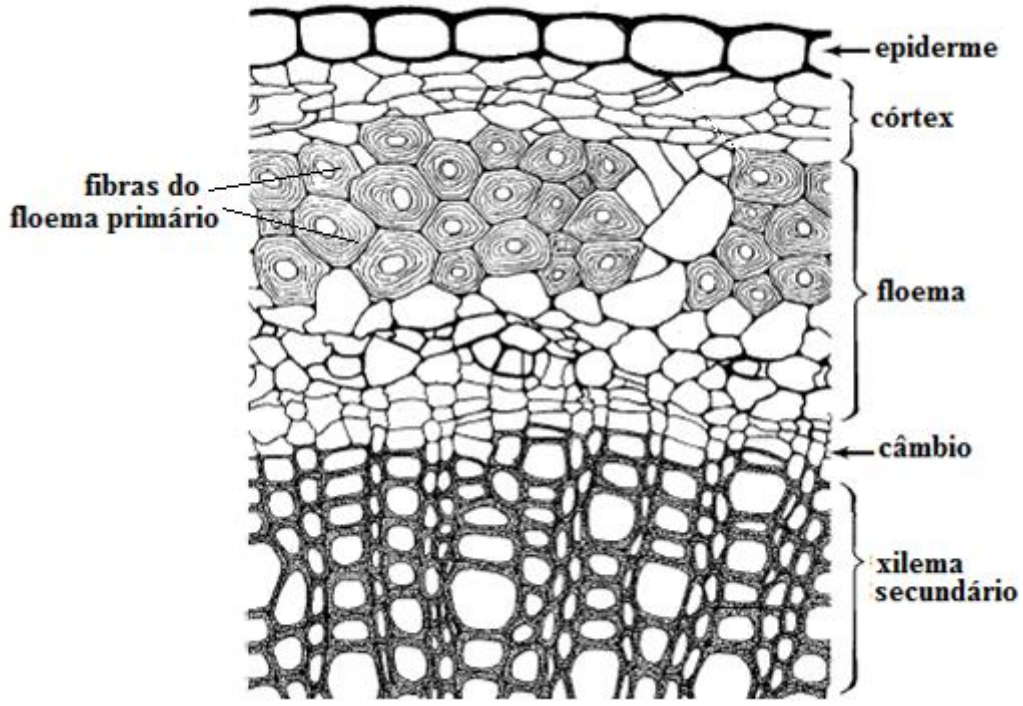



**FIGURA** 288 – Secção de um corte transversal do caule do linho **(*Linum usitatissimum*)** observando-se as fibras do floema primário outrora tão importantes como matéria têxtil.

O **linho (*Linum usitatissimum*)** é provavelmente a planta têxtil mais antiga do Mundo, pois, segundo se supõe, já se conhecia no Neolítico e foi posteriormente amplamente cultivada na zona mediterrânica. Do seu caule são extraídas importantes fibras longas para a fabricação de tecidos. Produz sementes oleaginosas (óleo de linhaça) e a sua farinha é utilizada para fins medicinais.

## 6.2.3. EUDICOTILEDÓNEAS TREPADEIRAS

Na estrutura secundária do caule das trepadeiras é muito característico o facto de normalmente existirem largos raios de parênquima que reduzem o tecido vascular a meros feixes ou sectores; e isto porque o câmbio interfascicular muito excepcionalmente parece não se formar e o crescimento secundário está limitado aos feixes vasculares, como em *Cucurbita* ou originando-se claramente, produz apenas parênquima (ESAU, 2002).

Consoante as espécies e a intensidade do crescimento secundário, pode haver, ou não, formação de periderme.

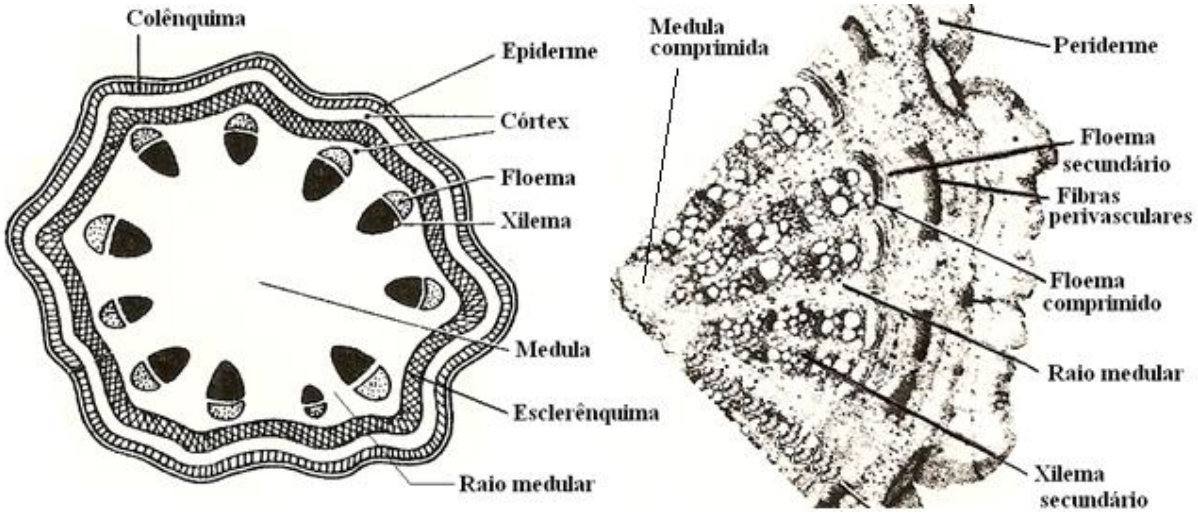



**FIGURA** 289 - Cortes transversais do caule de *Aristolochia* sp., antes e depois de se ter iniciado o crescimento secundário. Adap. CAMEFORT (1997).

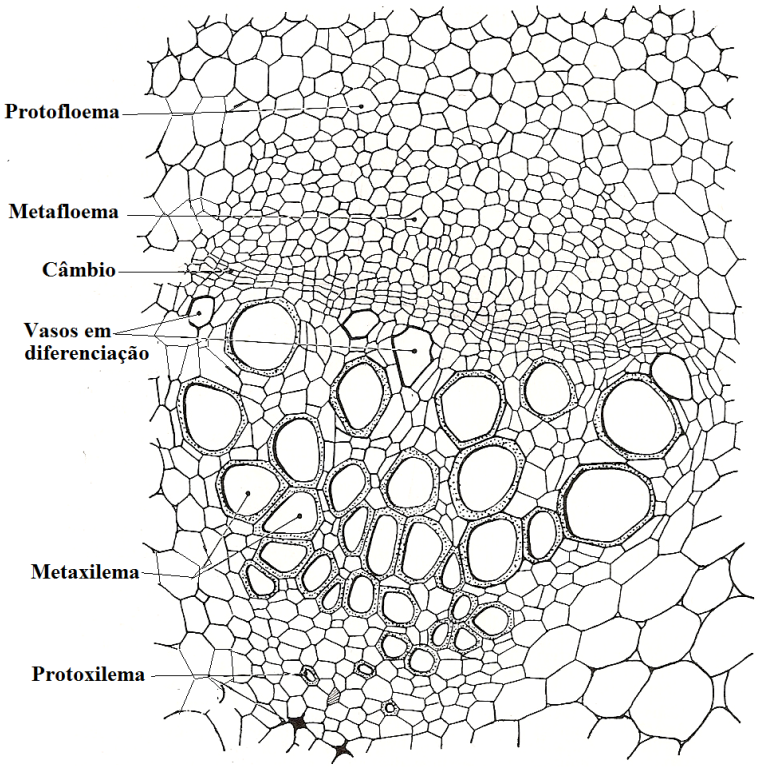



**FIGURA** 290 - Pormenor de um dos feixes, duplos colaterais abertos do caule de *Aristolochia* sp., em corte transversal. CAMEFORT (1997).

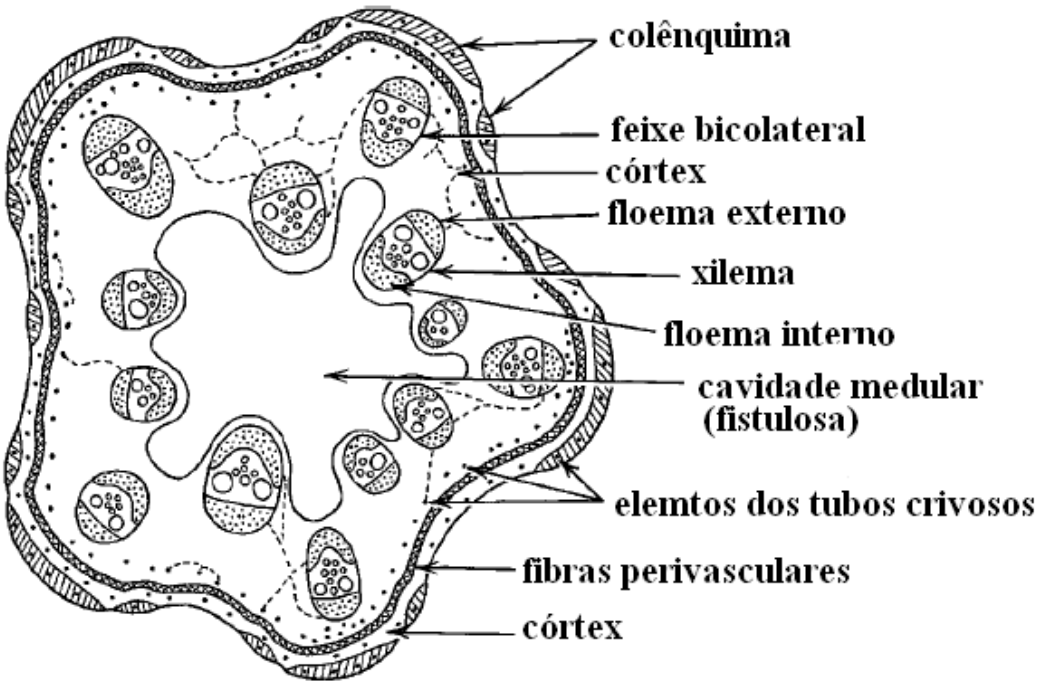



**FIGURA** 291 - Corte transversal do caule de *Cucurbita* sp. Os feixes são duplos bicolaterais, observando-se floema externo e floema interno, o que não é frequente e o caule é fistuloso. HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005)

# 6.2.4. GIMNOSPÉRMICAS

As gimnospérmicas actuais, como árvores e arbustos que são, apresentam sempre engrossamento secundário.

Tanto o xilema como o floema secundários apresentam geralmente **canais secretores**, como regra, **resiníferos**.

## ANATOMIA DO LENHO

O lenho das gimnospérmicas (excepto Gnetophyta) é de um tipo mais primitivo que o das angiospérmicas, e isto porque não apresenta vasos lenhosos sendo os traqueídos os únicos elementos traqueais presentes.

O lenho das gimnospérmicas é também, como já referimos anteriormente, homogéneo e não, heterogéneo, como acontece nas eudicotiledóneas lenhosas.

Na identificação das madeiras das gimnospérmicas é particularmente importante a constituição e disposição do parênquima axial e radial, a disposição das fibras, dos canais secretores e dos fibrotraqueídos quando presentes. Estes aspectos são a seguir abordados de uma forma sucinta. Para um estudo aprofundado consultar, em particular, BAAS (1982), METCALFE & CHALK (1989), CARLQUIST (2001), ESAU (2002), PALLARDY, 2008; SCHWEINGRUBER, 2007; HOUGH, 2009.

Nas gimnospérmicas os traqueídeos são geralmente bastante longos, como acontece aliás nas eudicotiledóneas desprovidas de vasos (e.g., *Winterales)*.

Os traqueídos das coníferas são caracterizados por apresentarem pontuações areoladas, grandes e circulares, mais abundantes nas regiões terminais destas células, que se sobrepõem a outros traqueídos. Os pares de pontuações entre os traqueídos são caracterizados pela presença do **toro.** O toro é a porção central espessada da membrana da pontuação, ligeiramente maior do que as aberturas nos bordos das pontuações. A membrana da pontuação é flexível e, sob certas condições, o toro pode bloquear uma das aberturas e impedir o movimento de água ou gases através do par de pontuação. Embora se pensasse que o toro ocorria apenas nas membranas das pontuações areoladas dos traqueídos de certas gimnospérmicas, o toro e outras estruturas semelhantes foram observadas recentemente em pontuações de traqueídos e vasos em vários géneros de eudicotiledóneas (RAVEN, *et al.* (2004).

Os fibrotraqueídos podem ocorrer tanto no lenho tardio como no primaveril.

As fibras libriformes encontram-se sempre ausentes.

O parênquima axial é frequentemente pouco abundante, podendo mesmo encontrar-se ausente *(e.g., Araucaria, Taxus)* ou apenas associado aos canais resiníferos *(e.g., Pinus, Picea, Larix).* Em contrapartida, as podocarpáceas, taxodiáceas e cupressáceas apresentam um parênquima axial relativamente abundante.

Os raios xilémicos são geralmente constituídos por parênquima radial e por traqueídeos transversais. No caso em que os raios se apresentam constituídos apenas por células parenquimatosas designam-se por **raios homogéneos** ou **homocelulares**, enquanto no caso de compreenderem traqueídeos e parênquima, denominam-se **raios heterogéneos** ou **heterocelulares**. As células do parênquima podem ter apenas parede primária *(e.g*, Taxodiaceae, Araucariaceae*)* ou igualmente parede secundária lenhificada (*e.g.*, generalidade das pináceas) HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005).

Na grande maioria das gimnospérmicas os raios são **unisseriados**, ou seja, apresentam uma única célula de espessura mas existem espécies em que eles são **bisseriados** ou até **multisseriados**.

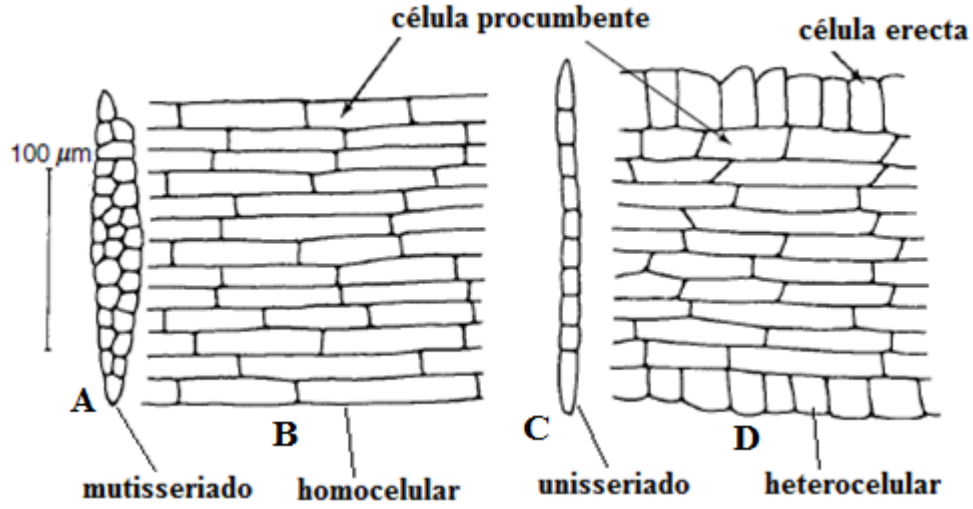



**FIGURA** 292 – Diagrama ilustrando vários tipos de raios em corte tangencial (A, C) e radial (B, D). A e B, *Acer saccharum*; C e D, *Fagus grandifolia*. Adap. CUTTER (1987).

É característico das gimnospérmicas (resinosas) a presença de estruturas secretoras, tanto no sistema axial como no radial, frequentemente na forma de **canais resiníferos** emersos nos tecidos vasculares e/ou no córtex. A produção de resina do pinheiro tem grande valor económico, em particular no caso de Portugal continental. As resinas, são compostos cujos constituintes principais são os monoterpenos, os pinenos e o limoneno. A sua função para as plantas que as produzem é assegurar a protecção face a eventuais ferimentos e contra o ataque de insectos e fungos.

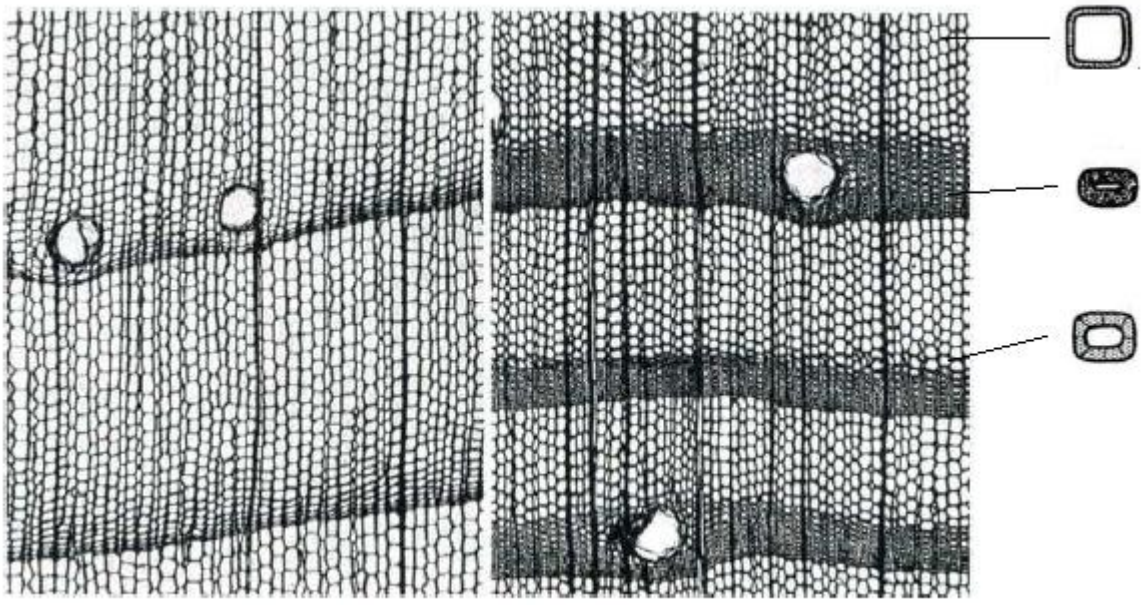


**FIGURA** 293 – Em espécies do mesmo género, *Pinus*, a transição do lenho outonal para o lenho primaveril pode ser gradual e muito pouco evidente (à esquerda) ou brusca e claramente notória (à direita).

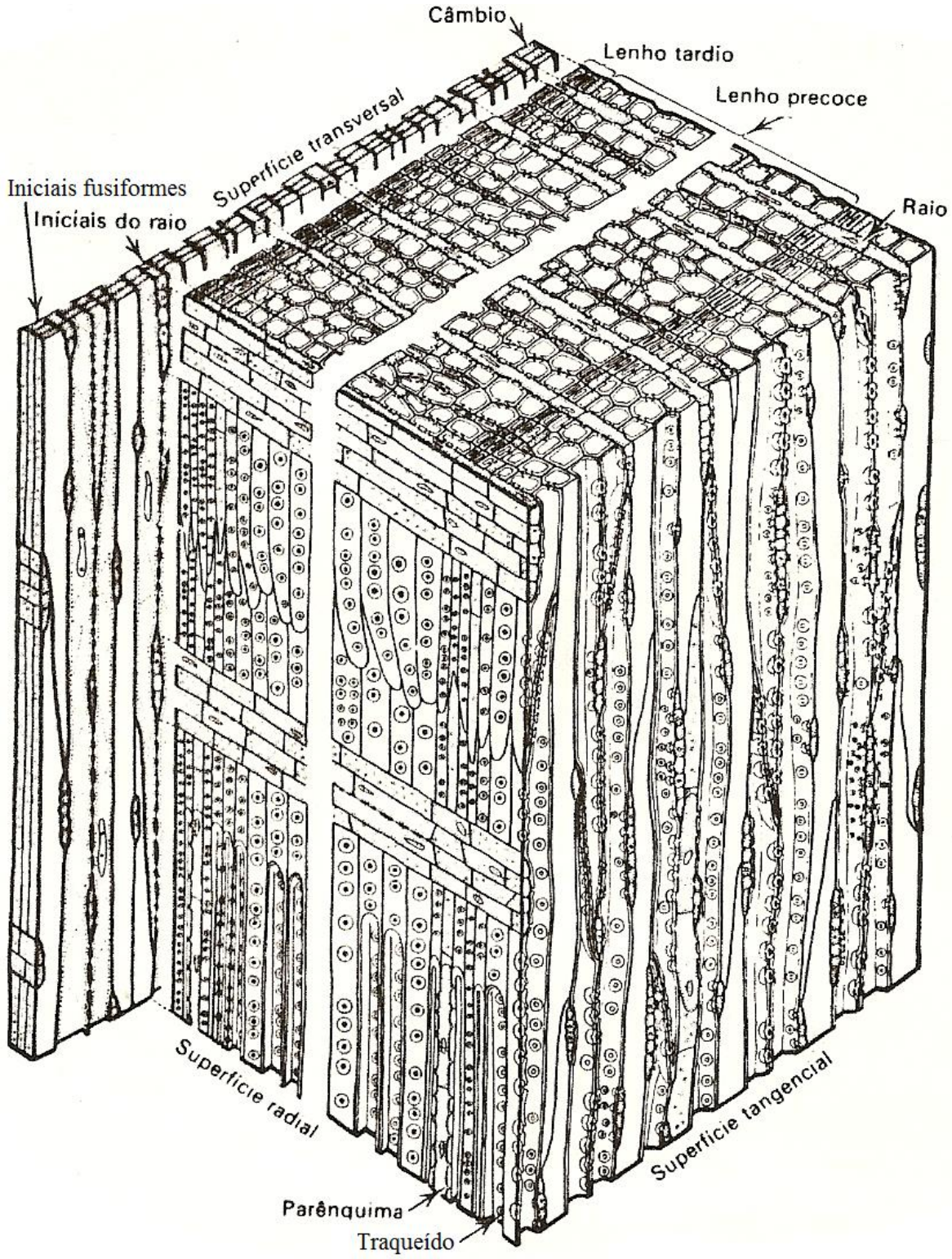



**FIGURA** 294 - Diagrama tridimensional de um cubo de madeira de *Thuya occidentalis.* Notar, em particular, a grande diferença entre os elementos do lenho precoce, mais aberto, menos compacto e do lenho tardio, muito mais fechado e mais denso. ESAU (2002).

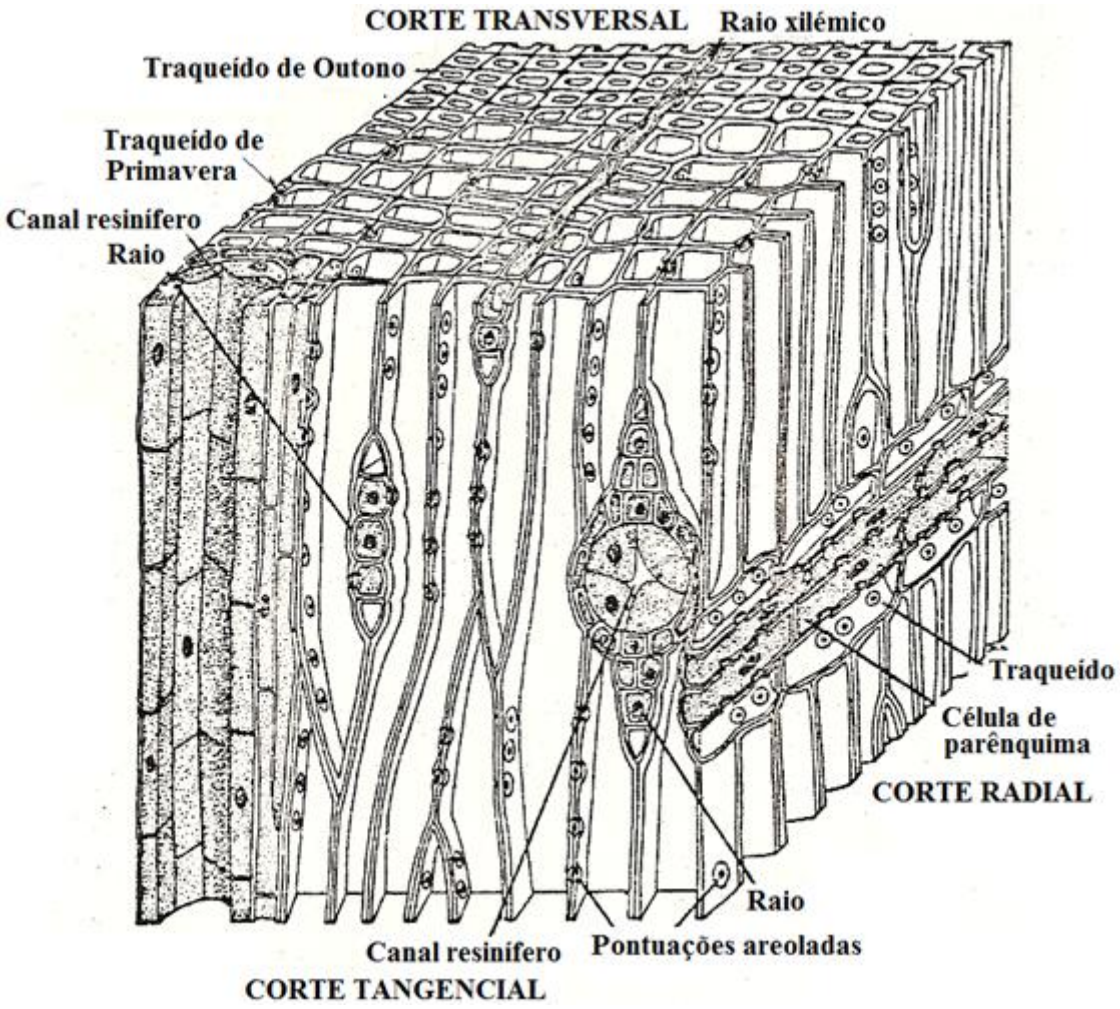



**FIGURA** 295 - Diagrama tridimensional de um cubo de madeira de *Pinus halepensis.* Destacar além de um lenho com aspecto bastante homogéneo, a presença de **canais resiníferos -** largos espaços intercelulares, muito alongados, envolvidos por células epiteliais de paredes delgadas, que produzem resina para o interior do canal. Podem ser observados tanto no sistema axial como no sistema radial. Ferimentos diversos, inclusive os causados por geada e vento podem estimular a formação de canais resiníferos. A resina aparentemente protege a planta do ataque de fungos e insectos. ESAU (2002).

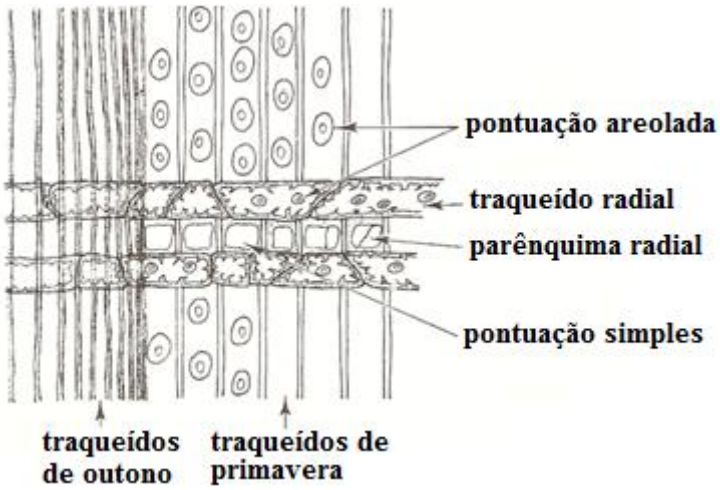



**FIGURA** 296 – Diagrama que ilustra a circulação de seiva entre os traqueídos e os raios de parênquima. É possível observar o cruzamento dos traqueídos axiais com os raios, pelo que a seiva bruta pode passar do lenho de Outono ou de primavera para os raios através de pequenas pontuações. Os traqueídos radiais promovem o transporte no sentido radial enquanto o parênquima radial funciona mais como um tecido de reserva embora também possa ajudar no transporte radial, GEMMEL (1977).

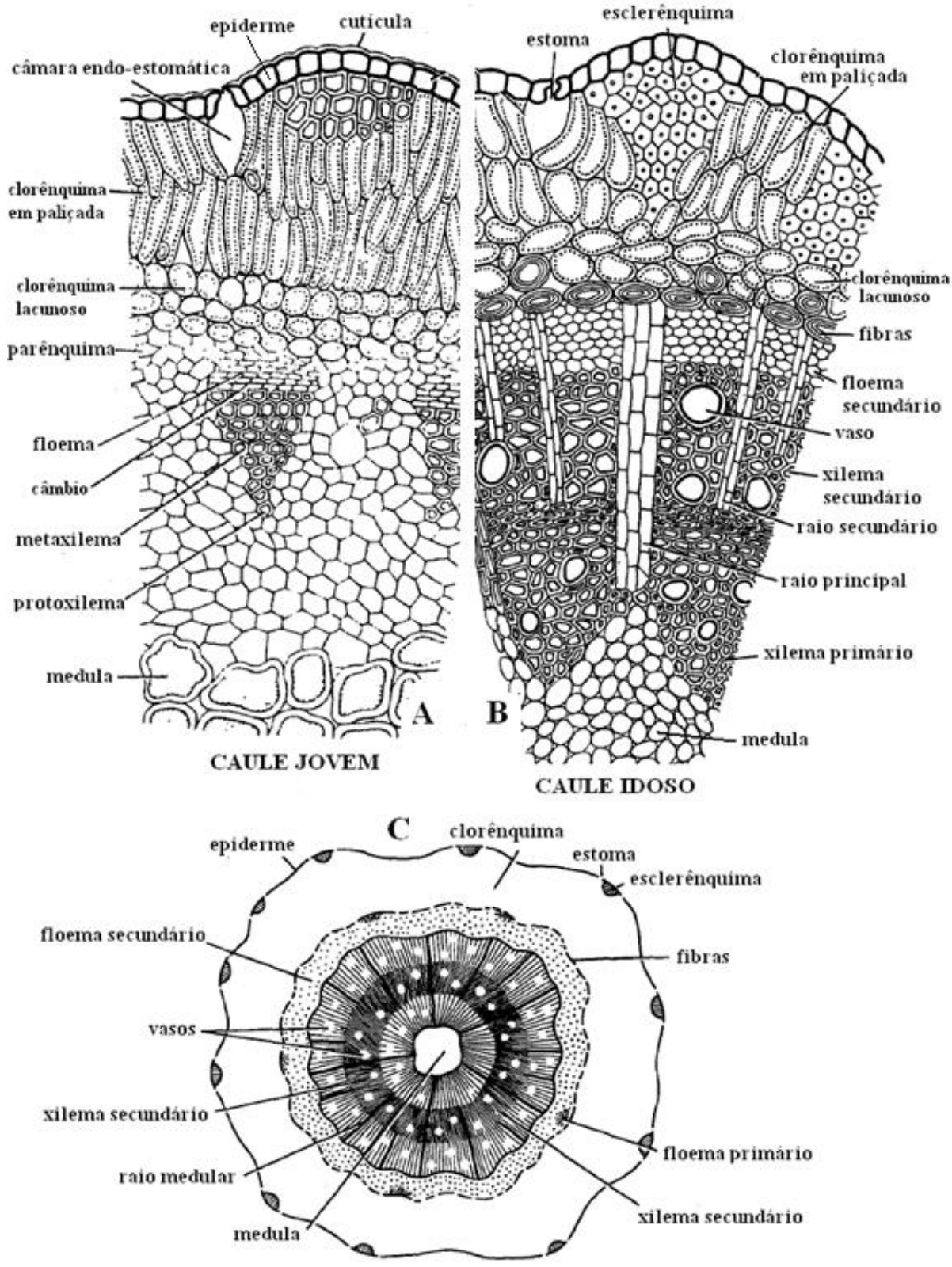



**FIGURA** 297 – Cortes transversais do caule de *Ephedra*, gimnospérmica xerofítica arbustiva, que apresenta elementos dos vasos no xilema, o que constitui uma excepção: A, caule jovem; B, caule já com tecidos secundários; C, aspecto geral. Adap. BENDRE & KUMAR (2009).

## FLOEMA SECUNDÁRIO

O floema das gimnospérmicas é também de um tipo mais primitivo que o das angiospérmicas, e isto porque não apresenta tubos crivosos sendo as células crivosas os únicos elementos crivosos presentes. A excepção, são os Gnetophyta.

O sistema axial do floema secundário compreende normalmente células crivosas, **células albuminosas ou células de Strasburger**, parênquima lenhoso axial, fibras e nalguns casos escleritos.

O sistema radial do floema secundário, ou seja, os raios do líber, são geralmente unisseriados e constituídos por células parenquimatosas e células albuminosas, se estas também estiverem presentes no sistema axial.

Quando presentes, as fibras ocorrem geralmente em faixas unisseriadas, tangenciais. Em *Pinus*, as fibras estão normalmente ausentes no floema secundário.

É muito frequente a presença de **estruturas secretoras,** nomeadamente canais resiníferos tanto no sistema axial como no sistema radial do floema secundário, como ainda nas folhas.

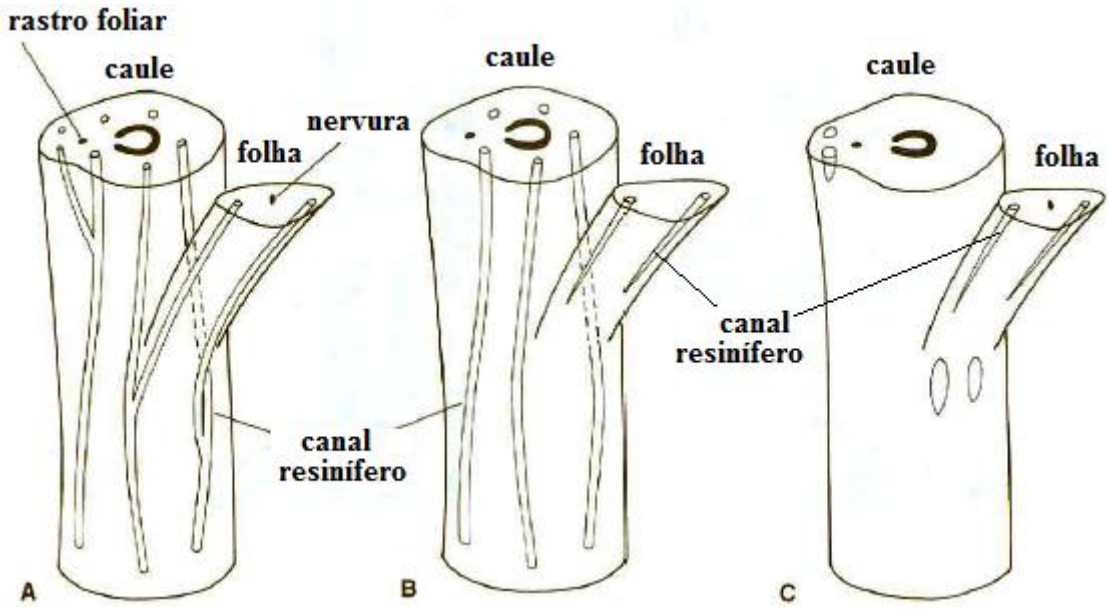



**FIGURA** 298 – Representação esquemática da ocorrência de canais secretores de resina nas gimnospérmicas; A, *Pinus*, canais resiníferos no caule e folhas interligados; B, *Picea*, canais resiníferos no caule e folhas mas não interligados; C, *Larix*, canais resiníferos restringidos às folhas. GIFFORD & FOSTER (1989).

# 6.3. PTERIDÓFITOS

Os tipos de organização da estela são muito diversificados nos pteridófitos bastando referir que OGURA (1972) distingue; 14 subtipos de protostelas, 3 subtipos de solenostelas, 10 subtipos de dictiostelas, 7 subtipos de estelas policíclicas e 9 subtipos de polistelas.

Nos pteridófitos é muito frequente o caule desenvolver-se horizontalmente, embora os rizomas com desenvolvimento vertical ou oblíquo também existam. Menos frequentemente o caule desenvolve-se verticalmente e neste caso os entrenós são geralmente curtos, não atingindo o eixo grandes dimensões. Os caules erectos de dimensões apreciáveis, como acontece nos fetos arbóreos, constituem uma excepção entre os pteridófitos actuais.

Relativamente ao crescimento dos eixos, a generalidade dos pteridófitos não apresenta meristemas organizados como os espermatófitos, isto é, em que seja possível observar como sub-regiões uma túnica e um corpo ou um centro quiescente e um anel inicial.

A ramificação do caule e da raiz é na generalidade dos pteridófitos dicotómica. No entanto, o caule tem ramificação lateral do tipo monopodial nas equisetíneas.

As espécies de *Equisetum*, apresentam uma característica ímpar, o facto das gemas — e mais tarde os ramos provenientes do seu desenvolvimento — alternarem com as folhas e não se apresentarem na sua axila, como acontece em todas as restantes plantas vasculares.

Nos pteridófitos, à semelhança do que acontece com as gimnospérmicas, o tecido vascular é de um tipo mais primitivo. O xilema apresenta como elementos traqueais, traqueídeos, ou seja, células menos eficazes no transporte do que os elementos dos vasos das angiospérmicas. E o floema é constituído por células crivosas e parênquima floémico.

A disposição relativa do xilema e floema, e a existência ou não de medula e lacunas permite distinguir diferentes tipos de estelas, umas mais complexas e evoluídas do que outras. Veja-se a este propósito o capítulo respeitante à organização estelar.

Um número muito significativo de pteridófitos apresenta simultaneamente caules aéreos e subterrâneos (geralmente rizomas).

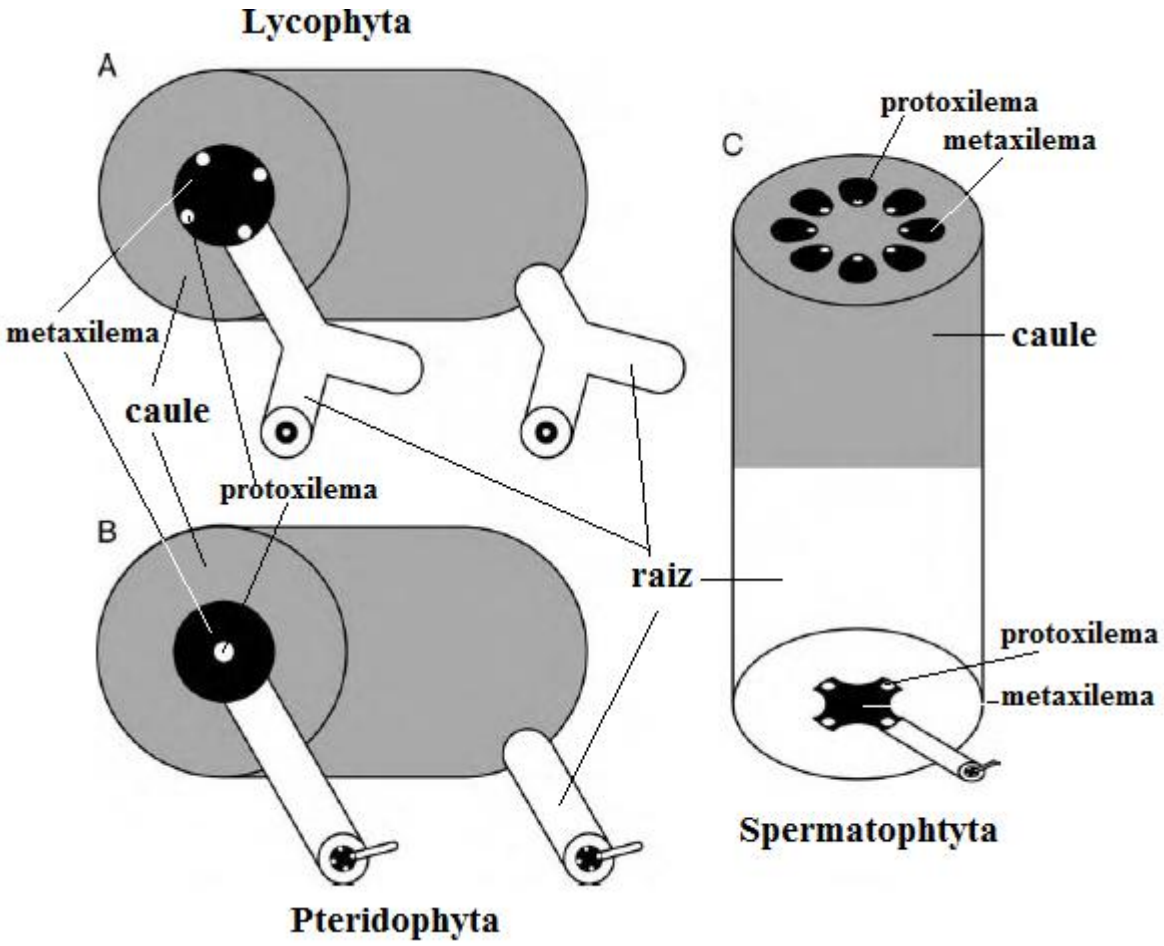



**FIGURA** 299 – Estrutura anatómica da raiz e caule em pteridófitos comparada com a dos espermatófitos. Protoxilema exarco no caule dos licófitos e nas raízes de fetos e espermatófitos. Metaxilema exarco nas raízes dos licófitos e nos caules de fetos e espermatófitos. Protostela, presente em todas as estruturas excepto no caule dos espermatófitos. Eustela, presente no caule de espermatófitos. Crescimento unipolar (não existe uma raiz principal) nos licófitos e nos fetos. Crescimento bipolar (existe uma raiz principal que tem origem na radícula no início do desenvolvimento do esporófito) nos espermatófitos. Raízes com origem endógena no caule mas ramificações da raiz com origem exógena, nos licófitos. Raízes laterais com origem endógena, nos fetos e espermatófitos. HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005).

Em *Equisetum*, os caules aéreos são dimórficos na maior parte das espécies, sendo os estéreis, verdes e ramificados, e os férteis, desprovidos de clorofila e não ramificados. Algumas espécies de *Equisetum*, apresentam ainda caules subterrâneos tuberosos.

Nalguns pteridófitos *(e.g. Selaginella, Oleandra)*, as raízes não partem directamente do caule folhoso normal, mas antes de órgãos não ramificados e desprovidos de clorofila, designados rizóforos. Estes são interpretados como um caule modificado, pois, têm origem endógena no caule folhoso e em determinadas condições podem reverter à condição de caule folhoso. Certos pteridófitos fósseis arborescentes apresentavam rizóforos bastante volumosos, dicotomizados, dispostos horizontalmente à superfície do solo e no qual se inseriam as raízes que ao destacarem-se deixavam largas cicatrizes.

O engrossamento secundário, outrora tão frequente nos táxones arborescentes, é hoje muito raro *(e.g., Isoetes, Stylites, Botrychium)*, sendo inexistente nos fetos arbóreos actuais.

Alguns pteridófitos são escandentes, caso de *Equisetum giganteum*, cujo caule chega a atingir mais de 12 m de comprimento, embora não apresente engrossamento secundário. O mesmo acontece com algumas espécies escandentes e rastejantes de *Selaginella*, que chegam a atingir 20 m.

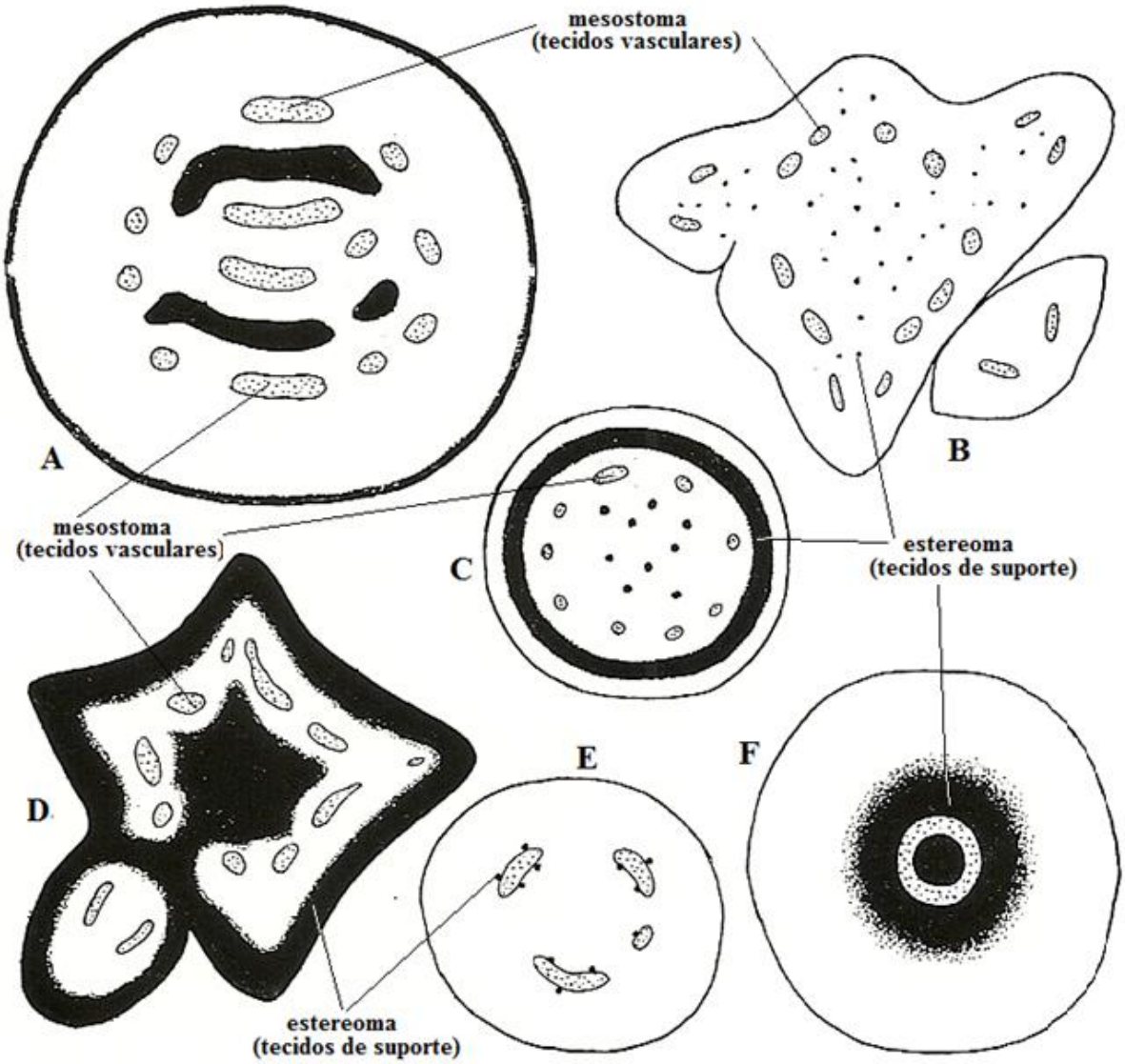



**FIGURA** 300 – Cortes transversais dos caules de alguns fetos ilustrando a diferente distribuição dos tecidos vasculares (representados a ponteado) e de suporte (representados a negro): A, *Pteridium aquilinum;* B, *Polystichum varium;* C, *Pyrrosia lingua;* D, *Blechnum nipponicum;* E, *Dryopteris sophoroides;* F, *Microlepia strigosa*. OGURA (1972)

Em termos da anatomia do caule, de uma forma geral a distinção entre epiderme, córtex e cilindro central é bastante evidente.

A epiderme é geralmente unisseriada, com estomas e apresenta com muita frequência tricomas. O tipo de tricomas, em particular a forma e o tamanho dos pêlos e escamas assume apreciável valor taxonómico em certas famílias.

Frequentemente a camada mais externa do córtex é constituída, nos caules aéreos, por clorênquima. O tecido de suporte é geralmente constituído por esclerênquima pois o colênquima raramente pode ser encontrado no caule dos pteridófitos. A distribuição do esclerênquima é muito variável, inclusive em espécies muito próximas como é o caso do género *Polypodium*, podendo o estereoma localizar-se (OGURA, 1972):

1) imediatamente por baixo da epiderme constituindo-se uma hipoderme *(e.g. Polipodium typicum);*
2) de forma difusa no córtex e medula *(e.g., P. palmatum*);
3) como anteriormente e ainda envolvendo os feixes vasculares *(e.g., P. tectum)*;
4) estereoma praticamente ausente *(e.g., P. brasiliense)*.

O parênquima do córtex e medula pode apresentar diversas substâncias de reserva. Tanto o córtex como a medula de alguns fetos apresentam estruturas secretoras de mucilagens, taninos, gomas ou cristais.

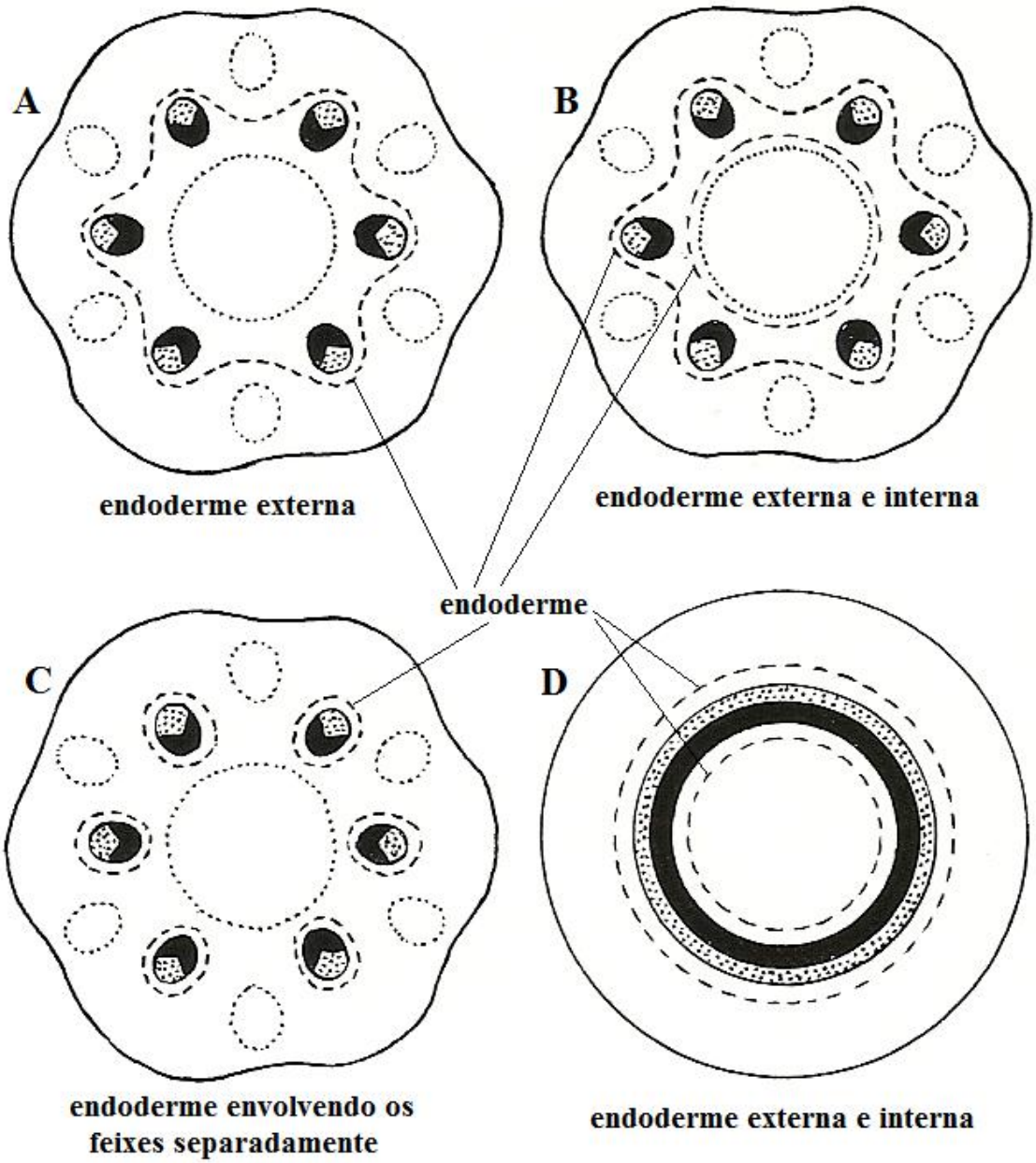



**FIGURA** 301 – Diagramas ilustrando a diferente localização da endoderme no caule, consoante as diferentes espécies do género *Equisetum*; A, endoderme externa; B, dupla endoderme, externa e interna; C, endoderme envolvendo cada um dos feixes vasculares isoladamente; D, dupla endoderme, externa e interna envolvendo o sistema vascular que é constituído por um cilindro contínuo de tecidos condutores. O xilema aparece representado a negro e o floema a ponteado. OGURA (1972).

Sobretudo no córtex de algumas espécies aquáticas *(e.g., Marsilea, Salvinia, Pilularia)*, pode observar-se um aerênquima bem desenvolvido.

Os caules aéreos de algumas espécies terrestres, caso de muitas espécies de *Equisetum*, desenvolvem com a idade um grande **canal central** que ocupa toda a medula. Por outro lado, internamente aos feixes vasculares internodais desenvolvem-se **canais carenais** dispostos em anel, cada um deles, ocupando uma posição radial para o lado de dentro de uma costa da superfície caulinar. No córtex, por fora portanto dos canais carenais e alternando com estes, desenvolvem-se outros canais maiores, os **canais valeculares**. Estes vários espaços intercelulares não têm a mesma função pois enquanto o canal central e os canais carenais estão geralmente cheios de água, os canais valeculares contêm sempre ar.

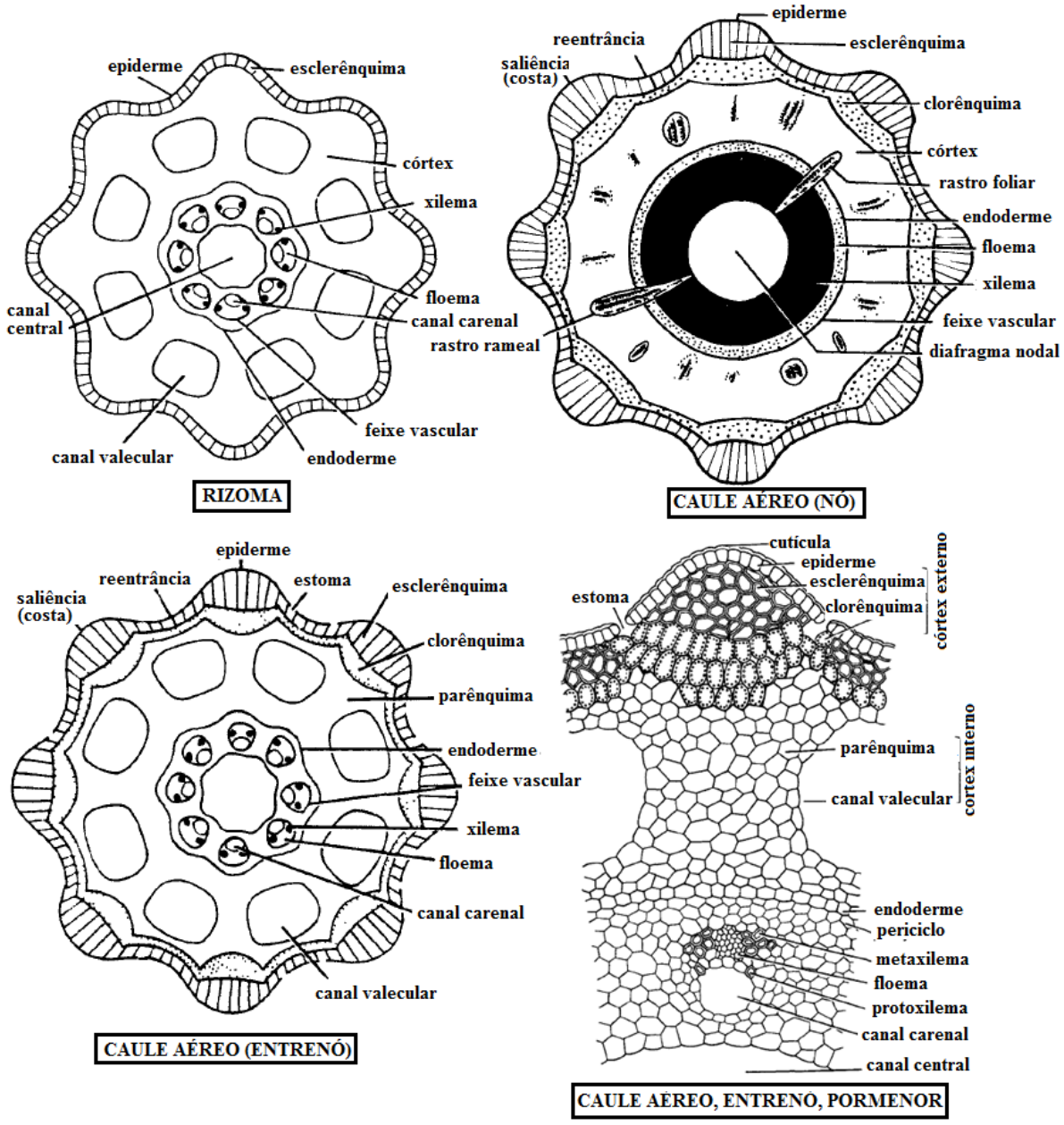



**FIGURA** 302 – *Equisetum*; cortes transversais do rizoma e do caule aéreo a nível do nó e do entrenó. Notar que o rizoma (caule subterrâneo) é muito semelhante estruturalmente ao caule aéreo (entrenó) apenas se notando a ausência de clorênquima, estomas e cutícula, além de que os tecidos de suporte (esclerênquima) se apresentam muito menos desenvolvidos. BENDRE & KUMAR (2009).

Em *Selaginellaceae* as partes maduras dos caules aéreos apresentam um aspecto impar nos pteridófitos. O tecido vascular apresenta-se destacado do córtex e apenas ligado a este por células endodérmicas, alongadas radialmente e com espessamento em faixas de Caspary, as **trabéculas**, que deixam largos espaços intercelulares entre si.

É típico dos pteridófitos a endoderme envolver cada um dos feixes vasculares sendo, como regra, facilmente discernível dos tecidos envolventes.

Os feixes vasculares são na maior parte das espécies concêntricos, com o floema a envolver o xilema, mas diversas espécies apresentam outros tipos de feixes vasculares, colaterais e bicolaterais. Raramente, como acontece em algumas espécies de *Lycopodium*, os feixes caulinares são simples, radiais e alternos, facto que acontece apenas, normalmente, nas raízes das plantas superiores.

Segundo OGURA (1972) enquanto nos espermatófitos todo o protoxilema caulinar é geralmente exarco, nos pteridófitos podem verificar-se três situações distintas neste particular:

- protoxilema exarco, localizado por fora do metaxilema *(e.g., Lygodium, Lepidodendron)*;
- protoxilema mesarco, envolvido pelo metaxilema *(e.g., Gleicheniaceae)*;
- protoxilema endarco, localizado por dentro do metaxilema *(e.g., Botryopteris)*.

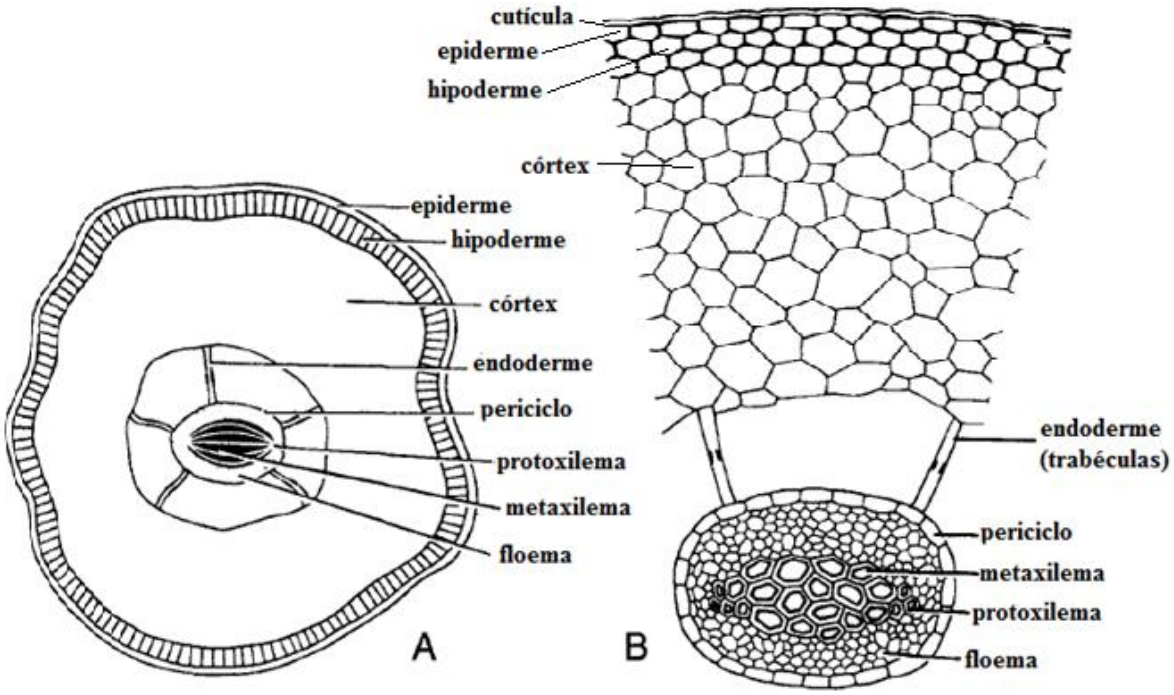



**FIGURA** 303 – *Selaginella*; cortes transversais do caule; A, aspecto geral; B, pormenor de um sector da estrutura. A hipoderme é constituída por células esclerificadas. O córtex é bastante desenvolvido e integra células parenquimatosas de paredes delgadas. A estela é geralmente do tipo protostélico. A endoderme é de um tipo muito particular consistindo de células alongadas radialmente e com espessamento em bandas de Caspary, as **trabéculas**, que deixam largos espaços intercelulares entre si. As espécies xerofíticas não apresentam trabéculas. O periciclo e a endoderme são normalmente unisseriados. Alguns eixos em algumas espécies podem apresentar polistelia, ou seja, a presença de várias estelas (cilindros centrais). BENDRE & KUMAR (2009)

Em muitos casos a posição relativa do protoxilema e metaxilema é indistinta.

Em certas espécies, entre o xilema e o floema, encontra-se diferenciado um anel de parênquima que tem sido designado por **bainha do xilema** (OGURA, 1972).

O periciclo é um anel uni ou multisseriado, geralmente distinto, entre o floema do feixe vascular e a endoderme. Noutras organizações estelares a endoderme envolve a parte mais interna do córtex e estabelece a separação deste, do cilindro central. As suas células apresentam geralmente espessamentos em bandas de Caspary. Segundo OGURA (1972), nos casos em que a endoderme se encontra ausente o periciclo também não é discernível, como acontece nos caules adultos de muitas isoetáceas, licopodiáceas e maratiáceas.

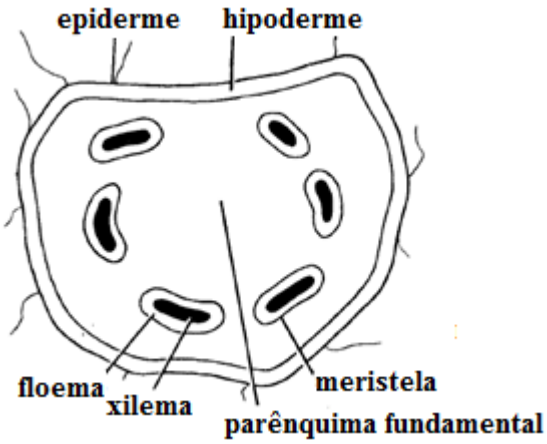



**FIGURA** 304 – Corte transversal do rizoma de *Adiantum*. As células da hipoderme são esclerenquimatosas. O parênquima fundamental é muito abundante e apresenta importante função de armazenamento de reservas. A estela varia um pouco com a região do rizoma, podendo ser do tipo sifonostela anfiflóica ou com maior frequência do tipo dictiostela, em que as várias meristelas se apresentam dispostas num único anel. Cada meristela é envolvida por uma endoderme e um periciclo, ambos unisseriados. O floema envolve uma região central de xilema. BENDRE & KUMAR (2009).

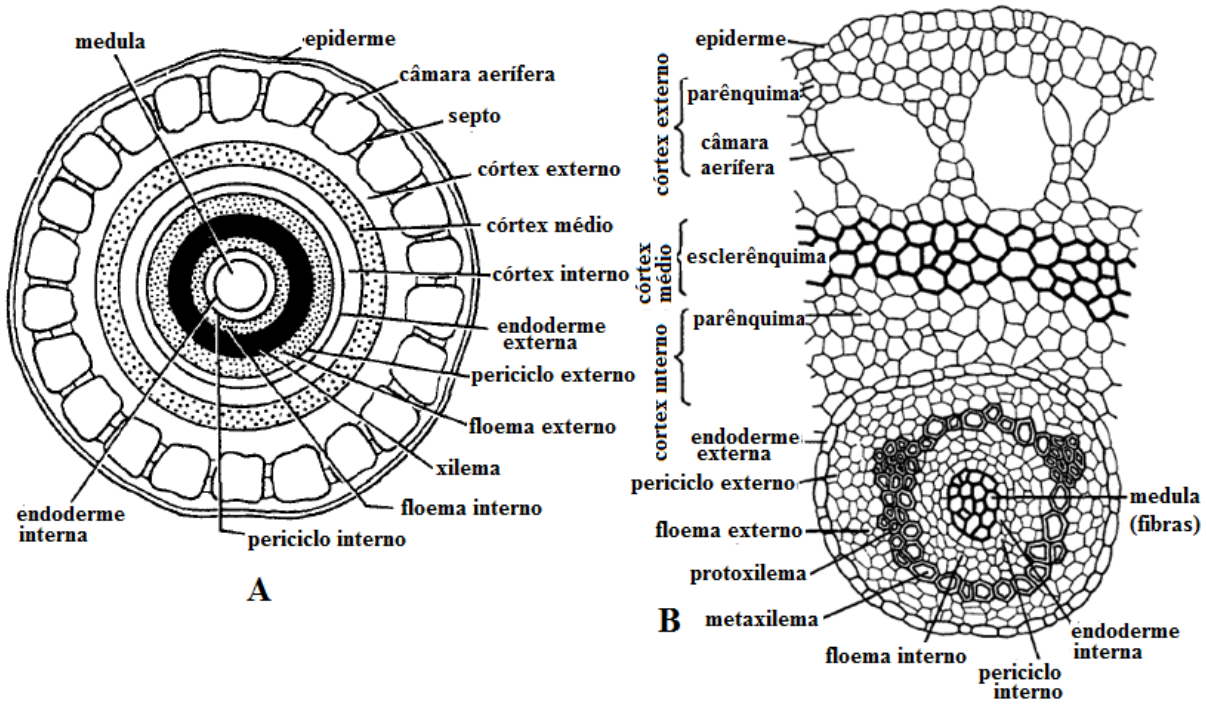



**FIGURA** 305 – *Marsilea*; cortes transversais do rizoma; A, aspecto geral; B, pormenor de um sector da estrutura. O córtex apresenta-se diferenciado em três regiões, o córtex externo, constituído por aerênquima, o córtex médio formado por esclerênquima e o córtex interno, constituído por células parenquimatosas. A estela é anfiflóica pelo que estão presentes floema externo e floema interno. Tanto o periciclo como a endoderme apresentam-se em dois anéis um externo e outro interno. BENDRE & KUMAR (2009)

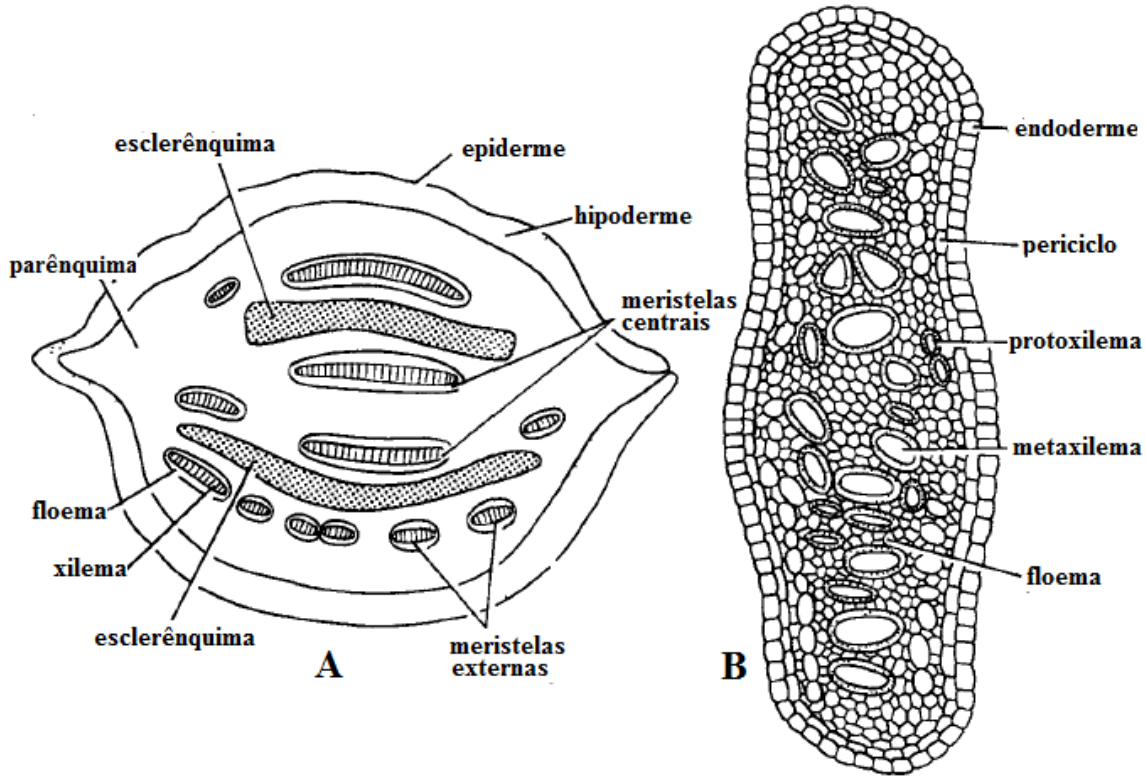



**FIGURA** 306 – *Pteridium*; cortes transversais do rizoma; A, aspecto geral; B, pormenor de uma das meristelas centrais. As células da hipoderme são esclerenquimatosas. A estrutura da estela varia com a sua idade. Os rizomas jovens apresentam protostelas, seguem-se-lhe a sifonostela ectoflóica e por fim a dictiostela. Esta é constituída por meristelas que seguem um arranjo em dois anéis e estão separados por bandas de esclerênquima. Cada meristela apresenta a sua própria endoderme e um periciclo uni ou bisseriado. BENDRE & KUMAR (2009).

# 7. CRESCIMENTOS SECUNDÁRIOS ANÓMALOS

Sob a designação genérica de crescimentos secundários anómalos costumam normalmente incluir-se todas as formas de engrossamento secundário em que:

- se **formam vários câmbios**;

- se forma um único **câmbio** mas este apresenta um **funcionamento diferente do normal**;

- **não se chega a formar um anel cambial contínuo** e no entanto há formação de tecidos secundários.

Devido à sua ocorrência restrita e à existência de uma certa diversidade de tipos algumas formas de engrossamento secundário anómalo têm importante valor taxonómico. Algumas formas apresentam-se restringidas a um pequeno grupo taxonómico, caso das espécies escandentes da família Sapindaceae.

Os diversos aspectos de que se podem revestir os crescimentos secundários anómalos, encontram-se sintetizados de uma forma bastante clara e exemplificada em CUTTER (1987), METCALFE (1989) e FAHN (1990).

## 7.1. MONOCOTILEDÓNEAS

A presença de tecidos secundários em monocotiledóneas é rara.

Na generalidade das monocotiledóneas arborescentes, caso das palmeiras e de muitas espécies de *Yucca* não ocorre verdadeiramente engrossamento secundário mas sim engrossamento durante o crescimento primário que conforme vimos anteriormente se fica a dever à actividade do chamado meristema primário de engrossamento. O mesmo acontece com o engrossamento de órgãos subterrâneos de algumas monocotiledóneas, como sejam os rizomas de *Musa* spp. e *Veratrum album* e os bolbos de *Tulipa* spp., *Galanthus nivalis* e *Allium cepa.*

Nos casos em que ocorre formação de tecidos secundário nas monocotiledóneas o crescimento secundário que esteve na sua origem, pode ser considerado de um dos dois tipos que se seguem.

### 7.1.1. CRESCIMENTO SECUNDÁRIO DIFUSO

Nalgumas palmeiras, e. g. *Roystonea* e *Actinophloeus* a expansão dos tecidos fundamentais prolonga-se por muito tempo pois as células do parênquima e as fibras não completamente diferenciadas, continuam a dividir-se e a aumentar de volume mesmo nos caules já com uma certa idade. Se considerarmos ainda, que os espaços intercelulares também aumentam normalmente de tamanho, resulta no conjunto geral um razoável aumento de diâmetro dos caules muito abaixo do meristema terminal, no que TOMLINSON (1961) designou por crescimento secundário difuso.

Por outro lado, como refere CAMEFORT (1997) certas liliáceas, gramíneas, dioscoreáceas e ciperáceas, apresentam em rigor, feixes colaterais abertos, pois entre o xilema e floema primários forma-se um câmbio que embora de actividade reduzida, sempre produz alguns elementos condutores secundários.

Em qualquer dos casos, nunca se forma um anel cambial e os tecidos secundários formados são sempre reduzidos em número e extensão pelo que não fica formada uma verdadeira estrutura secundária.

### 7.1.2. CRESCIMENTO SECUNDÁRIO COM ORIGEM NUM ANEL CAMBIAL CONTÍNUO

Este tipo de crescimento secundário pode ser observado, entre outros casos, em certas liliáceas arborescentes *(e.g., Aloe arborescens)*, agaváceas (*Dracaena, Cordyline, Yucca, Dasylirion, Sanseviera)* e dioscoreáceas *(Tamus, Dioscorea, Testudinaria)*. É normalmente responsável por um intenso engrossamento do caule. Basta referir que existem espécimes de dragoeiro *(Dracaena draco)* com doze a quinze metros de perímetro basal.

O câmbio forma-se por desdiferenciação, a partir das células do parênquima em contacto com os feixes primários mais externos e tem a forma de um anel contínuo. Ele não funciona contudo como habitualmente, no sentido em que só produz de início células para o interior — que evoluem para um abundante parênquima secundário (**tecido conjuntivo**) no seio do qual se diferenciam alguns feixes anfivasais *(e.g., Dracaena, Lomandra, Xanthorrhoea)* ou colaterais em U *(e.g., Kingia)*. Só mais tarde, este câmbio produz para o exterior algumas células, poucas, que se diferenciam num parênquima secundário.

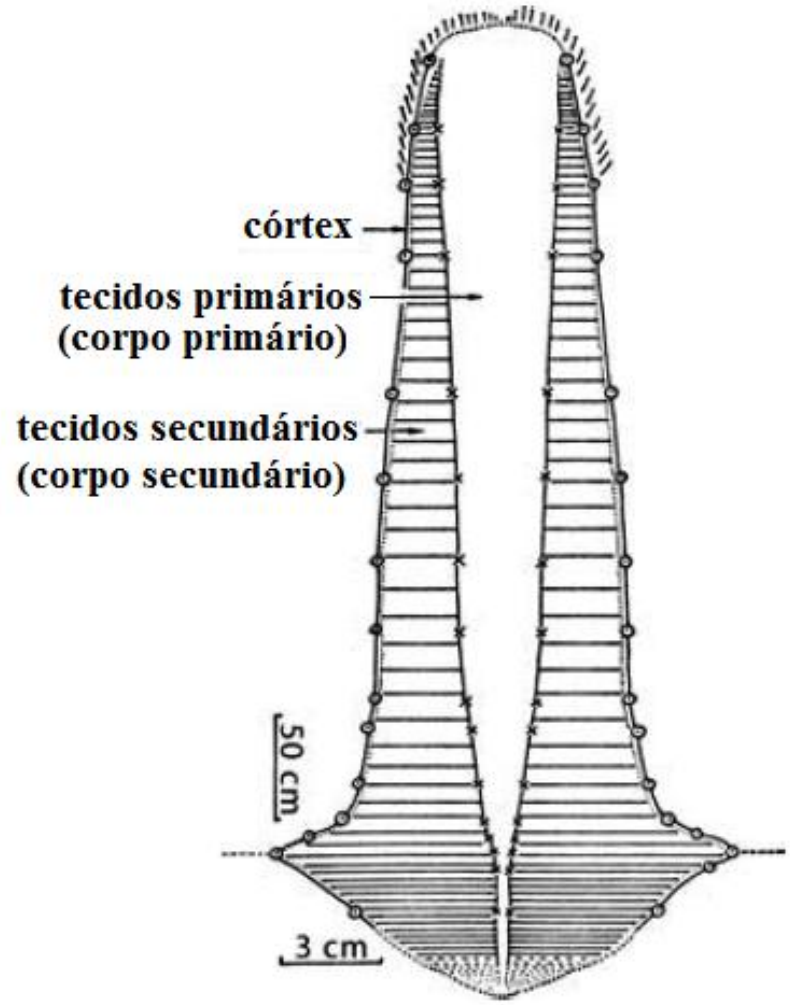



**FIGURA** 307 – Diagrama de um corte longitudinal do caule de *Cordyline australis*. O corpo primário é obcónico, ou seja semelhante a um cone invertido, pelo que sem o suporte adicional dos tecidos secundários seria extremamente instável. Os tecidos secundários apresentam maior desenvolvimento na base e são menos espessos na extremidade do eixo. Em consequência da junção dos dois conjuntos de tecidos resulta um corpo mais ou menos cilíndrico e bastante estável. BECK (2009).

Embora as células deste anel cambial tenham sido referidas como sendo de um só tipo, CUTTER (1987) refere a existência em certas espécies de *Agave*, de dois tipos morfológicos de células, um pouco à semelhança do que se passa no câmbio das eudicotiledóneas e gimnospérmicas.

A distribuição dos feixes condutores secundários, em fiadas radiais no parênquima secundário é, como regra, mais regular do que a distribuição dos feixes primários.

O tecido conjuntivo em muitas espécies apresenta-se mais tarde lenhificado.

Por baixo da epiderme, a profundidade variável mas com origem no córtex secundário, forma-se normalmente, mais tarde, um outro câmbio homólogo de uma felogene que produz para o exterior células que se diferenciam num novo tecido de protecção, o súber, semelhante em muitos casos àquele que pode ser encontrado nas eudicotiledóneas, ou de um tipo particular, caso do súber estratificado, característico de certas monocotiledóneas.

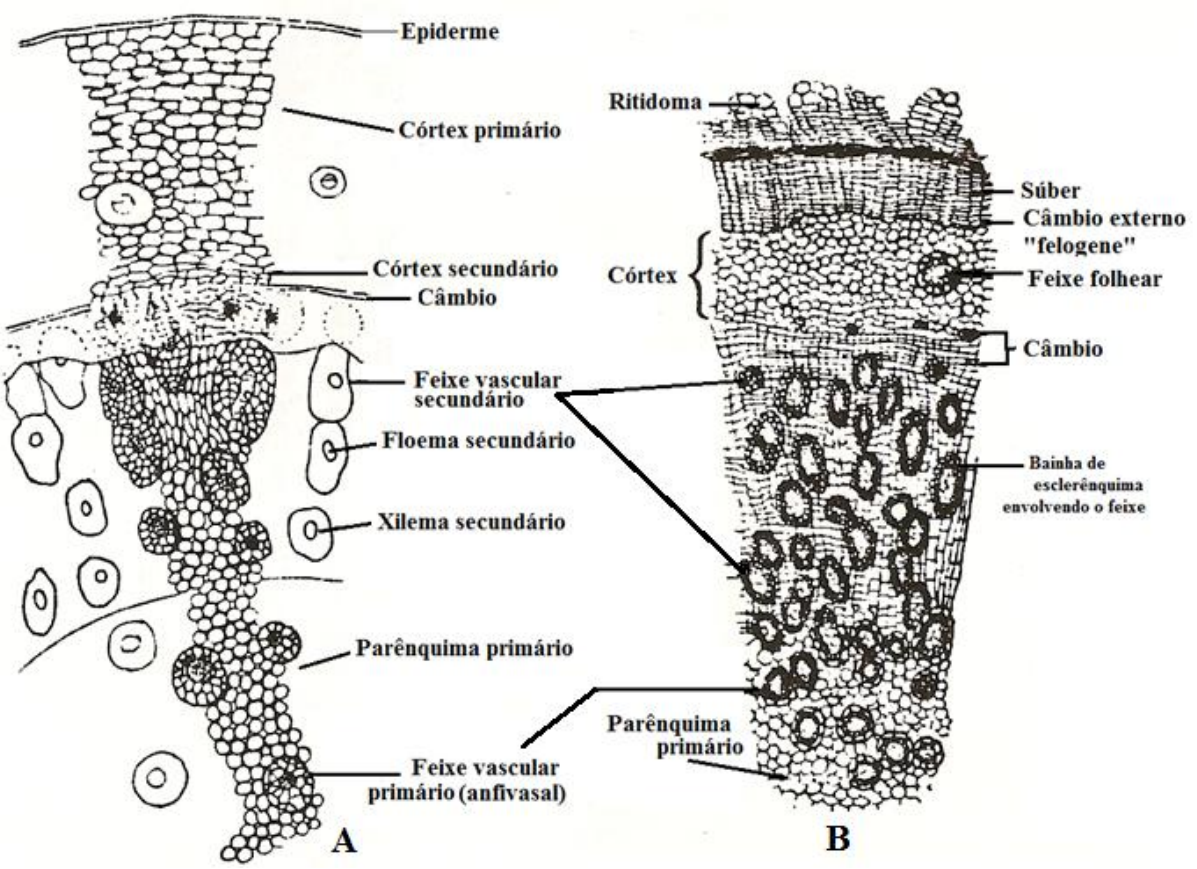



**FIGURA** 308 - Aspectos progressivos do crescimento secundário anómalo na monocotiledónea *Dracaena draco*: A, o câmbio tem a forma de um anel contínuo mas não funciona como habitualmente. Inicialmente só produz células para o interior, que evoluem para um abundante parênquima secundário (tecido conjuntivo) no seio do qual se diferenciam alguns feixes anfivasais. Só mais tarde, este câmbio produz para o exterior algumas células, poucas, que se diferenciam num parênquima secundário; B, estrutura que apresenta já a formação de um câmbio homólogo de uma felogene que produz para o exterior células que se diferenciam num novo tecido de protecção, o súber, semelhante em muitos casos ao que pode ser encontrado nas eudicotiledóneas, ou de um tipo particular, caso do súber estratificado, característico apenas de certas monocotiledóneas. Adap. de BRACEGIRDLE & MILES (1975) e STRASBURGUER et al. (1994)

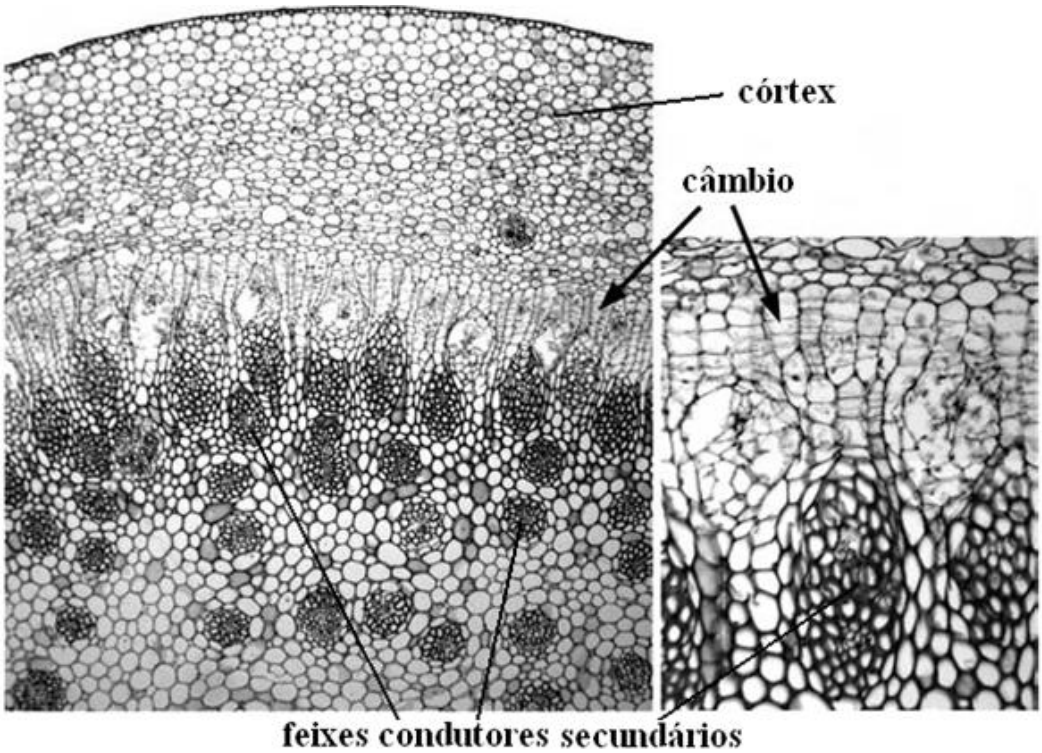



**FIGURA** 309 - Crescimento secundário anómalo em *Dracaena* sp., pormenor do anel cambial contínuo e dos feixes secundários. RUDALL (2007).

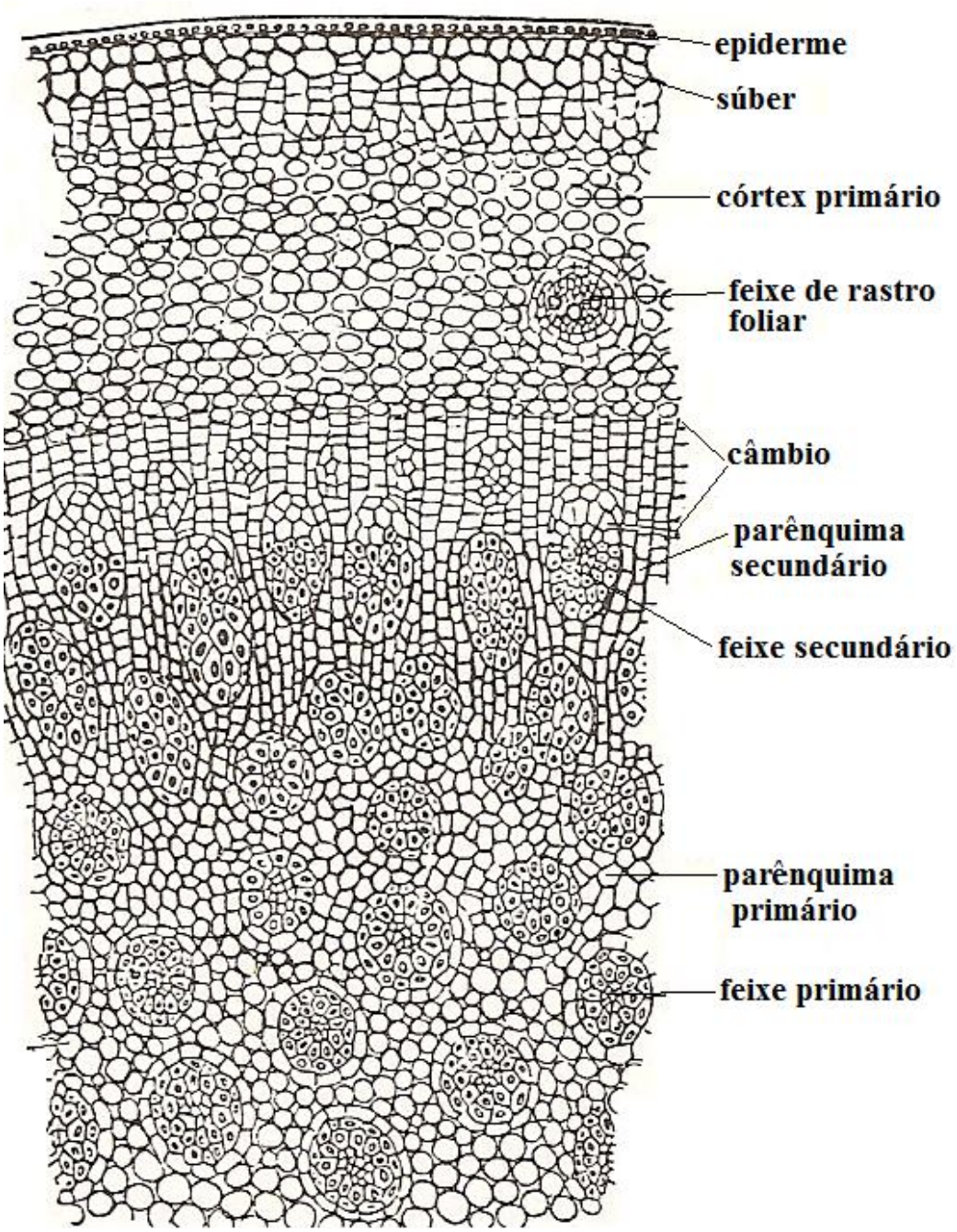



**FIGURA** 310 - Crescimento secundário anómalo em *Yucca* sp. Já se encontra constituído o anel cambial contínuo e a sua actividade traduz-se na formação de feixes concêntricos e parênquima secundário para o interior. STRASBURGER *et al.* (1994).

## 7.2. **EUDICOTILEDÓNEAS**

Embora muitos dos crescimentos secundários anómalos das eudicotiledóneas sejam de certa forma característicos de alguns xerófitos e de lianas não se encontra de forma alguma exaustivamente explicada a sua interdependência face aos factores ecológicos. No que concerne a certas formas de engrossamento que compreendem a existência de floema interno a explicação mais convincente parece ser a de MAUSETH (2008) de que nos xerófitos o floema interno apresentando maior longevidade, constitui após os períodos de seca prolongada, em que a casca fica praticamente inactiva, o único meio de assegurar a circulação da seiva elaborada. Ainda segundo estes investigadores a ocorrência de floema interno em certas lianas traduz-se num vigor e numa capacidade crescimento e de regeneração de tecidos substancialmente acrescida. Da mesma forma

a ocorrência em lianas de vários câmbios dispostos desordenadamente no caule e que conduz mais tarde à divisão longitudinal do caule principal em vários "caules parciais" pode ser interpretada como uma adaptação dos fanerófitos escandentes que necessitam de um caule flexível, capaz de empreender torsões várias sem que sejam danificados os tecidos internos.

Não é de forma alguma claro, o significado em termos evolutivos dos crescimentos secundários anómalos. Alguns autores têm tendência a tomá-los como um carácter evoluído atendendo sobretudo ao caso de certas quenopodiáceas cujos caules jovens apresentam estruturas normais e só mais tarde se desenvolvem formas de engrossamento que se podem considerar anómalas. A generalidade dos autores, como referem METCALFE (1989), apenas se limitam a especular sem apresentarem elementos conclusivos.

## 7.2.1. **FORMAÇÃO DE CÂMBIOS SUPRANUMERÁRIOS**

### A) CÂMBIOS DISPOSTOS CONCENTRICAMENTE

Nalgumas amarantáceas, quenopodiáceas, menispermáceas e nictagináceas, o crescimento secundário começa por dar-se a partir de um câmbio com localização e funcionamento normal. Mais tarde porém, este câmbio cessa a sua actividade e forma-se outro, geralmente mais externo, que produz como o primeiro, xilema secundário para o interior e floema secundário para o exterior. Uma série de outros câmbios podem ainda formar-se progressivamente mais para o exterior, com funcionamento semelhante, pelo que se originam vários anéis concêntricos de lenho e líber, alternados. O aspecto geral é algo semelhante ao das raízes de beterraba *(Beta vulgaris).*

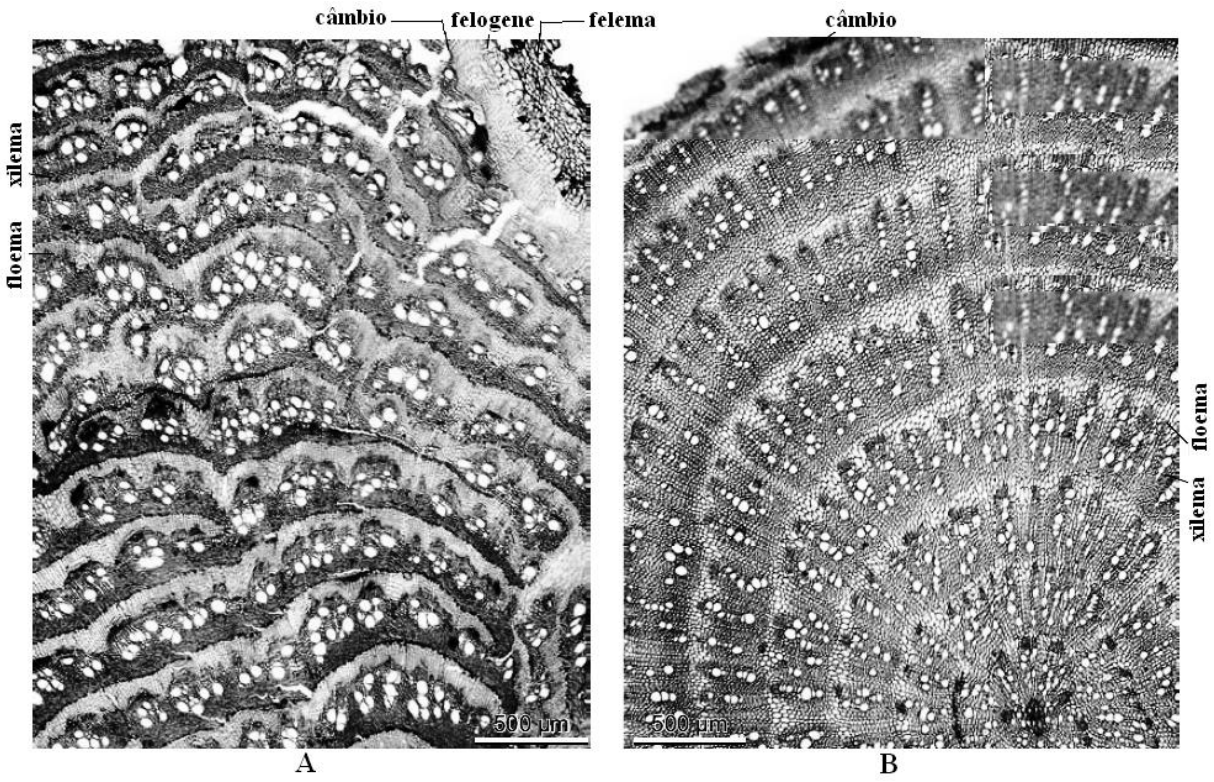



**FIGURA** 311 –A, corte transversal do caule de uma eudicotiledónea anual, *Chenopodium* sp,, que apresenta a formação de vários câmbio concêntricos responsáveis pela produção de xilema e floema secundários. O mais activo dos câmbios supranumerários é o mais externo, que se situa logo por dentro da casca; B, corte transversal da raiz de uma eudicotiledónea anual, *Chenopodium album*, que apresenta a formação de câmbios concêntricos sucessivos. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

Os vários câmbios supranumerários podem ter origem tanto nos tecidos primários (parênquima cortical, periciclo) como secundários (parênquima secundário ou feloderme).

Em algumas poligonáceas *(e.g., Rheum* spp. e *Rumex* spp.*)* uma série de câmbios com funcionamento semelhante ao que foi descrito acima podem formar-se não por fora do primeiro câmbio, mas internamente, na medula.

Nalgumas menispermáceas escandentes os câmbios supranumerários nunca adquirem a forma de um anel contínuo e originam apenas arcos incompletos de xilema e floema secundário.

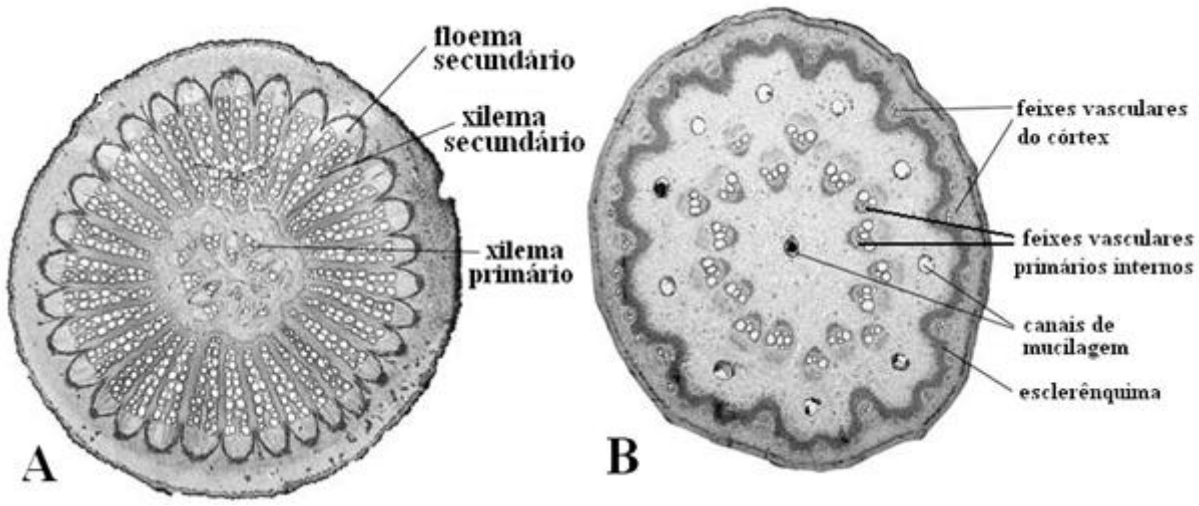



**FIGURA** 312 - A, *Piper* sp., com vários feixes vasculares internos disposto de forma irregular e um cilindro externo, regular de tecidos condutores secundários; B, caule de *Piper betle* com um cilindro interno irregular de feixes vasculares e outro, externo, de feixes corticais. BECK (2009).

**FIGURA** 313 – Corte transversal do caule de *Nyutsia floribunda*, com formação de câmbios concêntricos sucessivos. O câmbio inicial funciona durante um período limitado de tempo sendo substituído por outro que se forma, externamente a partir de células do parênquima floémico. O aspecto geral adquire a forma de anéis de crescimento do lenho das dicotiledóneas, mas existem três diferenças fundamentais: a) formam-se vários câmbios; b) os "anéis" compreendem essencialmente parênquima, vasos e fibras; c) a formação dos "anéis" não tem qualquer relação com o clima, nomeadamente com paragens e retomas do crescimento. SCHWEINGRUBER *et al.* (2006).

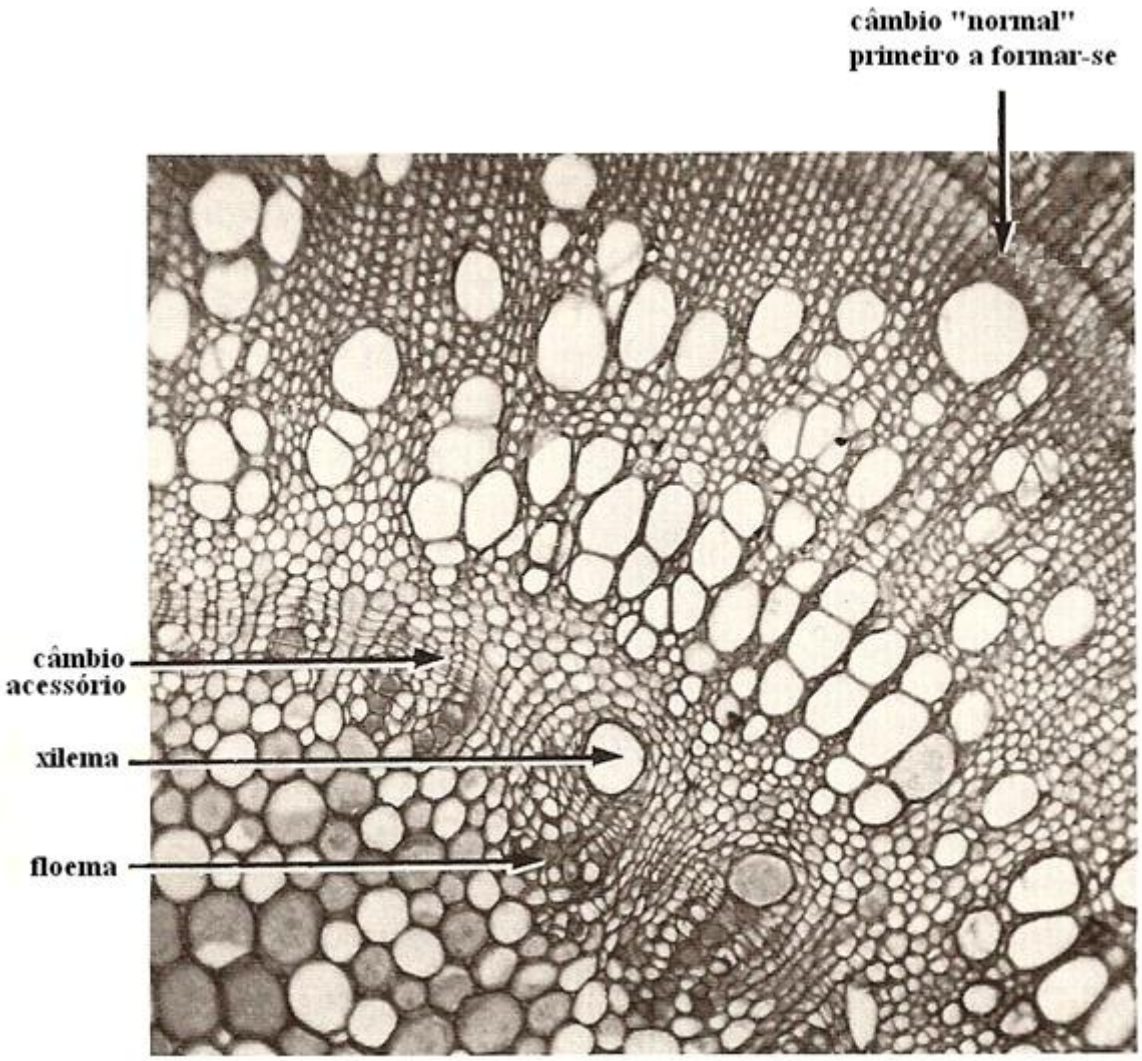



**FIGURA** 314 – Corte transversal parcial do caule de *Campsis radicans*. Na parte mais exterior observa-se um câmbio dito "normal" que foi o primeiro a formar-se e produziu xilema secundário para o interior e floema secundário para o exterior na forma de anéis contínuos. Posteriormente, formou-se mais internamente um câmbio acessório que tem um funcionamento atípico, no sentido em que produz xilema para a sua face exterior e floema para o seu lado interno. CUTTER (1987).

## B) CÂMBIOS DISPOSTOS UM TANTO DESORDENADAMENTE

Nalgumas sapindáceas escandentes, como é o caso de várias espécies de *Serjania* e *Thinouia*, formam-se logo de início vários câmbios envolvendo cada um destes, um grupo de feixes ou um só feixe primário.

Cada um destes câmbios tem funcionamento normal no sentido em que produz xilema secundário para dentro e floema secundário para fora.

Mais tarde, após intenso crescimento secundário, o caule parece resultar da conjunção de vários "caules parciais". Com a idade e com a formação de peridermes em cada uma destas porções do caule, elas normalmente acabam por se separar, individualizando-se em outros tantos "caules".

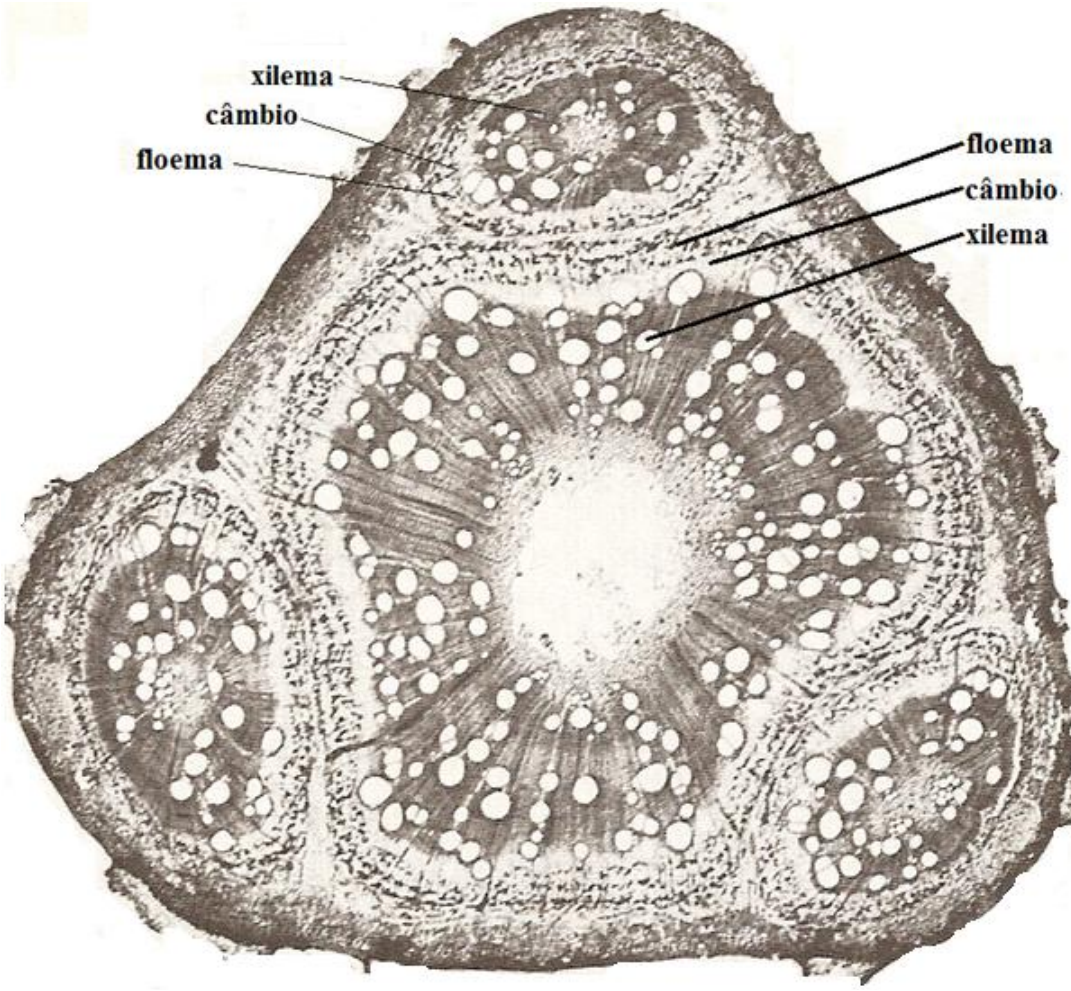



**FIGURA** 315 – 1, corte transversal do caule de *Thinouia* sp., em que se formam vários câmbios pelo que o caule parece resultar da fusão de vários caules. CUTTER (1987).

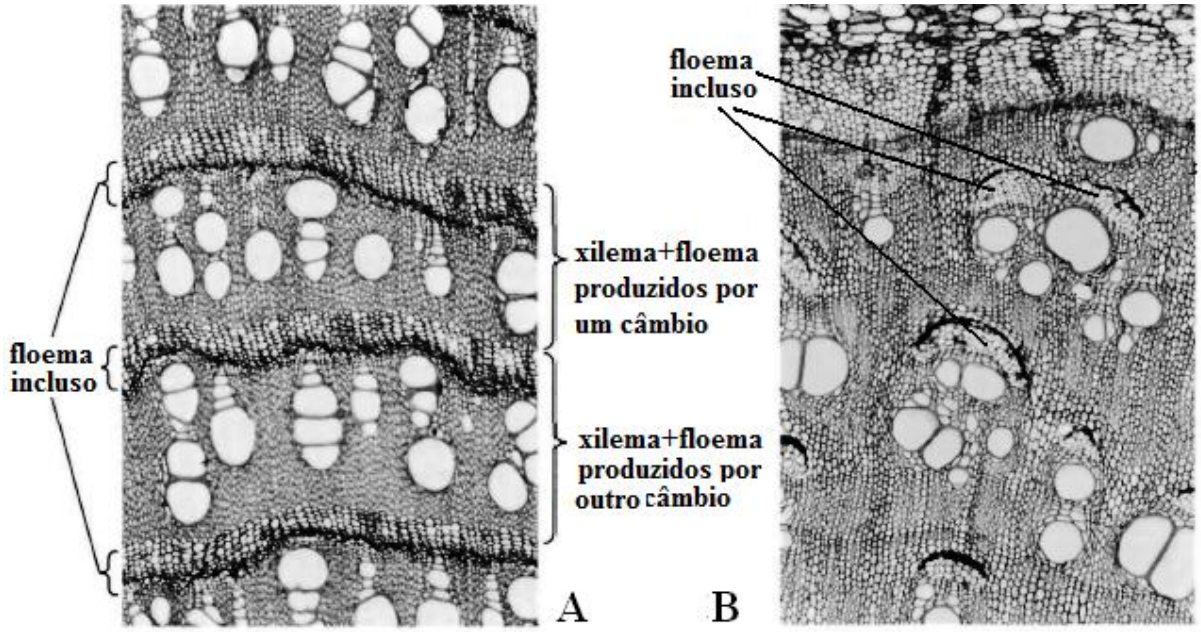



**FIGURA** 316 – A, corte transversal do caule de *Iresine* sp., apresentando bandas de xilema secundário que alternam com outras tantas bandas de floema secundário e que envolvem a actividade de vários câmbios cada um dos quais foi responsável por uma banda de xilema e floema; B, corte transversal do caule de *Bougainvillea* sp., igualmente com xilema secundário alternando com floema secundário, mas em que este último não chega a formar anéis contínuos. MAUSETH (2008).

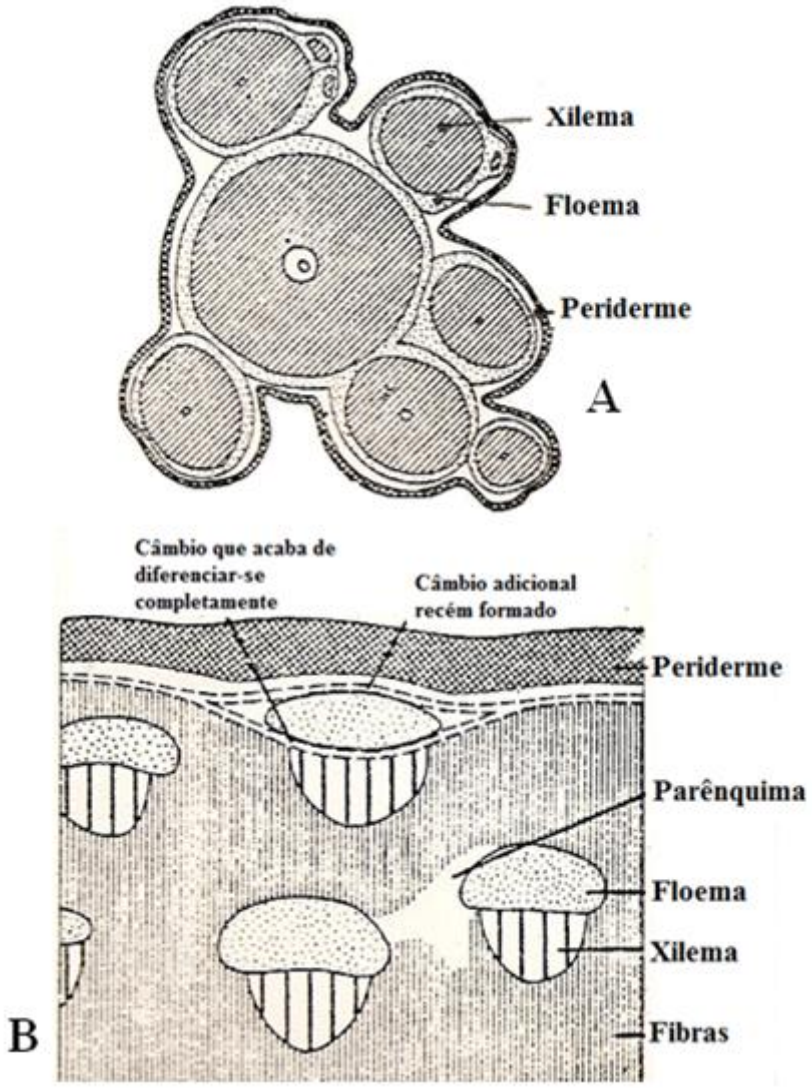



**FIGURA** 317 – A, corte transversal do caule de *Serjania* sp., em que se formam logo de início vários câmbios envolvendo cada um, um grupo de feixes ou um só feixe primário. O caule parece resultar da fusão de vários caules. Com o passar dos anos, ou seja, com a formação de peridermes em cada uma das porções cilíndricas do caule, estas normalmente acabam por se separar, individualizando-se em vários caules; B, crescimento secundário anómalo devido à formação de um câmbio adicional. Adap. de FAHN (1990)

## 7.2.2. **FUNCIONAMENTO ANORMAL DO CÂMBIO**

Nalgumas asclepiadáceas, acantáceas e loganiáceas, entre outras, o câmbio crivo-lenhoso é um só, mas do seu funcionamento resultam profundas anomalias estruturais, já que o floema é formado não somente em direcção à periferia do caule, mas também, de quando em vez, para o interior.

Por vezes, esta produção anormal de floema para o interior não se faz de modo contínuo em toda a extensão do câmbio resultando um tipo estrutural em que são observadas porções de floema secundário imersas nos anéis de lenho.

Em alguns fanerófitos escandentes (lianas perenes) dos géneros *Bignonia* e *Passiflora*, o anel cambial em certas pontos não produz células para o interior, ou seja, não produz xilema. Nestes pontos o câmbio produz apenas de um modo constante e regular enormes quantidades de floema. O resultado é uma estrutura muito particular e curiosa, que pode ser observada na **FIGURA** que se segue.

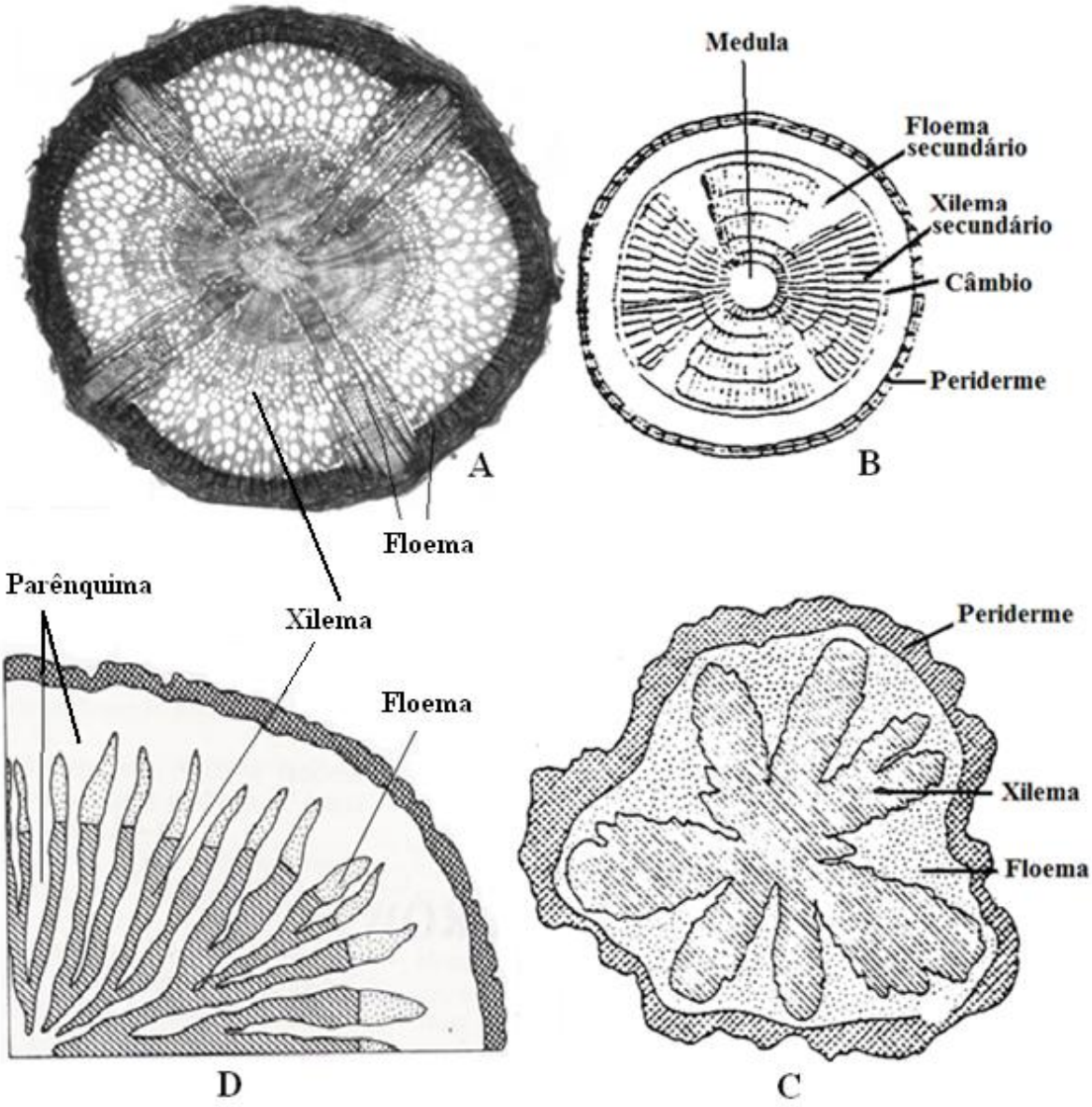



**FIGURA** 318 – A-B, estrutura do caule de *Bignonia* sp. A, corte transversal. O anel cambial em certos pontos não produz xilema para o interior, mas antes, de um modo constante e regular enormes quantidades de floema; B, esquema da estrutura com referência aos tecidos observáveis; C, esquema da estrutura do caule de *Passiflora* sp., que se deve ao facto do câmbio produzir mais xilema do que floema nalgumas regiões e mais floema secundário do que xilema secundário, noutras; D, *Aristolochia* sp., certas regiões cambiais produzem parênquima abundante numa forma semelhante a raios, que vão aumentando em número à medida que o caule vai aumentando de diâmetro. Adap. FAHN (1990).

Em algumas espécies desérticas (*e.g.*, *Achillea fragrantissima*, *Artemisia* spp.), uma camada de **súber interxilémico** é formada anualmente entre cada dois anéis de crescimento do lenho o que tem como resultado mais tarde o fendilhamento do caule em vários caules autónomos.

Em especial nas sapindáceas outras formas particulares de engrossamento secundário podem ser observadas. A este propósito, consultar METCALFE (1989).

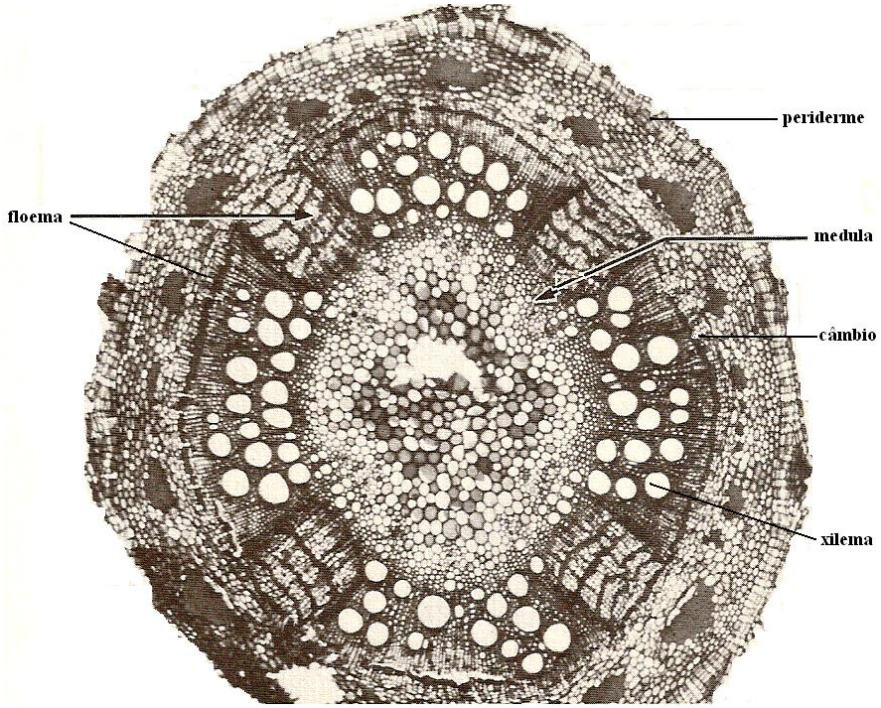



**FIGURA** 319 – Corte transversal do caule de *Doxantha unguis-cati*, quatro sectores de floema alternando com outros tantos sectores, mais largos, de xilema. O conjunto está envolvido por floema e na periferia observa-se uma periderme. Tal estrutura deve-se a um único câmbio mas que apresenta um funcionamento atípico, pois em certas partes do anel cambial apenas há produção de floema secundário tanto para o interior como para o exterior. CUTTER (1987).

# 7.2.3. OUTROS ASPECTOS

Nas espécies escandentes de *Bauhinia*, após algum tempo de crescimento secundário perfeitamente normal, a maior parte do câmbio deixa de produzir tecidos vasculares, excepto em dois pontos opostos que continuam em actividade. Originam-se assim, caules fortemente achatados, um tanto rectangulares ou elipsoidais em corte transversal, à semelhança do que acontece nas raízes tabulares como consequência de um espessamento secundário fortemente assimétrico dado que a produção de xilema não é uniforme ao longo de todo o anel cambial. Mais tarde, o desenvolvimento do floema e/ou do parênquima pode levar à fissuração do xilema secundário que toma então um aspecto ainda mais *sui generis.*

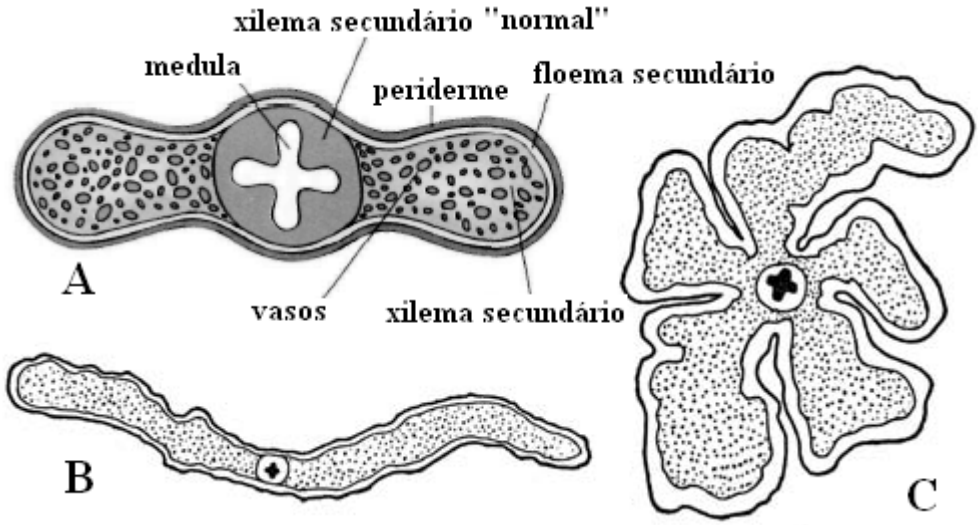



**FIGURA** 320 – Cortes transversais dos caules com crescimentos secundários anómalos em *Bauhinia:* A) fase inicial do desenvolvimento do caule espalmado de *Bauhinia sp.* A produção de xilema não é uniforme ao longo de todo o anel cambial, pelo contrário concentra-se apenas em dois lados opostos do câmbio. O xilema secundário produzido apresenta elementos dos vasos de grande diâmetro, dispersos; B) caule espalmado de *Bauhinia sp*, numa fase muito mais avançada; C) caule fissurado de *Bauhinia rubiginosa*. METCALFE (1989)

# 8. FOLHA

## INTRODUÇÃO

Os tecidos da folha estão em estreita continuidade com os tecidos correspondentes do caule, devendo as folhas considerar-se — até porque têm origem no mesmo meristema — **meras expansões exógenas, laterais, do caule**.

No entanto, ao contrário do caule e da raiz, a folha apresenta geralmente **simetria bilateral** e não radial, embora o pecíolo e mesmo o limbo de certas folhas apresentem simetria radial.

A folha consiste dos mesmos sistemas de tecidos encontrados na raiz e no caule: o **sistema dérmico** (epiderme), **sistema fundamental** (clorênquima e tecidos de suporte do mesófilo) e **sistema vascular** (xilema e floema dos feixes ou nervuras).

A folha geralmente não apresenta crescimento secundário, ou quando este ocorre, dá-se com reduzida expressão no pecíolo e nervuras principais. A epiderme persiste, por isso, normalmente, como tecido de protecção. Porém, certas folhas modificadas, como sejam os **catáfilos** ou escamas dos gomos podem apresentar periderme, para proteger de forma mais eficaz o meristema apical das baixas temperaturas.

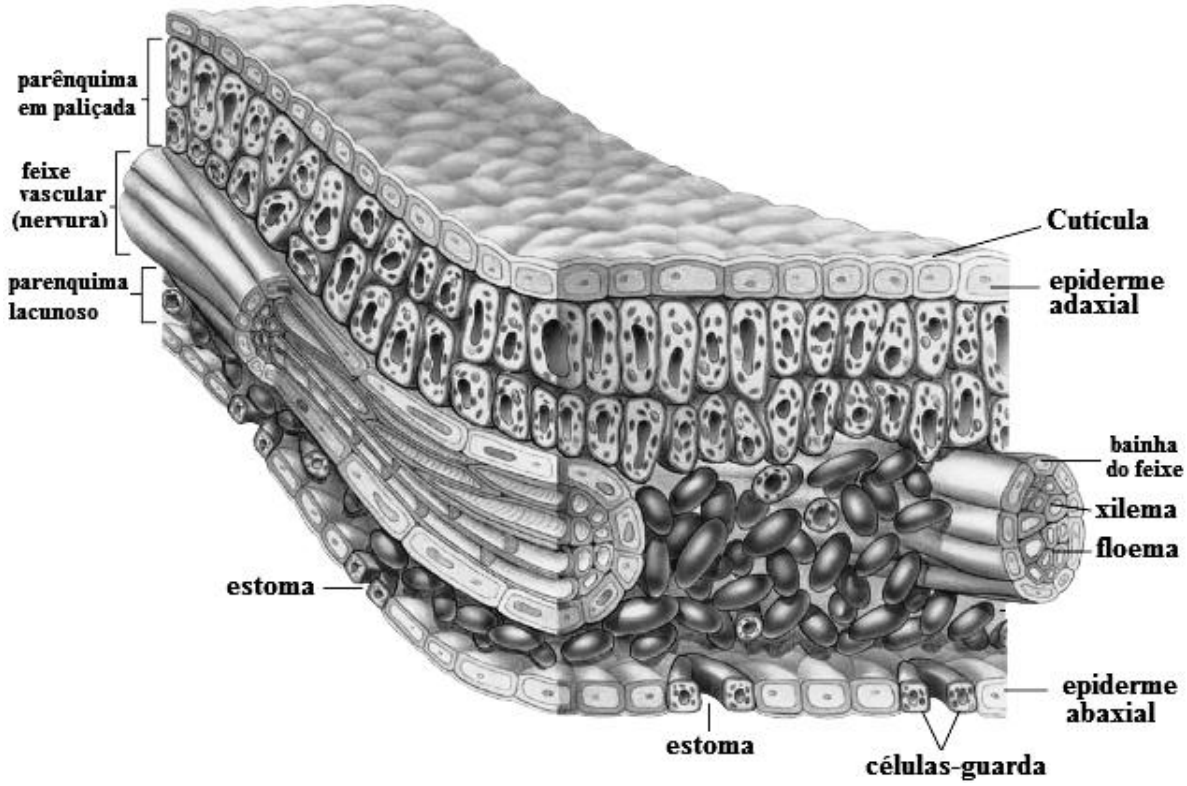



**FIGURA** 321 – Aspecto tridimensional de uma folha bifacial (com mesófilo heterogéneo e assimétrico) de uma eudicotiledónea.

A maioria dos espermatófitos apenas apresenta folhas aéreas ou aquáticas. No entanto, algumas plantas aquáticas apresentam folhas emersas, flutuantes e imersas, que são geralmente diferentes, quer do ponto de vista anatómico, quer da sua morfologia externa. Algumas plantas terrestres, como a cebola, apresentam simultaneamente folhas subterrâneas (escamas do bolbo desprovidas de clorênquima mas ricas em parênquima de reserva) e folhas aéreas, verdes.

Nos casos de maior diferenciação a folha apresenta bainha, pecíolo e limbo. Nas folhas sésseis apenas existe o limbo. Em certas *Acacia* spp., a folha apresenta-se reduzida ao pecíolo, constituindo um filódio.

As folhas podem apresentar um só limbo e, por mais profundamente recortado que este seja, denominam-se folhas simples. Muitas espécies têm folhas compostas ou mesmo recompostas, constituídas por vários limbos ou folíolos, geralmente distintamente peciolulados. Um caso limite diz respeito às folhas compostas unifolioladas dos citrinos (*Citrus* spp.).

As folhas podem apresentar as mais variadas formas. Muitas espécies exibem **heterofilia** ou **dimorfismo foliar** no sentido em que apresentam folhas jovens diferentes das adultas, caso, por exemplo, do eucalipto (*Eucalyptus globulus* ) ou folhas diferentes consoante a posição que estas ocupam (caso de muitas espécies aquáticas, com folhas emersas, flutuantes e imersas e de muitas espécies terrestres com folhas basilares diferentes das caulinares).

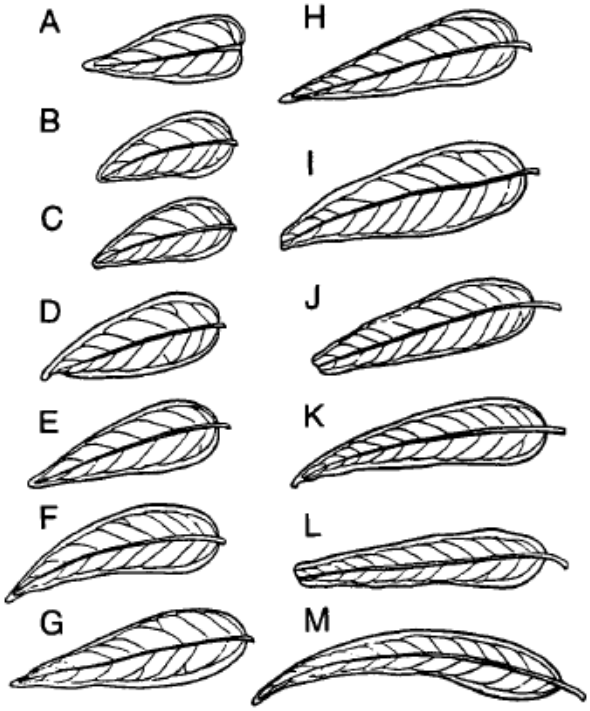



**FIGURA** 322 – Série de folhas de uma mesma árvore de *Eucalyptus* sp., observando-se toda uma série de formas intermédias que retratam a passagem de folhas juvenis (A) até folhas adultas (M):

Em *Cucurbita pepo* (aboboreira) podem encontrar-se, numa mesma planta, variadíssimas formas de transição entre a folha e a gavinha típica. E em certos casos, a passagem das folhas vegetativas normais a outras transformadas em espinhos faz-se de forma muito gradual estando presentes inúmeras formas de transição.

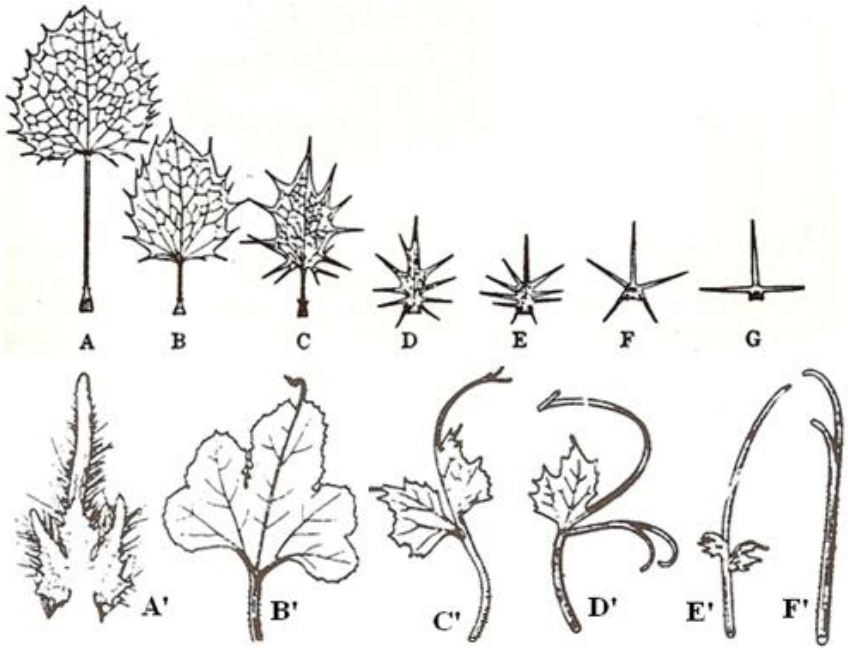



**FIGURA** 323 - Série de apêndices de natureza foliar que ilustram a passagem gradual: A´-F', de uma folha até uma gavinha, na aboboreira (*Cucurbita pepo);* A-G, de uma folha até um espinho em (*Berberis vulgaris).* Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

As suas dimensões são também muito variáveis, desde menos de 1 mm em certas lemnáceas, até mais de 15 metros nos casos da palmeira da ráfia (*Raphia farinifera*) e da palmeira bambu da amazónia (*R. toedigera* ).

As folhas das plantas superiores apresentam, por regra, **crescimento determinado**. Existem, no entanto algumas excepções de folhas com **crescimento indeterminado**, que merecem o devido destaque:

a) as duas únicas folhas de *Welwitschia mirabilis*, muito invulgares, apresentam **crescimento basal ininterrupto durante toda a vida da planta**, podendo atingir mais de 3 metros de comprimento.
b) algumas espécies das Burseraceae, Meliaceae, Sapindaceae e Vochysiaceae têm folhas com algumas características próprias dos eixos. Assim, em *Tristiropsis canarioides*, *Blighia sapida* e *Guarea rhopalocarpa*, a **ráquis da folha** composta **termina num meristema** que é responsável pela formação em cada um dos períodos de vegetação por novos folíolos.
c) na maior parte das espécies do género *Chisocheton* as folhas apresentam **crescimento indeterminado**.
d) as folhas de certos pteridófitos *(Lygodium* spp. e *Neurophyllum* spp.) mantêm no ápice algumas iniciais que asseguram o seu crescimento praticamente de forma indeterminada. Em *Neurophyllum rhizophyllum* este meristema apical emite mesmo, mais tarde, uma raiz aérea, adventícia.

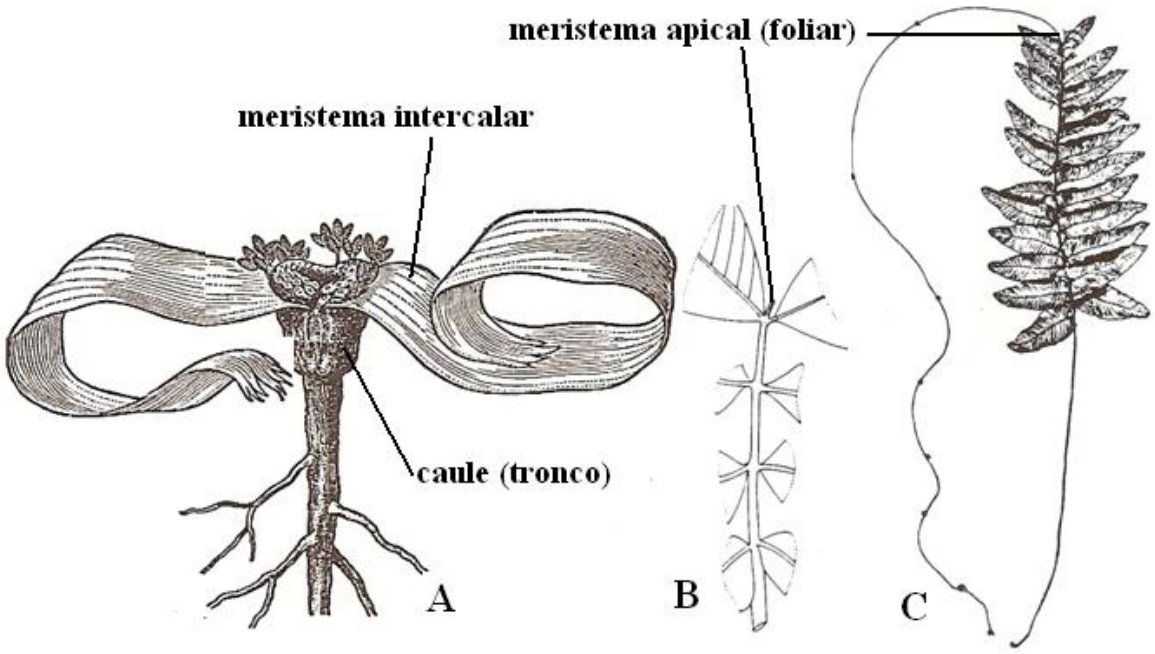



**FIGURA** 324 – A, *Welwitschia mirabilis*, gimnospérmica com folhas de crescimento intercalar indeterminado; B, folha composta de *Blighia sapida* cuja ráquis termina por uma gema (meristema apical); C, folha de *Neurophyllum rhizophyllum*, mantendo no ápice algumas iniciais que asseguram o seu crescimento apical praticamente de forma indeterminada até à emissão de uma raiz aérea. OLIVEIRA (1991).

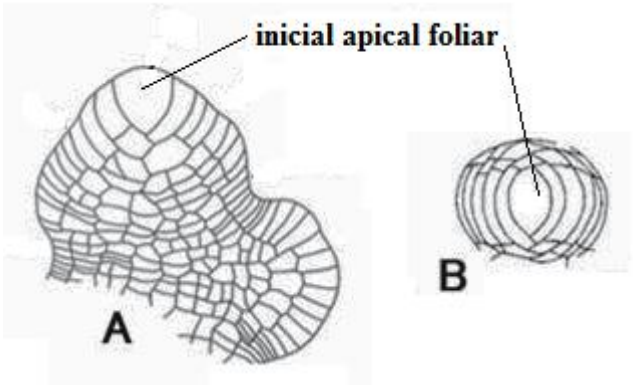



**FIGURA** 325 – *Lygodium japonicum*, pteridófito escandente, cujas folhas apresentam crescimento indeterminado. A inicial foliar apical mantém as suas características meristemáticas por muito tempo atingindo as folhas vários metros de comprimento. A, corte longitudinal da extremidade da folha; B, vista frontal. Adap. RANKER & HAUFLER (2008).

As folhas podem apresentar as mais variadas colorações e indumento (desde as folhas glabras até às densamente lanosas). A sua consistência é igualmente bastante variável, por exemplo, são carnudas as folhas do chorão (*Carpobrotus edulis* ), herbáceas as da batateira (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) e coriáceas as do azevinho (*Ilex aquifolium*).

A duração da vida das folhas está na base da distinção: 1) nas plantas herbáceas plurianuais, de espécies vivazes e espécies perenes; 2) nas perenes arbóreas, de espécies caducifólias e espécies perenifólias.

A função das folhas é a de órgão de assimilação por excelência, onde a síntese de compostos orgânicos a partir de água, sais minerais, dióxido de carbono e energia solar pelo processo fotossintético é activamente levada a cabo. As folhas são também a sede principal de desempenho das funções respiratória e da transpiração.

Algumas das principais adaptações da folha são apresentadas e discutidas mais adiante.

# 8.1. ANATOMIA DA FOLHA

## — EPIDERME

A epiderme foliar é frequentemente um tecido bastante heterogéneo que inclui a par de células mais ou menos tabulares ou de contorno sinuoso, de parede exterior cutinizada, sem espaços intercelulares, outras células dispersas, com forma e funções distintas e que constituem os estomas, os tricomas (pêlos) e as emergências (acúleos, espinhos).

Relativamente à estrutura da parede tangencial, externa, da epiderme refira-se que esta apresenta, geralmente um revestimento contínuo de cutina e sobre este, frequentemente, ceras, ditas epicuticulares. Menos frequentemente as ceras são substituídas ou acompanhadas por óleos ou resinas. Nalguns casos podem observar-se incrustações minerais, como sejam, cristais de sílica (e.g., gramíneas e ciperáceas) ou carbonato de cálcio (*e.g.*, moráceas, cucurbitáceas).

A cutícula pode apresentar uma série diversificada de ornamentações, geralmente com valor taxonómico. Ela assegura protecção contra perdas de água e por se tratar de uma camada brilhante e reflectora, actua também na protecção contra o excesso de luminosidade ou radiação.

As ceras, que se encontram na parte externa da cutícula, são polímeros complexos, heterogéneos. Á semelhança da cutina, ainda não é inteiramente conhecido o processo de extrusão da cera do protoplasma das células epidérmicas para o exterior dessas células. Dois padrões de deposição de cera são reconhecidos:

a) **ceras epicuticulares**, que se depositam na superfície da cutícula propriamente dita;
b) **ceras intracuticulares**, que se depositam na forma de partículas, dentro da matriz da cutina.

A cutina e a cera constituem importantes barreiras contra fungos, bactérias e insectos. Em condições ambientais mais severas, a cera assume um papel importante quando a cutina não é suficiente. Certos poluentes atmosféricos, bem como as chuvas ácidas, podem interferir no desenvolvimento da cutícula e da cera, provocando efeitos nocivos à epiderme e aos tecidos internos (RIEDERER & MULLER, 2006).

Para uma melhor compreensão da estrutura da parede da epiderme, dos principais tipos de ornamentação cuticular e dos aspectos de superfície devido às ceras epicuticulares, assim como para uma discussão das funções dos ectodesmos, microcanais da camada cuticular, consultar WILKINSON (1989), MOREIRA (1993), (RIEDERER & MULLER, 2006).

Acerca da descrição e classificação dos principais tipos de tricomas e ceras, e o seu valor taxonómico, consultar WILLIAM *et al.* (1989), WILKINSON (1989), (RIEDERER & MULLER, 2006).

A epiderme consta normalmente de uma única camada de células com origem na protoderme. Entre outras, algumas moráceas, begoniáceas e piperáceas apresentam **epidermes múltiplas** ou **multisseriadas**, e, no caso de muitas gimnospérmicas e xerófitos, além da protoderme as camadas meristemáticas subjacentes participam na formação do tecido de protecção originando-se abaixo da epiderme uma **hipoderme**, um tecido com poucos ou nenhuns cloroplastos e de paredes fortemente espessadas. Com maior frequência o espessamento das células da hipoderme é secundário e o material depositado é a lenhina. Num menor número de casos ele é de natureza celulósica e primário, ou seja, constituído por células colenquimatosas. Segundo METCALFE (1989), a hipoderme pode ainda integrar células ou grupos de células cuja parede interna se apresenta gelatinizada servindo para o armazenamento de água, ou um tecido esponjoso de células mortas (e.g., *Oedematopus obovatus)*.

A distinção entre hipoderme e epiderme múltipla é difícil, pois baseia-se na ontogénese dos dois tecidos. Enquanto a epiderme múltipla tem origem na protoderme (em divisões periclinais), a hipoderme é oriunda do meristema fundamental.

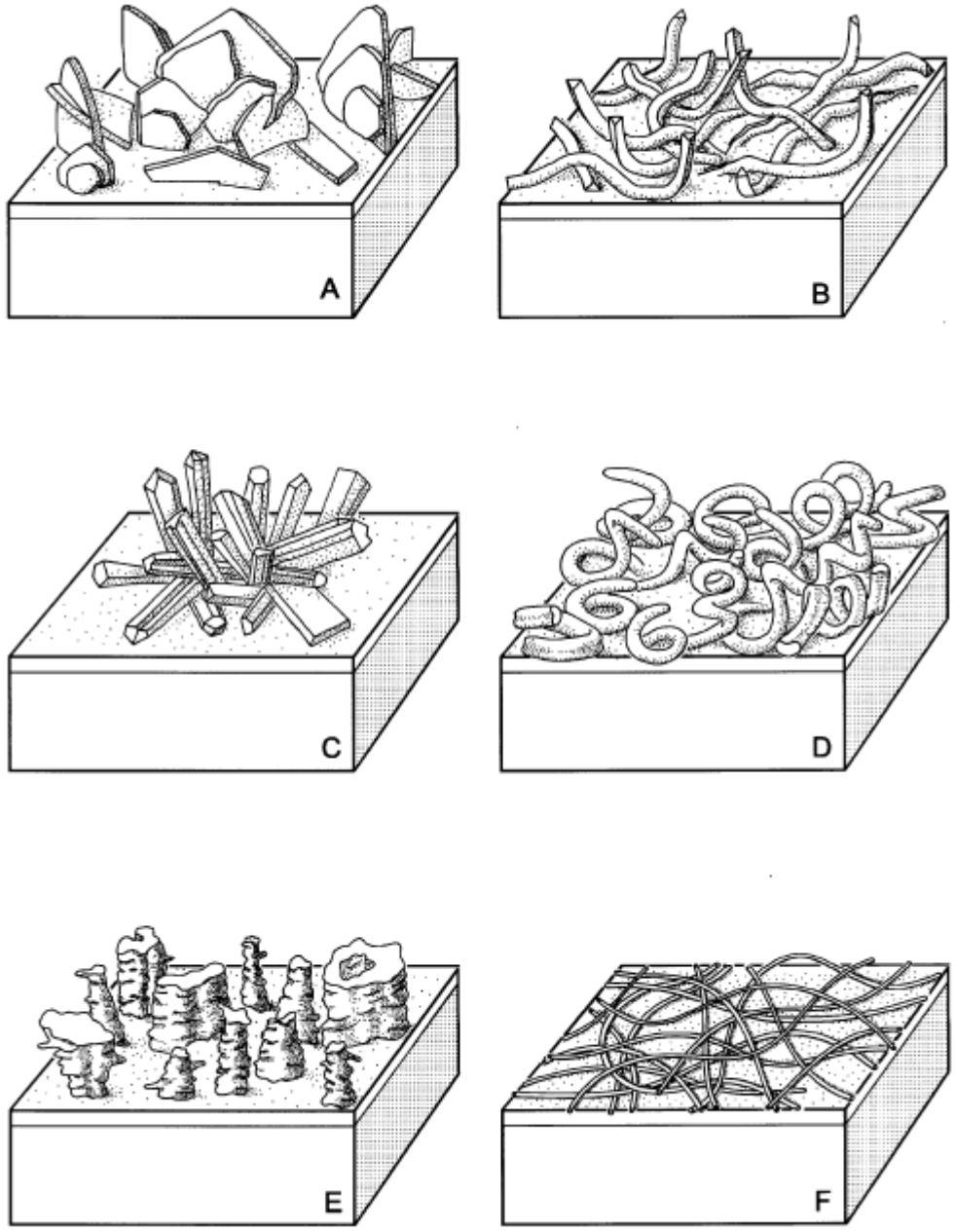



**FIGURA** 326 – Representação esquemática de alguns dos tipos principais de depósitos de ceras **epicuticulares**: A, placas; b, bastões de secção triangular; c, bastões de secção poligonal; d, bastões enrolados; e, bastões estriados; f, fios. Além destas ceras epicuticulares que se que se depositam na superfície externa da cutícula algumas espécies apresentam ceras **intracuticulares**, que se depositam na forma de partículas, dentro da matriz da cutina. As cera epicuticulares podem proporcionar uma maior resistência a agentes patogénicos que dependem da água para a sua germinação e/ou multiplicação, pois frequentemente, impedem a formação de um filme de água contínuo sobre a superfície foliar. Variações genéticas na forma das ceras têm sido associadas com a resistência à seca, de plantas como tomate, trigo, cevada. A cutícula lisa, desprovida de cera oferece menor resistência às pulverizações. A qualidade da cutícula e o tipo de ceras em muitos frutos, por exemplo, na maçã, são factores importantes que condicionam significativamente a sua comercialização. A diferente ornamentação da epiderme com ceras epicuticulares pode apresentar grande valor taxonómico. Adap. RIEDERER & MULLER (2006).

Na superfície externa da cutícula ou no seu interior pode haver deposição de sais em forma de cristais *(e.g.*, *Tamarix* sp.), borracha, resinas e óleos. Na parede externa da epiderme de certas espécies pertencentes às

Cyperaceae, Poaceae, Moraceae, Aristolochiaceae e Magnoliaceae podem-se encontrar depósitos de sais de sílica, geralmente na forma de cristais.

As células epidérmicas podem também conter lenhina, localizada sobretudo na parede periclinal externa ou mesmo a toda a volta da parede celular. Tal é o caso da epiderme das folhas das coníferas e cicadáceas e dos rizomas de algumas gramíneas (RIEDERER & MULLER, 2006).

A parede de células epidérmicas pode também conter mucilagens, conforme acontece em certas Moraceae, Malvaceae e Euphorbiaceae, em sementes de *Linum* sp. e em nectários, durante a secreção do néctar.

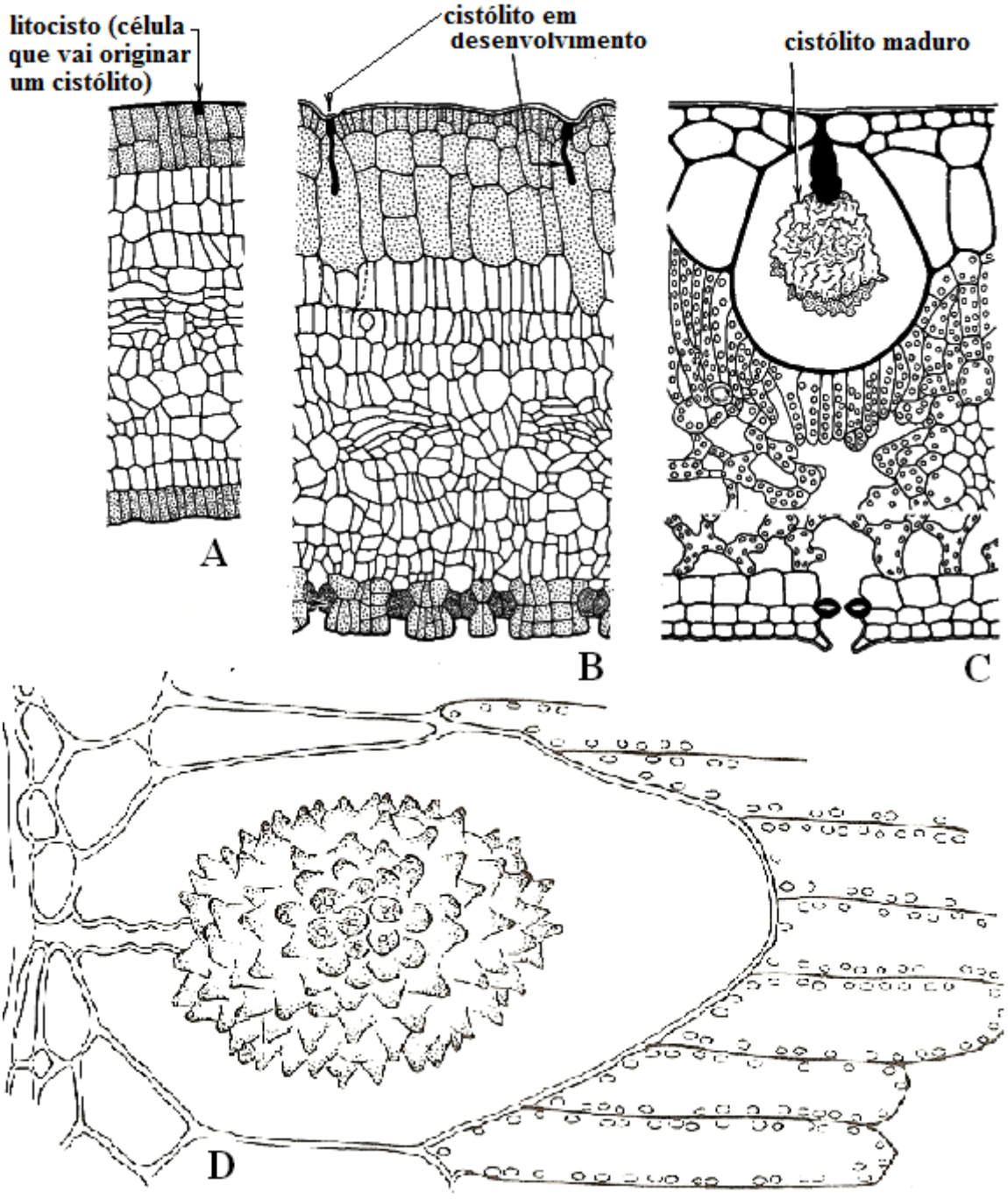



**FIGURA** 327 – Corte transversal de uma folha de *Ficus elastica*, ilustrando três estádios progressivos (A-C) de desenvolvimento de um cistólito na epiderme multisseriada. Trata-se de um corpúsculo ovóide, suspenso de um minúsculo pedúnculo no interior de uma célula vegetal particular, litocisto e composto de concreções de carbonato de cálcio. É importante ter-se dado a precipitação desta substância que de outro modo poderia ser prejudicial para a planta. D, pormenor do cistólito. Os litocistos geralmente, ocorrem como idioblastos isolados (*e.g.*, Acanthaceae, Moraceae), mas também podem formar grupos (*e.g.*, Boraginaceae). Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

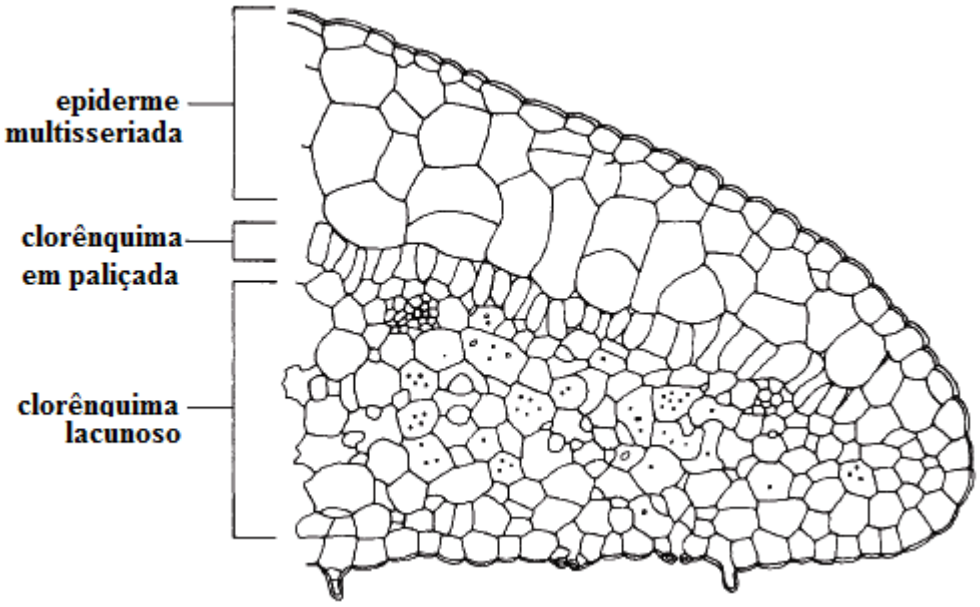



**FIGURA** 328 – Folha com epiderme multisseriada de *Codananthe* sp. (CUTTER, 1987).

As células da epiderme são normalmente desprovidas de cloroplastos, salvo raras excepções, como é o caso de algumas espécies aquáticas ou esciófilas, ou seja, de locais fortemente ensombrados.

O pecíolo e mesmo o limbo de certas espécies, em particular eudicotiledóneas, apresentam tecidos secretores epidérmicos ou externos (tricomas, glândulas) ou internos (câmaras, canais, laticíferos).

Um dos casos mais conhecidos de idioblastos secretores epidérmicos diz respeito aos **litocistos**, células secretoras de cristais de carbonato de cálcio cuja cristalização toma um aspecto muito particular, em forma de cacho, denominado **cistólito**, que se salienta da parede e invade o lúmen da célula, como acontece, por exemplo nas folhas de algumas espécies de *Ficus*.

De um ponto de vista ontogénico, os estomas, bem como os tricomas, as emergências e as estruturas secretórias têm origem em **meristemóides**, ou seja, pequenos agregados de células meristemáticas que se apresentam distribuídas, entre os tecidos em vias de diferenciação da folha. Outros autores têm preferido atribuir-lhes a designação de **células residuais da protoderme** (CUTTER, 1987). Em todo o caso, no que respeita à ontogenia dos complexos estomáticos são normalmente reconhecidas três situações distintas:

- estomas **mesogéneos**, em que as células ostiolares e as anexas têm uma origem comum no mesmo meristemóide;
- estomas **perigéneos**, em que células ostiolares e as anexas não têm uma origem comum, pois as últimas são originadas a partir de células contíguas ao meristemóide que originou as células ostiolares;
- estomas **mesoperigéneos**, em que pelo menos uma das células anexas tem uma origem comum com as células ostiolares, o mesmo não acontecendo com as restantes.

A morfologia dos complexos estomáticos é muito diversa e tem algum significado taxonómico. Para um estudo aprofundado acerca da classificação dos complexos estomáticos e do seu valor taxonómico, consultar no que respeita às eudicotiledóneas WILKINSON (1989) e no que concerne às monocotiledóneas TOMLINSON (1974).

Importa também referir que os estomas maduros de um mesmo tipo morfológico podem ser o resultado de processos ontogénicos diferentes WILKINSON (1989). Por outro lado, sobretudo no que diz respeito a certas espécies *(e.g. Vicia faba)* foi demonstrado que mais do que um tipo morfo-ontogénico de estomas se podem originar durante o ciclo vegetativo desta espécie. Os cotilédones têm estomas anomocíticos-perigéneos, as primeiras folhas estomas anomocíticos-mesoperigéneos e anisocíticos-mesoperigéneos e finalmente as folhas diferenciadas mais tarde estomas na sua maioria anomocíticos-mesogéneos WILKINSON (1989).

A densidade estomática, medida normalmente através do **índice estomático**, é muito variável de espécie para espécie e num mesmo táxone consoante as condições ecológicas (RIEDERER & MULLER, 2006). Em condições de menor insolação e maior humidade atmosférica os estomas tendem a ser menores e mais abundantes por unidade de área. Apesar de tudo, a região central da página abaxial da folha tende a ser aquela que apresenta menor variabilidade e onde a comparação dos índices estomáticos de várias espécies pode fazer-se com alguma segurança (WILKINSON, 1989). Nas espécies poliplóides os estomas tendem a ser maiores e menos frequentes, mas nem sempre assim acontece (MOREIRA, 1993).

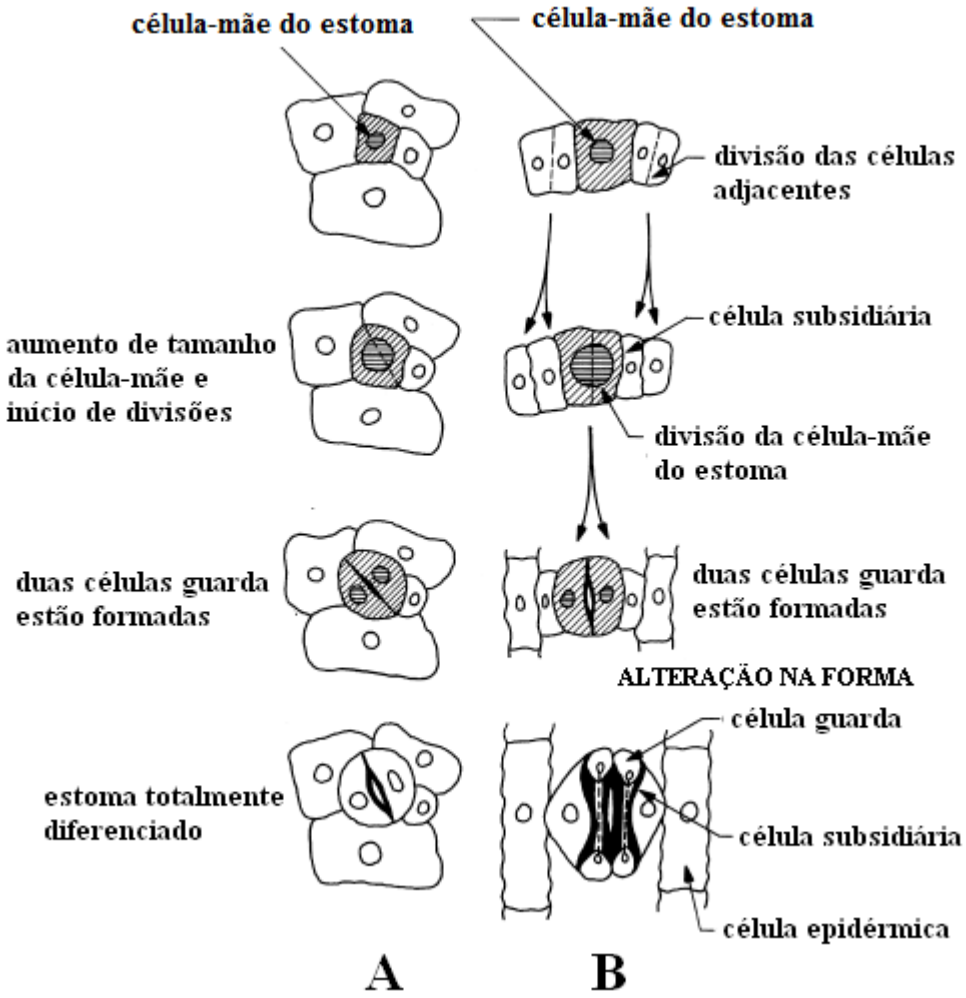



**FIGURA** 329 – Diagrama que ilustra, em quatro estádios progressivos, a diferenciação de um estoma elíptico de ocorrência generalizada nas eudicotiledóneas (A) e halteriforme das gramíneas (B). TAIZ & ZEIGLER (2002).

Além do número de estomas e da sua distribuição, outro factor responsável pelo substancial incremento da eficiência fotossintética é a presença de um sistema bem desenvolvido de espaços intercelulares e/ou de superfícies livres das células que facilite as trocas gasosas. O somatório das áreas das paredes das células do mesófilo em contacto com o ar, via estomas, é conhecido por **área da superfície interna** (ASI). A razão entre a ASI e a correspondente **área da superfície externa** da folha (ASE) constitui um parâmetro com interesse ecológico. Segundo FAHN (1990) a razão entre a ASI e a ASE é normalmente um valor baixo (6-10) nas folhas das espécies esciófilas enquanto as folhas xeromorfas apresentam normalmente valores elevados (17-31).

Ao contrário do que poderia parecer a **área da superfície livre** das células é maior no parênquima em paliçada pois as suas células apenas contactam entre si por faixas muito estreitas, deixando livre para trocas gasosas uma área significativa. No parênquima lacunoso a existência de uma menor área de superfície livre das células é em grande parte compensada por um volume dos espaços intercelulares muito maior.

Finalmente o clorênquima em paliçada tem maior eficiência fotossintética que o parênquima lacunoso pois apresenta uma densidade de cloroplastos muito maior.

A distribuição dos estomas nas páginas do limbo, tem significado ecológico e permite distinguir três tipos principais de folhas:

- **folhas anfistomáticas**, em que os estomas ocorrem em ambas as páginas. É o que acontece nas folhas dorsiventrais, unifaciais e isobilaterias da maioria das eudicotiledóneas mesofíticas;
- **folhas hipostomáticas**, em que os estomas ocorrem na sua grande maioria ou apenas na página abaxial (inferior), situação mais frequente em espécies xerofíticas.
- **folhas epistomáticas**, em que os estomas ocorrem na sua grande maioria ou apenas na página adaxial (superior), como acontece, por exemplo nas folhas flutuantes de muitas plantas aquáticas.

Noutra perspectiva e olhando ainda ao modo como se dispõem os estomas importa distinguir o caso das folhas:

- palminérveas ou peninérveas das eudicotiledóneas em que os estomas ocorrem **dispersos** na epiderme;
- das folhas paralelinérveas das monocotiledóneas ou muito estreitas das gimnospérmicas em que os estomas se originam com muita frequências **em faixas paralelas**.

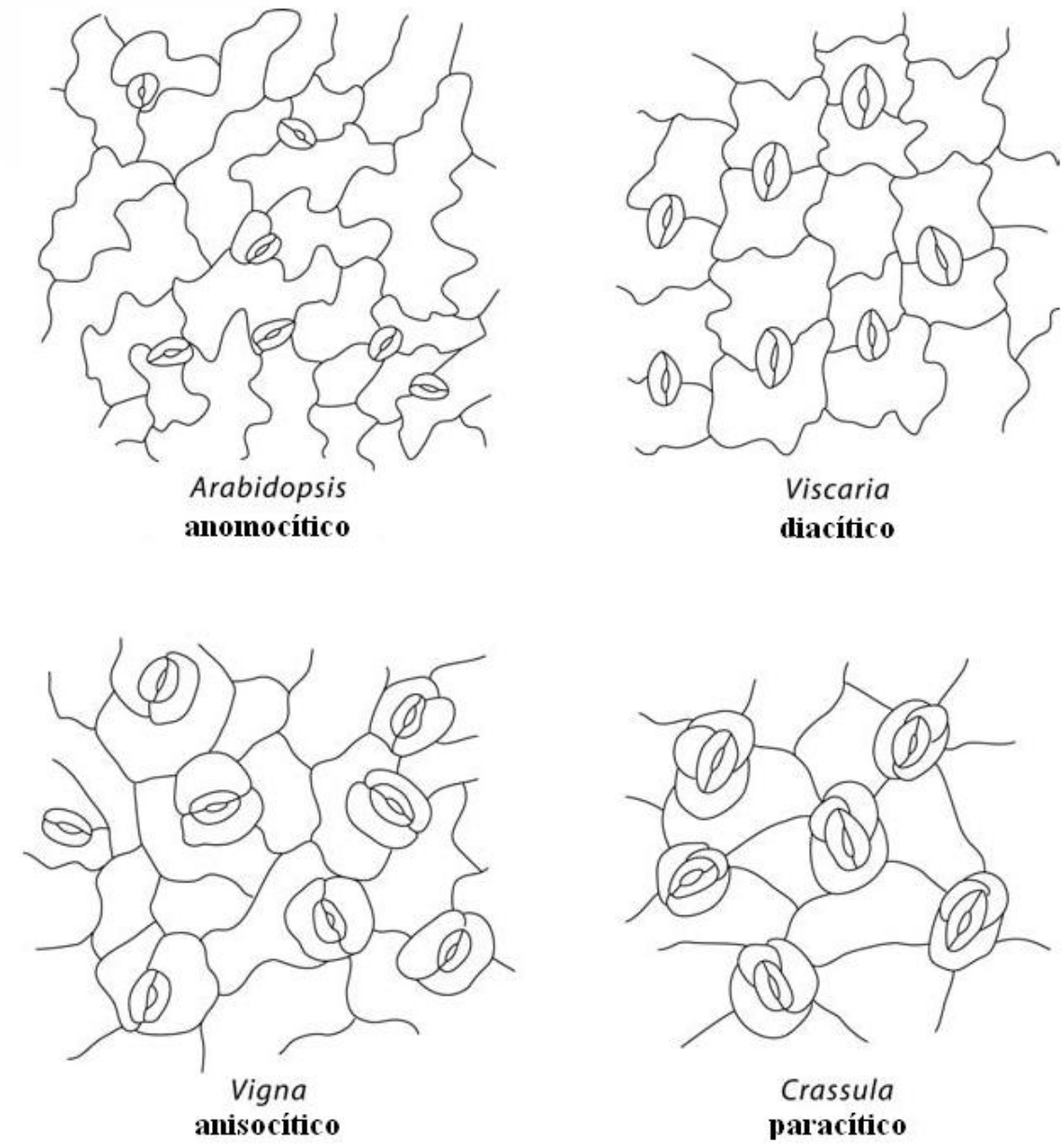



**FIGURA** 330 – Principais tipos de estomas nas eudicotiledóneas: **anomocítico** (ranunculáceo) - envolvido por um número variável de células que não diferem em formato e tamanho das demais células epidérmicas. Comum nas famílias Ranunculaceae, Geraniaceae, Capparidaceae, Cucurbitaceae, Malvaceae, Scrophulariaceae, Tamariaceae e Papaveraceae; **anisocítico** (crucífero) - circundado por três células subsidiárias de tamanhos diferentes. Comum nas Brassicaceae, Solanaceae e Begoniaceae; **paracítico** (rubiáceo) - acompanhado, de cada lado, por uma ou mais células subsidiárias posicionadas de forma que o seu eixo longitudinal fica paralelo ao eixo maior do ostíolo. Comum nas Rubiaceae, Magnoliaceae, Convolvulaceae e Mimosaceae; **diacítico** (cariofiláceo) - envolvido por duas células subsidiárias localizadas de modo que o seu maior eixo forma um ângulo recto com o eixo maior do ostíolo. Comum nas Cariofilaceae, Acanthaceae, Amaranthaceae … etc. BECK (2009).

Em certas espécies (*e.g.*, *Saxifraga* spp.) os estomas apresentam-se restringidos apenas a certas áreas da folha, como sejam as margens do limbo.

Apenas muito raramente os estomas não se encontram presentes nas folhas das plantas superiores. Trata-se sobretudo, do caso das folhas submersas de muitos hidrófitos e das folhas reduzidas a escamas de alguns saprófitos e holoparasitos.

A posição dos estomas em relação às restantes células da epiderme tem sobretudo a ver com o ambiente onde as plantas se desenvolvem. Assim:

- no caso mais geral das espécies mesofíticas os estomas encontram-se ao mesmo nível das restantes células epidérmicas;
- nos xerófitos os estomas tendem a apresentar-se **aprofundados** em relação às outras células da epiderme, em sulcos ou cavidades (**criptas estomatíferas**).
- num número reduzido de espécies, no maioria hidrófitos, como acontece, por exemplo, em *Pluchea microcephala*, os estomas apresentam-se **sobre-elevados** em relação às outras células epidérmicas e desempenham aparentemente uma função semelhante à dos hidátodos.

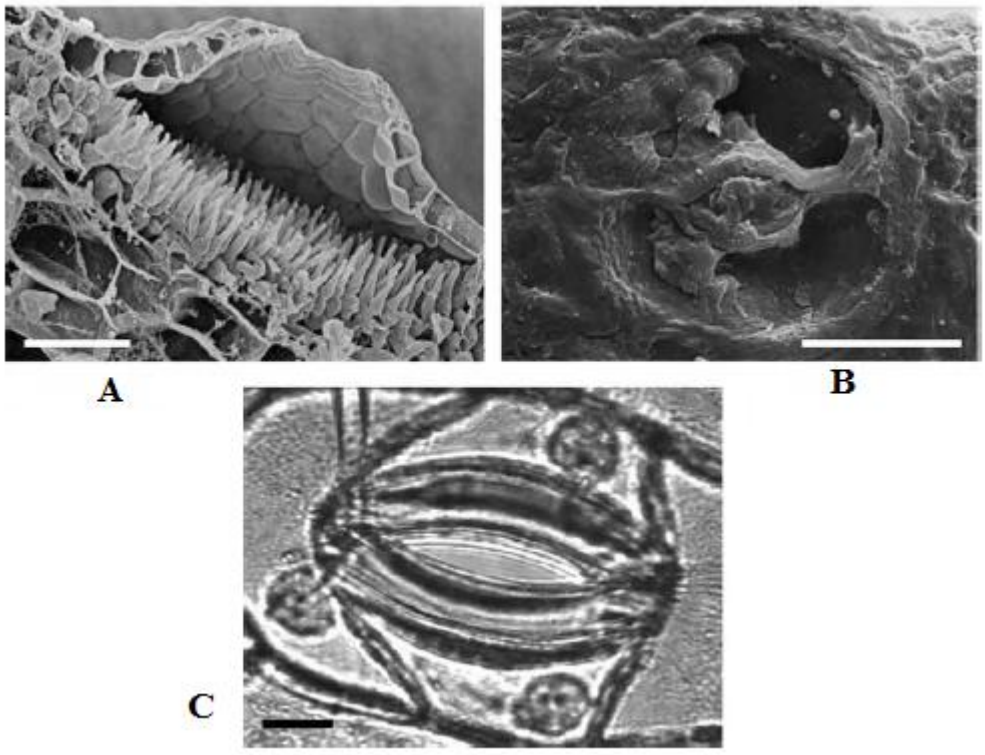



**FIGURA** 331 – Os estomas mantiveram-se morfologicamente semelhantes (mas provavelmente não de um ponto de vista fisiológico) durante milhões de anos. A, corte transversal do talo de uma hepática talosa, *Conocephalum* sp., observando-se um poro, que não é considerado verdadeiramente um estoma; B, duas células guarda de *Cooksonia pertoni*, considerada ancestral das plantas vasculares e extinta há 400 milhões de anos; C, aspecto exterior de um estoma de uma angiospérmica actual, *Tradescantia virginiana*. HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005)

As folhas de algumas espécies apresentam **hidátodos** ou **estomas aquíferos**, estruturas geralmente constituídas por duas células — que deixam entre si um **poro inactivo**, permanentemente aberto — e por um tecido subjacente, parenquimatoso sem cloroplastos e com meatos onde vão dar as últimas terminações xilémicas das nervuras, o **epitema**. Os hidátodos de algumas espécies, tanto monocotiledóneas (*e.g.*, muitas gramíneas) como eudicotiledóneas (*e.g., Vicia sepium*, *Spathodea* spp.), são desprovidos de epitema.

Embora a função primordial dos hidátodos seja permitir a perda de água no estado líquido, através de um fenómeno conhecido por **gutação** ou **exsudação**, parece existir alguma evidência experimental de que alguns hidátodos podem em certas condições ser igualmente responsáveis pela absorção de água (WILKINSON, 1989).

Embora os hidátodos tendam, por norma, a apresentar-se apenas nas margens e no ápice foliar, conforme refere WILKINSON (1989), a presença/ausência, o padrão de distribuição, a forma e o tipo de hidátodos não deixa de ter algum valor taxonómico.

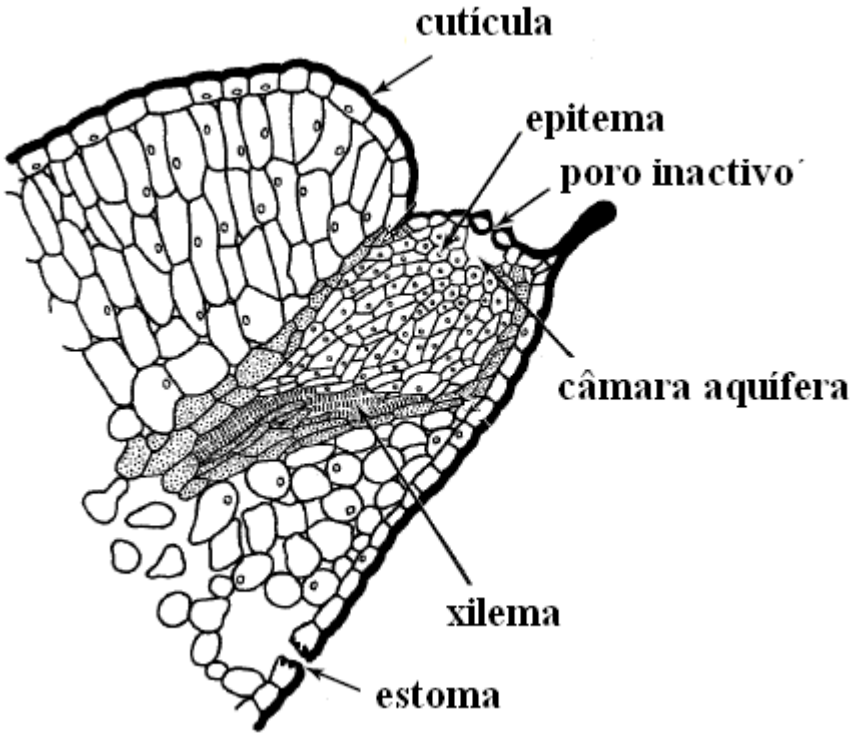



**FIGURA** 332 – Corte longitudinal da margem do limbo de uma folha de *Saxifraga* sp., onde se encontra localizado um hidátodo. A água quase pura ou em soluções muito diluídas de solutos orgânicos e inorgânicos é proveniente do xilema. Os traqueídos terminais dos feixes vasculares libertam a água nos espaços intercelulares do epitema, aí pode ocorrer algum aproveitamento selectivo de íões sempre que estejam presentes células de transferência o que ajuda à nutrição mineral das folhas. O exsudado restante sai para o exterior da planta através de um poro, normalmente inactivo, dito aquífero. METCALFE & CHALK (1989).

Sob a designação de **indumento**, incluem-se pêlos (tricomas), escamas e emergências: acúleos (de natureza epidérmica) e espinhos (de natureza interna). As plantas ou órgãos glabros não apresentam qualquer tipo de indumento, enquanto as glabrescentes apresentavam inicialmente indumento mas perderam-no.

Os apêndices de origem epidérmica, comummente denominados tricomas, podem ser muito variáveis. Podem ser uni ou multicelulares (ramificados ou não) e são normalmente classificados em glandulares e não-glandulares.

As paredes dos tricomas normalmente são celulósicas, mas podem espessar-se e sofrer lenhificação, impregnação com sílica e/ou carbonato de cálcio. O conteúdo dos tricomas é diversificado, podendo conter cloroplastos, cistólitos e outros cristais. Os mais complexos em conteúdo são os tricomas glandulares.

Alguns dos tricomas não secretores mais notáveis são: a) as fibras de algodão, tricomas unicelulares que revestem o tegumento da semente, e que desenvolvem uma parede espessada quase inteiramente celulósica; b) os tricomas peltados, das bromeliáceas epífitas capazes de absorver água e sais da atmosfera;

Os tricomas glandulares estão envolvidos na secreção das mais variadas substâncias, óleos, néctar, sais, resinas, mucilagem, sucos digestivos e água.

Os tricomas glandulares estão incluídos nos tecidos secretores externos.

Os produtos de secreção podem permanecer no interior da célula, em compartimento delimitado por uma membrana (**secreção intracelular)** ou serem lançados para o exterior da célula, seja para os espaços intercelulares (**secreção extracelular endógena**) ou mesmo, para o exterior da planta (**secreção extracelular exógena**).

As plantas carnívoras desenvolvem tricomas glandulares altamente especializados, capazes de secretar mucilagem para capturar a presa e enzimas para digeri-la.

Tricomas mistos são constituídos por uma região ramificada não-glandular e uma região secretora multicelular.

As células especializadas da epiderme são aquelas que se distinguem das células epidérmicas comuns, por terem uma função adicional, além da de revestimento. São exemplo de células especializadas: a) células suberosas e silicificadas; b) células motoras; c) papilas; d) litocistos; e) células mucilaginosas; f) glândulas de sal; g) osmóforos.

Em particular no caso de algumas eudicotiledóneas, diversos órgãos vegetativos podem apresentar estruturas secretoras de néctar, **nectários extraflorais,** foliares, cotiledonares, caulinares, bracteolares, ou seja, todas as estruturas excepto as flores, e isto, para os distinguir dos **nectários florais**, que trataremos no capítulo respeitante à anatomia floral.

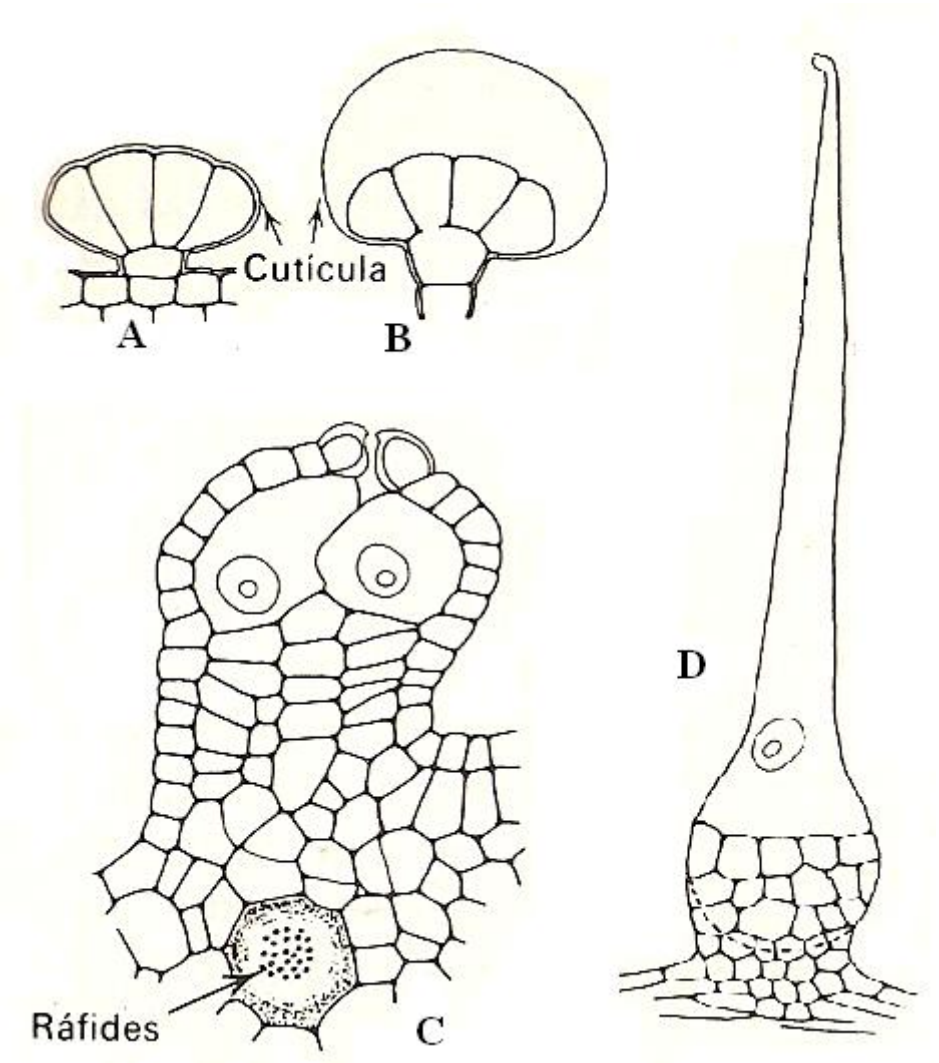



**FIGURA** 333 – Tricomas secretores: A-B, dois aspectos de um pêlo glandular foliar de *Lavandula vera*; C, glândula em forma de pérola da folha da videira (*Vitis vinífera*); D, pêlo urticante da urtiga (*Urtica urens*). A parte basal, mais volumosa, fica envolvida pela epiderme. A parte superior é bastante alongada, com uma vesícula esférica na extremidade. Em contacto com a pele, a extremidade rompe-se, formando uma cunha que penetra facilmente na pele onde o líquido urticante é injectado pela pressão exercida na parte terminal. Adap HALLAHAN & GRAY (2000).

Os **nectários foliares** são constituídos por meros pêlos secretores de néctar (liquido açucarado, com a função de atrair os insectos polinizadores) ou então por glândulas epidérmicas, mais ou menos organizadas. A sua disposição ocorre preferencialmente na página inferior do limbo, por cima das nervuras ou nos ângulos formados por estas, na ráquis ou no pecíolo.

As folhas também podem apresentar **domácias**, ou seja, transformação de partes da folha que possibilitam abrigo a pequenos animais, em particular formigas.

As domácias foliares, apenas podem ocorre na página abaxial do limbo e podem constar de: tufos de pêlos *(e.g., Alnus glutinosa);* pequenas cavidades *(e.g., Macaranga domatiosa);* pequenos sacos *(e.g. Dysoxylum fraseranum);* criptas *(Conocarpus lancifolius);* ou ainda serem constituídos pelas margens revolutas do limbo *(e.g., Oreomunnea pterocarpa).*

Desde muito cedo se colocou a questão de saber até que ponto as domácias são formações espontâneas ou antes resultam da resposta a um estado patológico, consequência, por exemplo, de picadas de insectos, como acontece com as cecídias. Segundo WILKINSON (1989) se é certo que a generalidade das domácias são determinados geneticamente e a sua formação processa-se mesmo na ausência do hospedeiro, existem no entanto algumas situações em que não parece confirmado que assim seja.

As domácias têm uma importância taxonómica não desprezível.

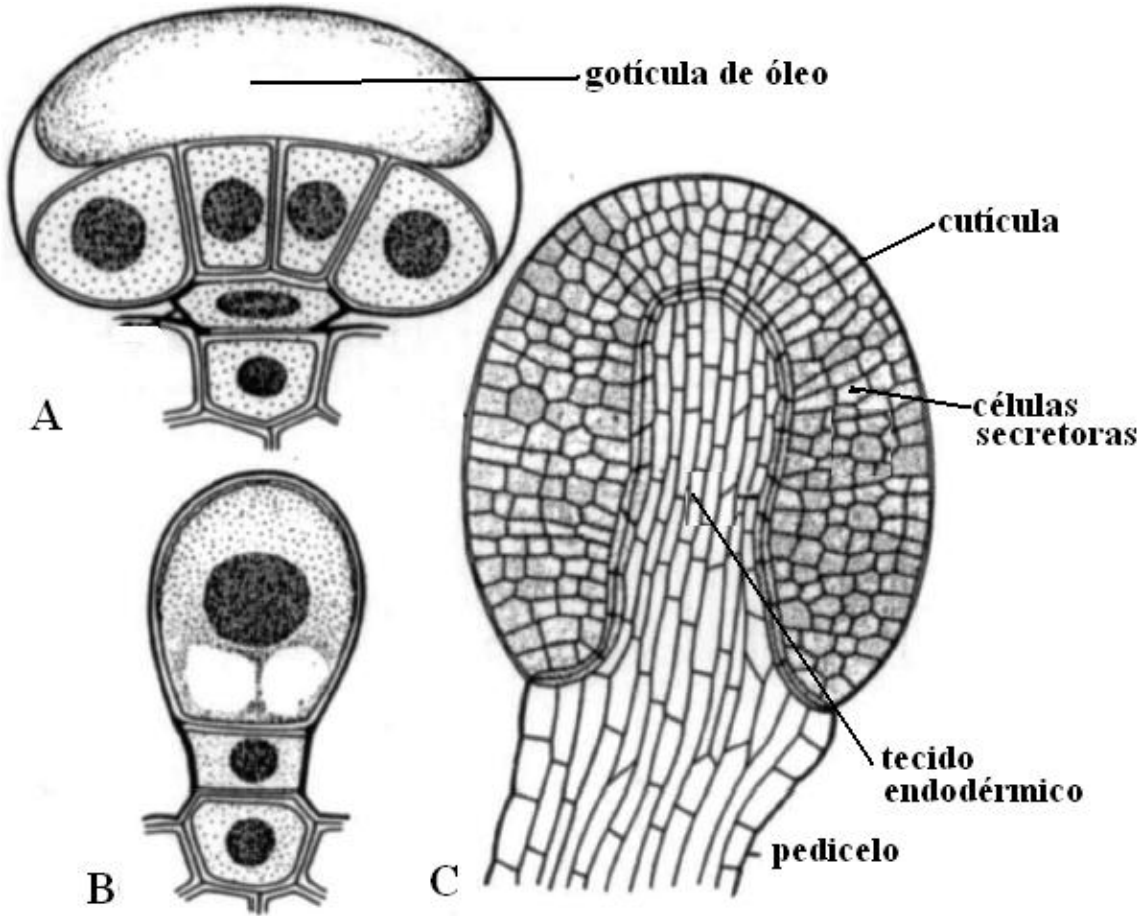



**FIGURA** 334 – Tricomas secretores de compostos lipofílicos: A-B, tricomas secretores de óleos essenciais de *Mentha piperita*. A, pêlo peltado; B, pêlo capitado; C, corte longitudinal de um pêlo secretor de terpenos, de *Plumbago capensis*. HALLAHAN & GRAY (2000).

A estrutura anatómica da folha, varia com alguma constância com os grupos vegetais considerados e, na própria folha, consoante se trate da bainha, do pecíolo ou do limbo.

Por esta razão, e no intuito de tornar mais clara a exposição, passamos a abordar os principais tipos estruturais e algumas formas particulares de adaptação da folha.

## — MESÓFILO

Nas folhas dos espermatófitos o tecido fotossintético pode ser constituído por:

- **parênquima clorofilino em paliçada**, com células alongadas muito ricas em cloroplastos e deixando entre si pequenos espaços intercelulares;
- **parênquima clorofilino lacunoso (esponjoso)** constituído por células mais irregulares, menos ricas em cloroplastos e deixando entre si lacunas relativamente grandes.
- **clorênquima encaixado**, em que as paredes celulares apresentam pregas para o interior, para aumentar o arejamento intercelular, encontrando-se os cloroplastos alinhados ao longo destas invaginações. As folhas de muitas gimnospérmicas apresentam este tipo particular de parênquima clorofilino.

Alguns autores distinguem ainda dois outros tipos de parênquima clorofilino (APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006):
- o **clorênquima regular** constituído por células de formato pouco variável, normalmente arredondadas; em que o tecido toma um aspecto muito homogéneo (*e.g.*,Velloziaceae);
- o **clorênquima braciforme,** cujas células apresentam grandes projecções laterais que formam "braços" que conectam células adjacentes, delimitando lacunas. Este parênquima pode ocorrer no mesofilo de algumas espécies de Bromeliaceae e Cyperaceae, mas também é muito comum nos diafragmas que interrompem as lacunas aeríferas de muitas plantas aquáticas.

O tecido de sustentação do limbo compreende normalmente colênquima, distribuído ao longo e em volta das nervuras de maior porte; por vezes, algum esclerênquima acompanha os feixes vasculares; e é claro os próprios feixes vasculares (nervuras) constituem uma estrutura de suporte.

O tecido vascular é constituído por feixes (nervuras) que pela sua disposição característica formam um sistema reticulado de nervuras, caso da nervação peninérvea ou palminérvea da generalidade das eudicotiledóneas, ou então existe um sistema de nervuras paralelas todas sensivelmente com igual importância e apenas interligadas por finas anastomoses dos feixes, caso da nervação paralelinérvea da generalidade das monocotiledóneas.

## — BAINHA DOS FEIXES

Tanto nas folhas das monocotiledóneas como das eudicotiledóneas os feixes de maior diâmetro apresentam-se normalmente envoltos numa bainha de parênquima frequentemente pobre em cloroplastos, a **bainha do feixe**. Nalguns casos, em particular nas folhas com uma menor densidade de nervuras, as células da bainha do feixe prolongam-se pelo mesófilo, chegando a atingir a epiderme e constituindo as **extensões da bainha do feixe**. A sua ocorrência parece compensar uma menor densidade de feixes e a sua função é de transportar água em direcção à epiderme (ESAU, 2002). Nalguns casos as células da extensão da bainha do feixe são colenquimatosas colaborando assim como tecido de suporte para manter a estrutura da folha.

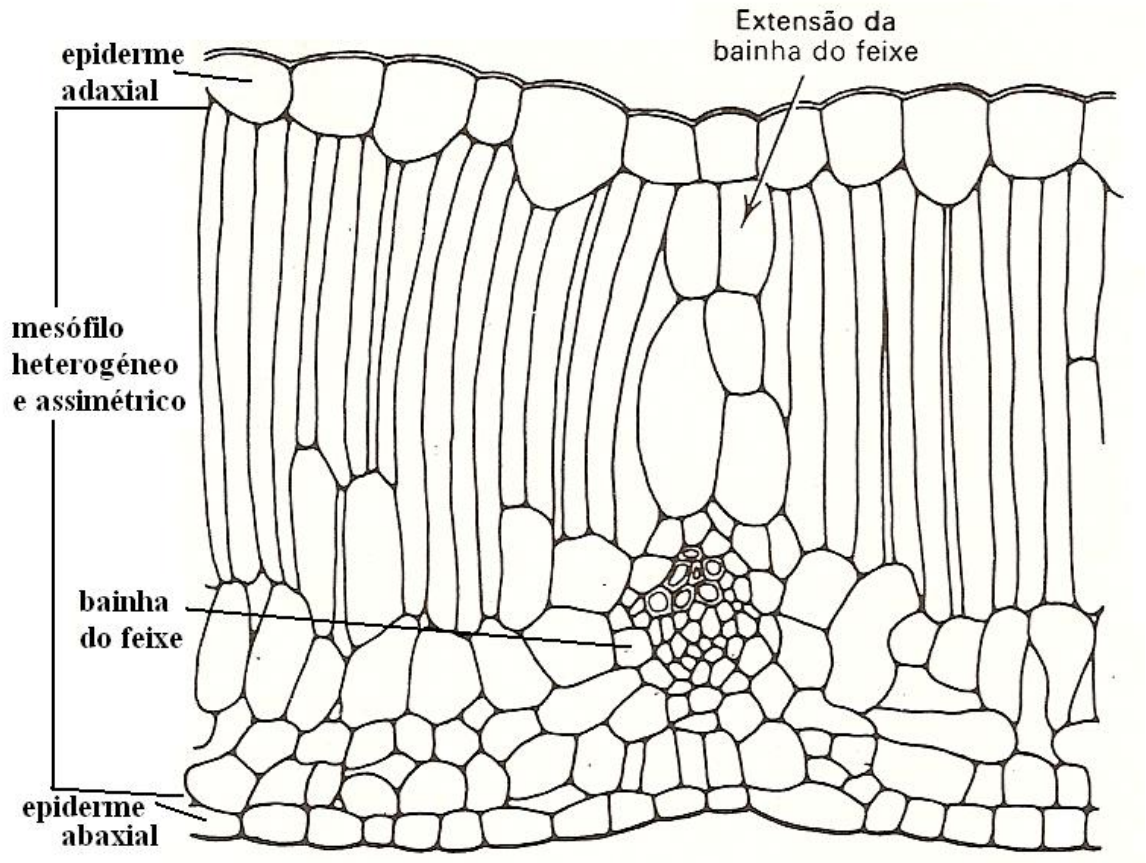



**FIGURA** 335 – Cortes transversal de uma folha de *Acer platanoides*, observando-se a **extensão da bainha do feixe** que liga a bainha do feixe à epiderme adaxial. Trata-se de uma folha dorsiventral, típica das eudicotiledóneas em que o mesófilo é heterogéneo e assimétrico. ESAU (2002).

Nas eudicotiledóneas, a bainha dos feixes é normalmente unisseriada e constituída por células parenquimatosas, tão ricas em cloroplastos quanto as restantes células do mesófilo; pouco ricas em cloroplastos, ou; desprovidas de cloroplastos. Nalgumas eudicotiledóneas, em particular nas Winteraceae a bainha do feixe é constituída por esclerênquima.

Nas monocotiledóneas, a bainha tanto pode ser unisseriada como bisseriada. No primeiro caso a bainha é normalmente constituída por células parenquimatosas de paredes delgadas, o mesmo acontecendo com a camada externa, no caso das bainhas bisseriadas.

Nalgumas espécies, nomeadamente algumas gramíneas, por dentro da bainha parenquimatosa, pode observar-se uma **bainha do mesostoma**, constituída por células pequenas e de paredes espessadas com suberina que tem sido considerada como uma endoderme já que em muitos casos se podem observar espessamentos em bandas de Caspary. Esta bainha do mesostoma pode rodear todo o feixe ou apenas a parte xilémica ou floémica. Nos feixes terminais, de menor diâmetro, ela pode não ser perceptível.

Segundo ESAU (2002), a bainha do feixe da folha pode ser considerada uma endoderme enquanto o mesófilo da folha corresponde ao córtex do caule. Em apoio desta afirmação observa-se:

a) bainha do feixe com estrias de Caspary em *Zea mays*;
b) bainha amilífera, em inúmeras espécies, nalguns casos com bandas de Caspary;
c) nas gramíneas e ciperáceas com fotossíntese C4, a endoderme, espessada, corresponde à bainha de mesostoma.

No limbo de algumas eudicotiledóneas, a endoderme pode não constituir uma bainha bem individualizada em torno da nervura principal sendo melhor observável sobretudo no pecíolo (bainha amilífera). As extensões da bainha dos feixes quando ocorrem são consideradas por alguns autores como expansões da endoderme (ESAU, 2002). Segundo estes mesmos autores, o periciclo, nas folhas, em geral, apresenta-se constituído por fibras que envolvem os feixes condutores. Mas, noutros casos o periciclo, interno à bainha do feixe, é parenquimatoso e pode apresentar cloroplastos. E, em muitas gimnospérmicas, como em *Pinus*, o periciclo dá origem ao tecido de transfusão, formado por células parenquimatosas e traqueídos.

De um modo geral é mais fácil observar o periciclo no pecíolo e nas nervuras principais das folhas do que nas nervuras secundárias.

Nas nervuras menores as células parenquimatosas dos tecidos vasculares são relativamente grandes. No floema, as células companheiras apresentam protoplasma denso e numerosos plasmodesmos interligam estas células aos elementos crivosos. Essas células e as demais células de parênquima floémico, são designadas por alguns autores, por **células intermediárias**, pois estabelecem a comunicação entre o mesófilo e os elementos crivosos na translocação de metabolitos. Estão relacionadas com a transferência de solutos para os elementos crivosos, seja de produtos da fotossíntese, seja dos produtos transportados pelo xilema até às folhas. Nesta perspectiva, as **células de transferência** presentes em muitas eudicotiledóneas, são um caso particular de células intermediárias que apresentam invaginações nas paredes celulares.

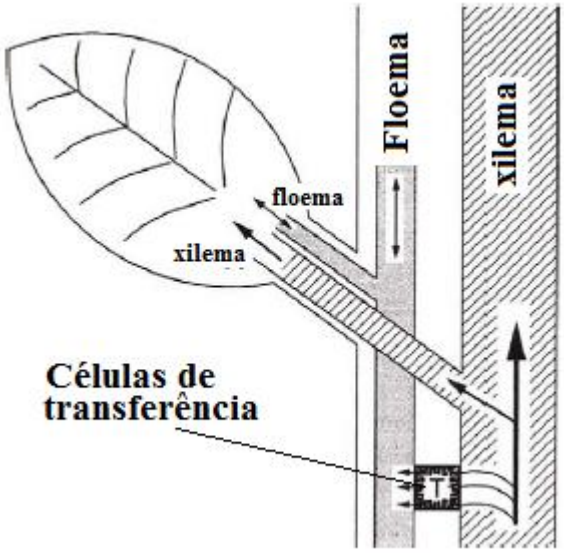



**FIGURA** 336 – O transporte a longas distâncias é levado a cabo pelo xilema (circulação ascendente de seiva bruta) e floema (circulação ascendente e descendente de seiva elaborada). O transporte a curtas distâncias interligando xilema e floema é também levado a efeito pelas células de transferência (T). HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005)

# 8.2. TIPOS ESTRUTURAIS

Na generalidade das eudicotiledóneas, as folhas têm uma nervura principal (que tem continuidade no pecíolo), e inúmeras ramificações secundárias, constituindo um padrão conhecido por nervação reticulada (peninérvea e palminérvea).

Na maioria das monocotiledóneas, os tecidos vasculares das folhas, têm dimensões semelhantes, constituindo-se como nervuras paralelas.

Nas gimnospérmicas, as folhas são muito frequentemente uninérveas.

Tal como acontece com o caule e com a raiz, a folha compreende os mesmos três sistemas de tecidos: o sistema dérmico, com origem na protoderme, e que constitui a epiderme que reveste toda a superfície foliar; o sistema fundamental, que se origina do meristema fundamental e constitui o mesofilo foliar e o córtex da nervura principal e do pecíolo; e o sistema vascular, que se origina do procâmbio e constitui os tecidos vasculares das nervuras.

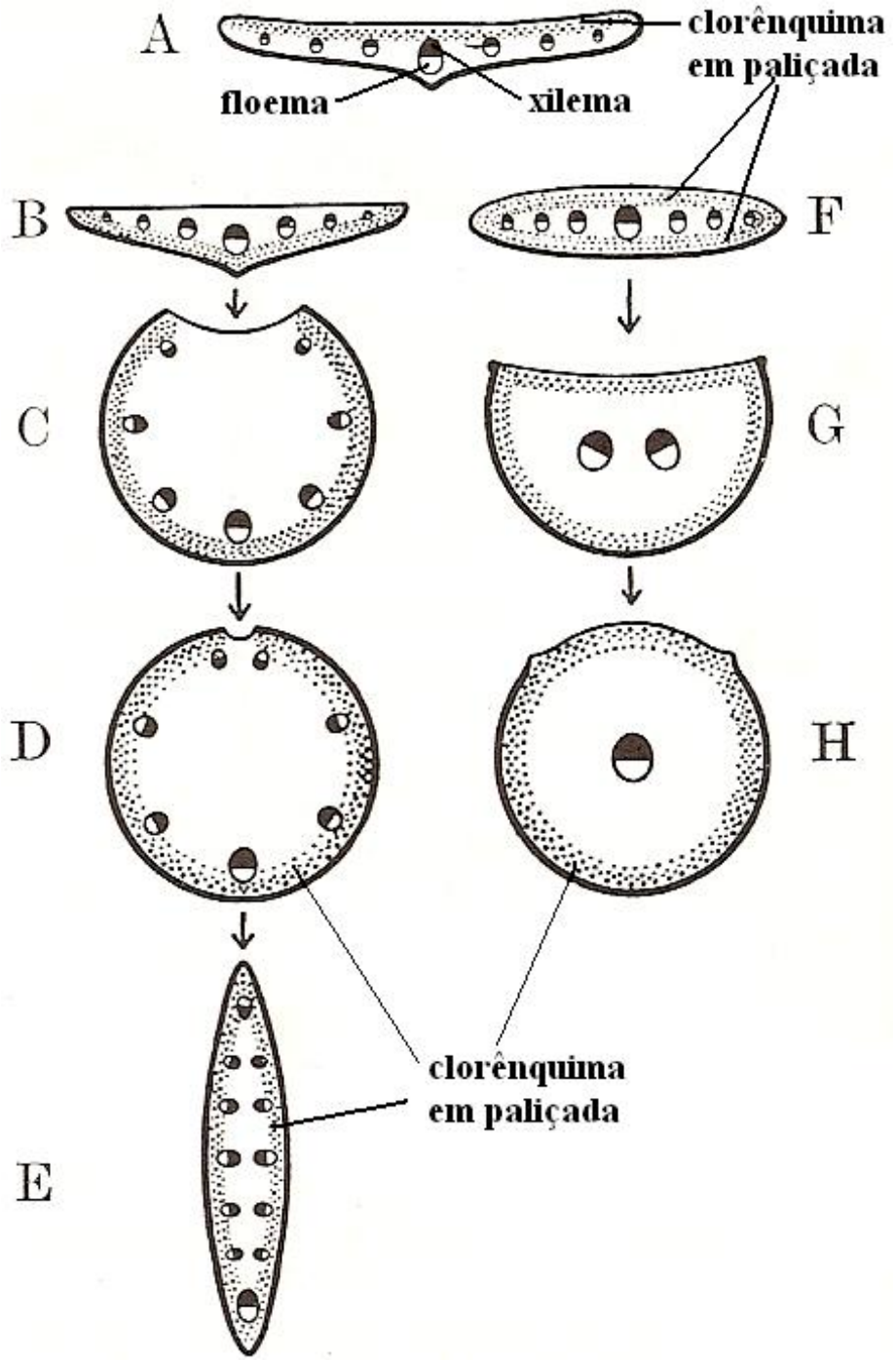



**FIGURA** 337 – Cortes transversais de diversos tipos de folhas: A, folha plana bifacial, o tipo de folha mais comum entre as plantas vasculares; B, folha plana bifacial, mas invertida ou seja com o mesófilo em paliçada para a página inferior (e.g., *Allium ursinum*); C-D, folhas cilíndricas, unifaciais (*e.g., Allium sativum, Juncus effusus*); E, folha plana, unifacial (*e.g., Iris* ); F, folha plana equifacial; G, folha acicular, equifacial (*e.g., Pinus* ); H, folha cilíndrica, equifacial (*e.g., Sedum album*). O parênquima clorofilino em paliçada encontra-se representado, a ponteado. STRASBURGER *et al.* (1994).

# 8.2.1. EUDICOTILEDÓNEAS

O pecíolo é a região foliar mais semelhante do ponto de vista estrutural ao caule.
É geralmente possível observar no pecíolo os seguintes tecidos:

• **PECÍOLO** (de exterior para o interior)

- **epiderme** com cutícula e estomas
- parênquima fundamental com cloroplastos
- colênquima ou esclerênquima como tecido de suporte
- **tecido vascular**, compreendendo um ou vários feixes, geralmente colaterais, em que o xilema ocorre internamente ao floema. Menos frequentemente os feixes podem ser bicolaterais *(e.g., Nerium)* ou mesmo concêntricos.

No pecíolo, consoante os casos, xilema e floema podem apresentar-se associados na forma de:

**a**) um ou vários feixes vasculares, dispostos como um crescente lunar, como acontece na maioria das gamopétalas (rosáceas arborescentes, leguminosas..etc.);
**b**) vários feixes, dispostos na forma de um anel, como acontece nas famílias menos evoluídas; Em certos géneros *(e.g., Platanus, Vitis)* para além do anel de feixes podem ainda ocorrer interna ou externamente aquele alguns feixes adicionais.
**c**) um anel contínuo, que delimita perfeitamente uma região medular central. Trata-se de uma situação pouco frequente.
**d**) feixes dispersos no pecíolo, como acontece em *Rumex*. É o caso menos frequente.

HOWARD (1989) retomando uma classificação inicialmente proposta por De Candolle, considera como sistemas vasculares abertos a nível do pecíolo quando os feixes se dispõem na forma dum crescente lunar e sistemas fechados quando os feixes se dispõem na forma de um círculo fechado, como acontece no caule. Num mesmo pecíolo, consoante se trate da região proximal ou distal, podem nalgumas espécies ser observados os dois padrões de vascularização.

Para um aprofundamento desta matéria ver a classificação exaustiva, dos tipos de vascularização do pecíolo, proposta por METCALFE & CHALK (1989).

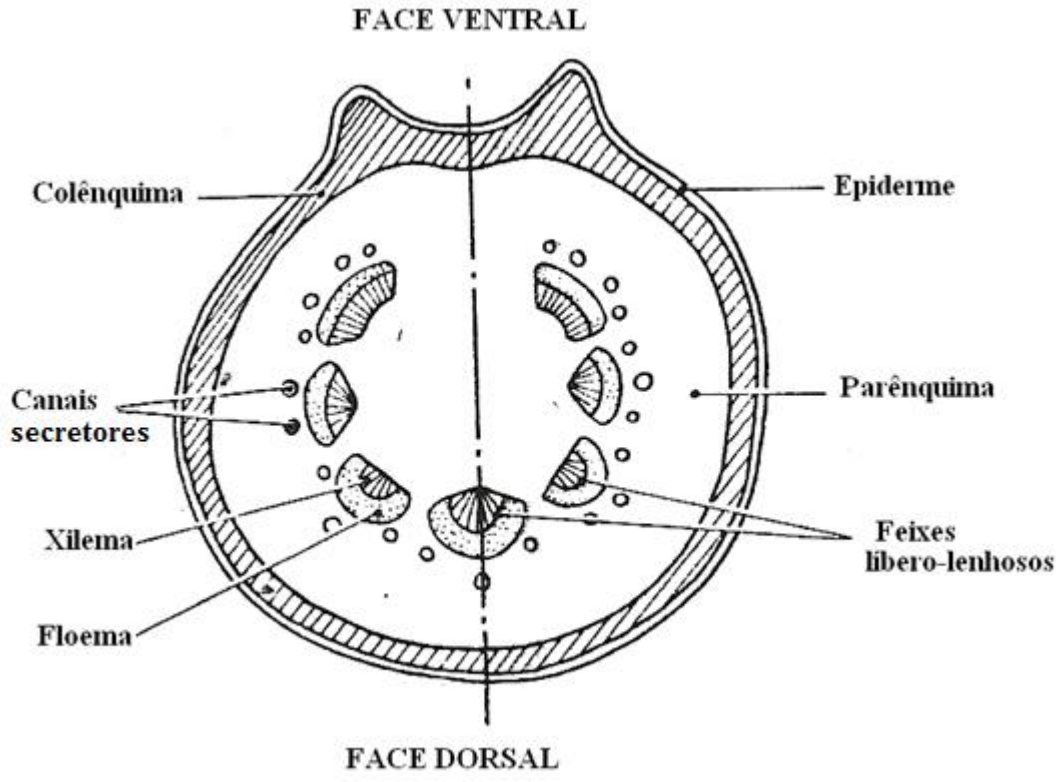



**FIGURA** 338 - Estrutura do pecíolo da hera (*Hedera helix* ). CAMEFORT (1997).

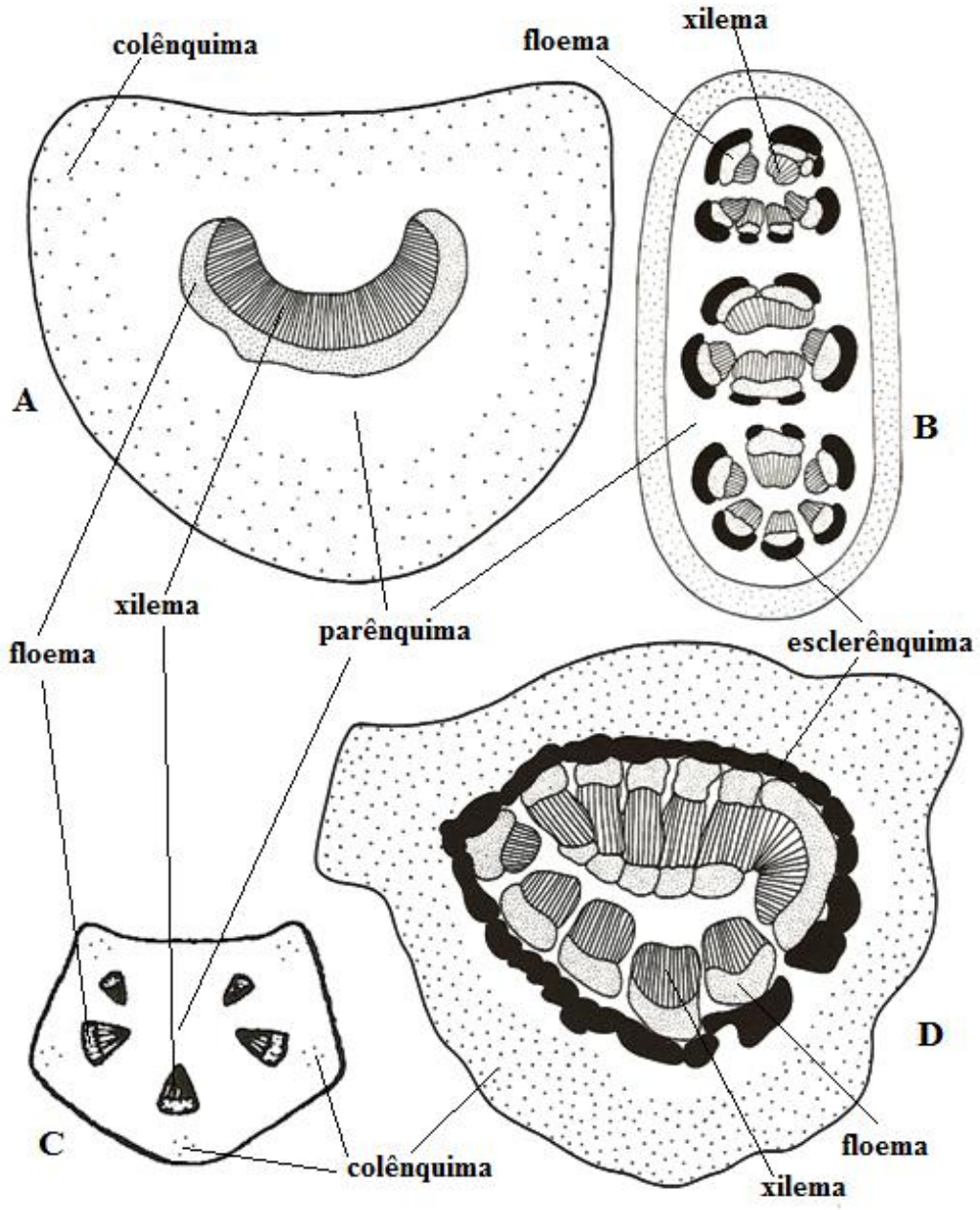



**FIGURA** 339 - Representação de quatro tipos básicos de arranjo dos tecidos vasculares e de suporte no pecíolo: A, *Ligustrum japonicum*, tecido vascular disposto na forma de um crescente lunar; B, *Populus angulata*, tecido vascular em três anéis concêntricos; C, *Platanus* sp., tecido vascular disposto num único anel descontínuo de feixes; D, *Quercus boissieri*, tecido vascular disposto num único anel contínuo. Adap. FAHN (1990).

No pecíolo, o câmbio geralmente não chega a formar-se, ou quando tal acontece, o seu funcionamento por um período bastante limitado de tempo traduz-se como regra num pequeno acréscimo de xilema e floema secundários.

Plantas com estruturas secretórias a nível do caule (laticíferos, canais secretores...) continuam normalmente a apresentá-las ao nível do pecíolo.

As folhas recompostas de certas leguminosas (*e.g.*, *Mimosa pudica*, *Albizzia* spp.), apresentam na base do pecíolo assim como dos pecíolulos, estruturas constituídas por **células motoras**, conhecidas respectivamente pelas designações de pulvinos e pulvínulos, responsáveis pelo movimento das folhas. O encerramento e a abertura dos folíolos ocorrem naturalmente em correspondência com o fotoperíodo mas podem igualmente ser despoletados por estímulos tácteis. Na sua origem parecem estar variações no grau de turgescência das células que constituem o pulvinos e os pulvínulos (ESAU, 2002).

## • LIMBO

-duas epidermes normalmente bem distintas pelas suas características; uma epiderme dorsal ou inferior, rica em estomas (dispersos desordenadamente), com uma cutícula como regra menos espessa e uma epiderme ventral ou superior com nenhuns ou muito poucos estomas e com uma cutícula, como regra mais espessa.

A epiderme é normalmente simples (uma só camada de células) e desprovida de cloroplastos. Contudo existem excepções, em *Nerium oleander*, por exemplo, a epiderme é múltipla e em muitas plantas aquáticas as células epidérmicas apresentam cloroplastos.

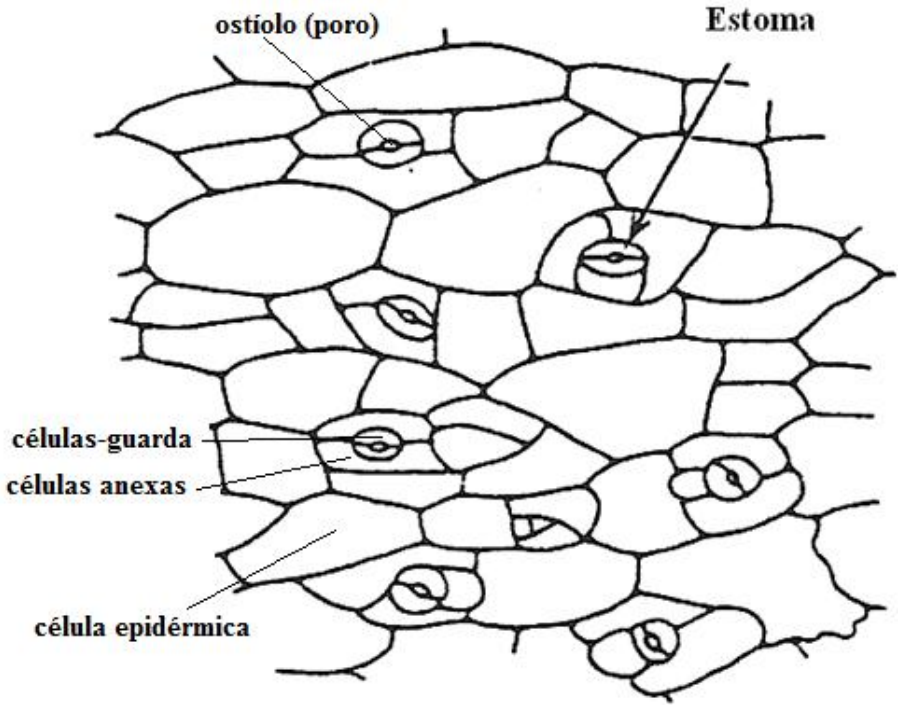



**FIGURA** 340 - Epiderme típica das eudicotiledóneas; células irregulares e estomas dispersos.

As células-guarda, que ladeiam o ostíolo ou poro, têm a capacidade de controlar a abertura e o fecho do estoma através da variação do seu grau de turgescência. O transporte de potássio entre as células-guarda e as células contíguas é um dos factores que condicionam o movimento das células-guarda. O estoma abre-se na presença de quantidades maiores do ião potássio. Durante a sua abertura, o amido desaparece do cloroplasto ao mesmo tempo que os iões potássio entram nas células-guarda; durante o encerramento do estoma, o desaparecimento do amido coincide com a perda de iões potássio. A teoria de que a menor concentração de amido contribui para o aumento da pressão osmótica nas células-guarda em consequência da formação de açúcares tem sido substituída pelo conceito de que a hidrólise do amido pode originar os aniões orgânicos associados com o aumento de potássio. Quando a célula fica túrgida, a parede anticlinal afastada do ostíolo dilata-se em direcção à célula anexa, retraindo a parede anticlinal que delimita o poro, o qual, se abre. Ao perder a turgescência, as paredes anticlinais das células estomáticas voltam à posição normal, fechando o ostíolo. TAIZ & ZEIGLER (2002).

- um **mesófilo** ou parênquima foliar, geralmente **heterogéneo e assimétrico**, compreendendo um parênquima clorofilino (clorênquima ) em paliçada para a página superior e clorênquima lacunoso para a página inferior. Estas folhas dizem-se **dorsiventrais** ou **bifaciais**.

Algumas eudicotiledóneas *(e.g., Tribulus)* apresentam um mesófilo ainda **heterogéneo, mas simétrico**, compreendendo duas bandas de clorênquima em paliçada para ambas as epidermes e ainda, por uma faixa central de parênquima lacunoso. Estas folhas têm sido designadas, por diversos autores, por folhas **isobilaterais** ou **isolaterais**.

Menos frequentemente, em certas eudicotiledóneas, como a ervilheira, o linho e a alface, entre outras, pode observar-se um mesófilo relativamente **homogéneo e simétrico**, inteiramente constituído por parênquima em paliçada. Muitos autores designam igualmente estas folhas por isobilaterais ou isolaterais.

Em *Hakea*, as folhas cilíndricas, com **simetria radial**, apresentam parênquima em paliçada a toda a volta, por baixo da epiderme. Alguns xerófitos apresentam igualmente folhas com simetria radial, mas em que o mesófilo compreende na sua maior parte parênquima aquífero.

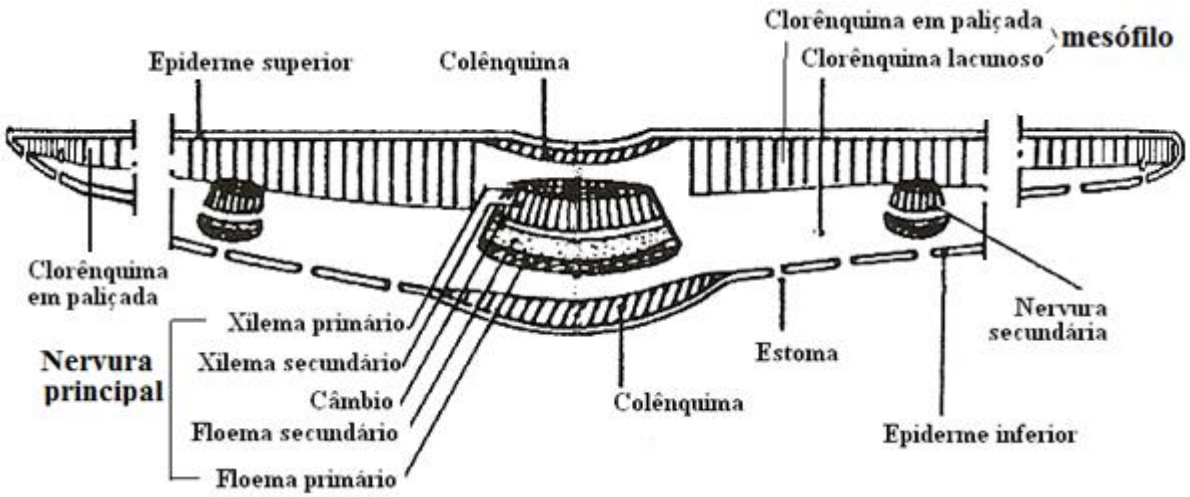



**FIGURA** 341 -Estrutura do limbo de *Ilex aquifolium*, em corte transversal, podendo observar-se crescimento secundário na região da nervura principal. CAMEFORT, 1997.

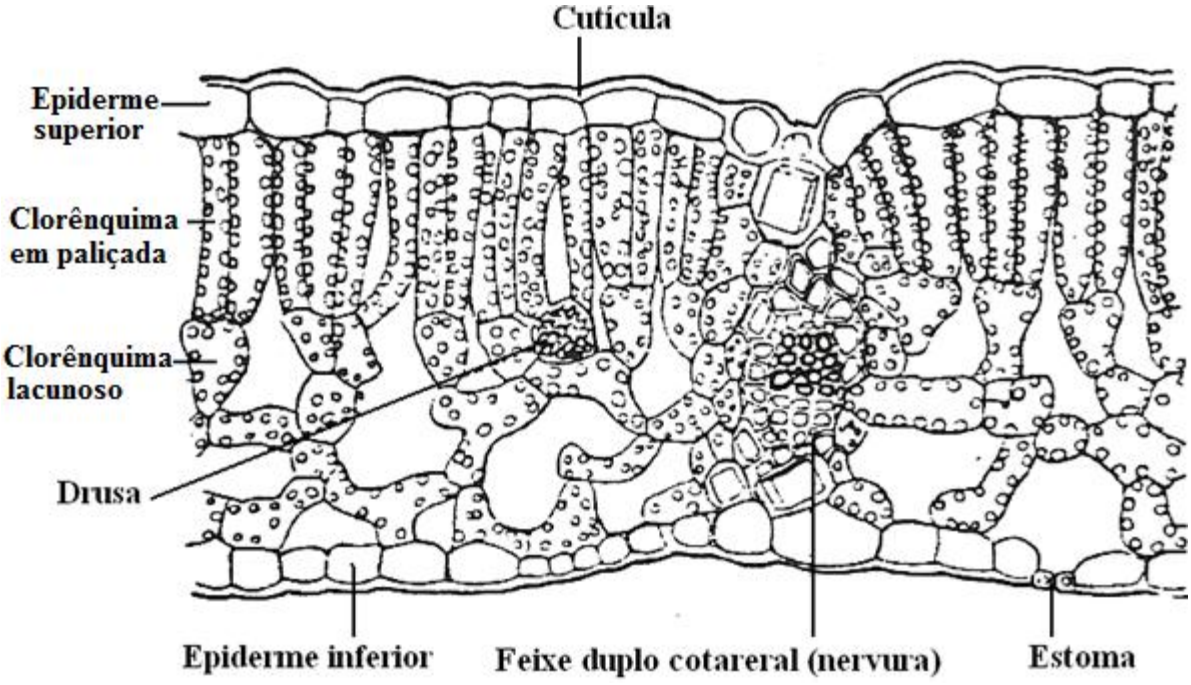



**FIGURA** 342 - Porção do corte transversal de uma folha dorsiventral, com mesófilo heterogéneo e assimétrico de *Fagus sylvatica*. FAHN, 1990.

**FIGURA** 343 – Dois tipos básicos de nervação: aberta e fechada. Na nervação aberta as últimas terminações das nervuras não apresentam anastomoses com as nervuras vizinhas terminando livremente no mesófilo. Na nervação do tipo fechado não existem terminações livres de nervuras já que as nervuras mais pequenas apresentam anastomoses (ligações) com as nervuras mais próximas.

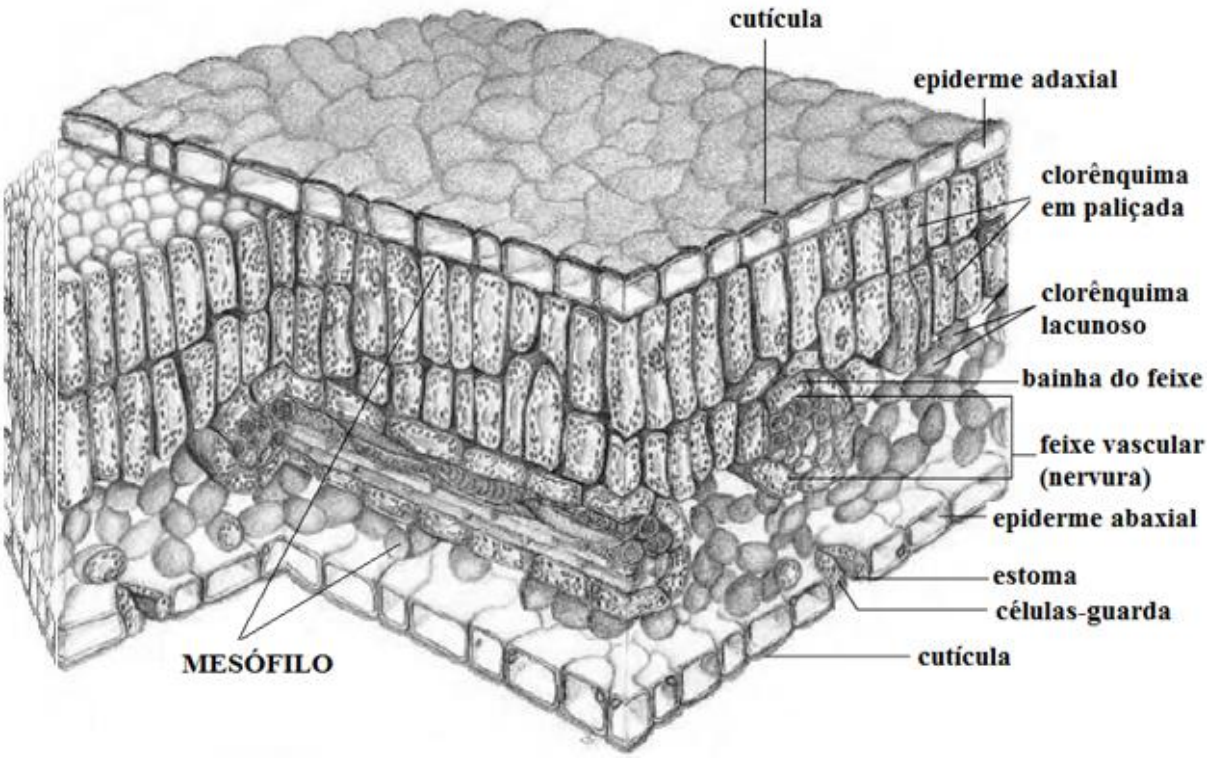



**FIGURA** 344 – Esquema tridimensional de uma folha dorsiventral de uma eudicotiledónea.

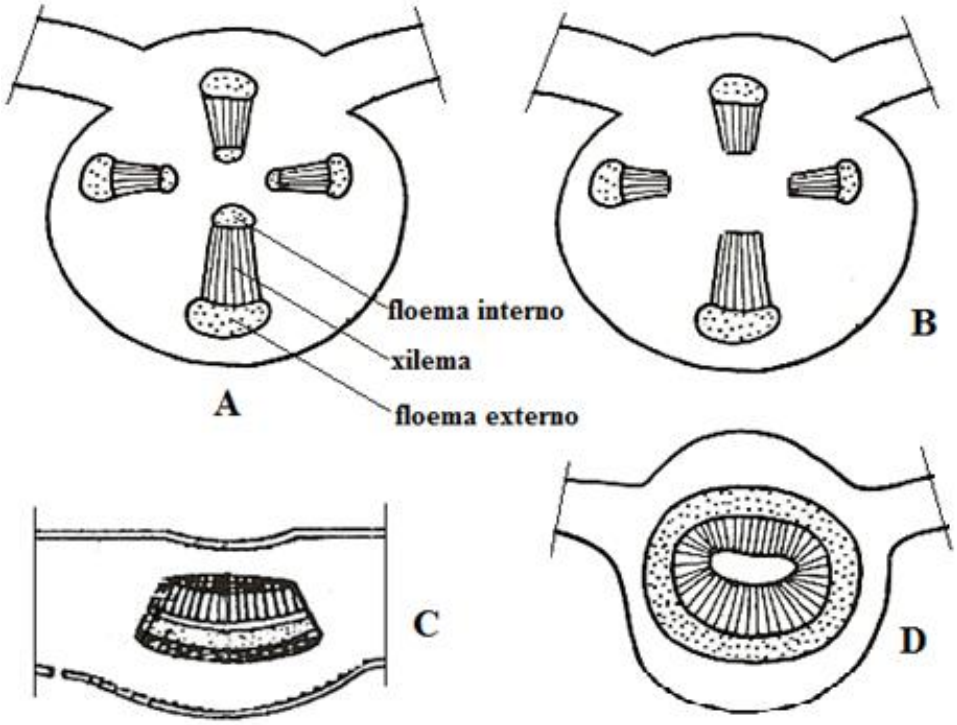



**FIGURA** 345 – Quatro tipos de organização do sistema vascular a nível da nervura principal: A, vários feixes duplos bicolaterais dispostos num anel (*e.g.*, *Cucurbita*); B, vários feixes duplos colaterais dispostos num anel; C, um único feixe duplo, colateral (*e.g.*, *Ilex*); D, um único feixe concêntrico ou vários feixes dispostos na forma de um anel contínuo (*e.g.*, *Citrus*).

- o **tecido de sustentação** do limbo compreende normalmente colênquima ao longo e em volta das nervuras de maior porte; por vezes, algum esclerênquima acompanha os feixes vasculares; e é claro os próprios feixes vasculares (nervuras) constituem uma estrutura de suporte.

- o **tecido vascular** é constituído por feixes (nervuras) que pela sua disposição característica formam um sistema reticulado de nervuras — **nervação peninérvea** ou **palminérvea**. Algumas eudicotiledóneas apresentam nervação paralelinérvea, *e.g.*, *Plantago, Geropogon, Tropogon.*

Em cada nervura, o xilema ocorre virado para a página superior e o floema para a página inferior. As nervuras de maior porte (principal e secundárias) apresentam-se normalmente salientes e á semelhança do que acontece no pecíolo podem consistir: de um único feixe com forma de crescente lunar (caso mais frequente), de vários feixes concêntricos ou mesmo dum anel contínuo de xilema e floema.

As nervuras de menor diâmetro encontram-se imersas no mesófilo, geralmente abaixo do clorênquima em paliçada e envoltas numa bainha de células parenquimatosas pobres em cloroplastos.

São as nervuras menores que desempenham importante papel na captação dos compostos orgânicos resultantes da fotossíntese das células do mesofilo. Com o aumento do tamanho das nervuras, estas tornam-se menos associadas espacialmente com o mesofilo e mais imersas nos tecidos não fotossintéticos. Assim, à medida que as nervuras aumentam de tamanho a sua função principal deixa de ser a de captação dos compostos resultantes da fotossíntese e passa a ser o transporte destes para fora da folha, seja para locais de armazenamento de reservas, seja para os locais de crescimento (meristemas).

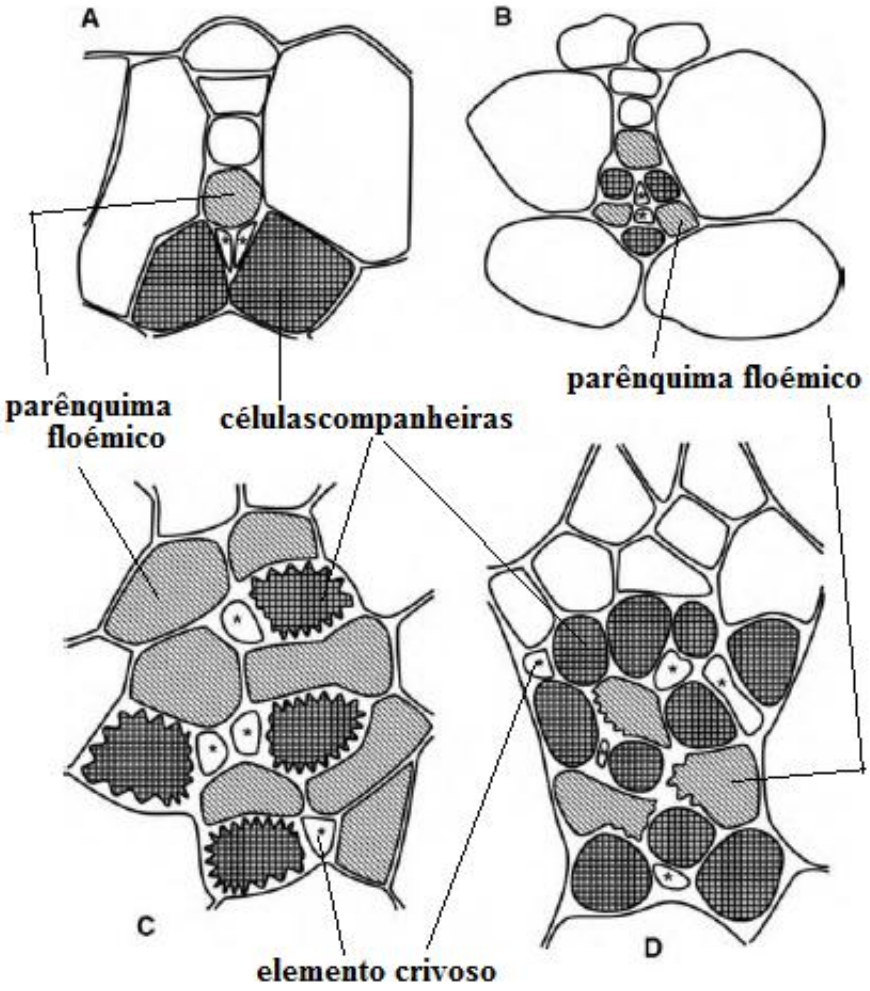



**FIGURA** 346 – Diagramas que ilustram o arranjo dos tecidos nas terminações das nervuras em *Cucurbita pepo* (A), *Nicotiana tabacum* (B), *Pisum sativum* (C), *Arabidopsis thaliana* (D). Os tecidos não referenciados dizem respeito a xilema e bainha do feixe. HOLBROOK & ZWIENIECKI (2005)

Os tecidos vasculares das nervuras raramente ficam expostos aos espaços intercelulares do mesofilo. As nervuras maiores são circundadas por células de parênquima que contêm poucos cloroplastos, enquanto que as nervuras menores geralmente apresentam-se circundadas por uma ou mais camadas de células dispostas compactamente, formando a **bainha do feixe**. Estas prolongam-se até as terminações das nervuras, assegurando que nenhuma parte do tecido vascular fique exposta ao ar dos espaços intercelulares e que todas as substâncias que entram ou saiam dos tecidos vasculares tenham de passar através da bainha. A bainha do feixe, desempenha assim uma função semelhante à endoderme nas raízes.

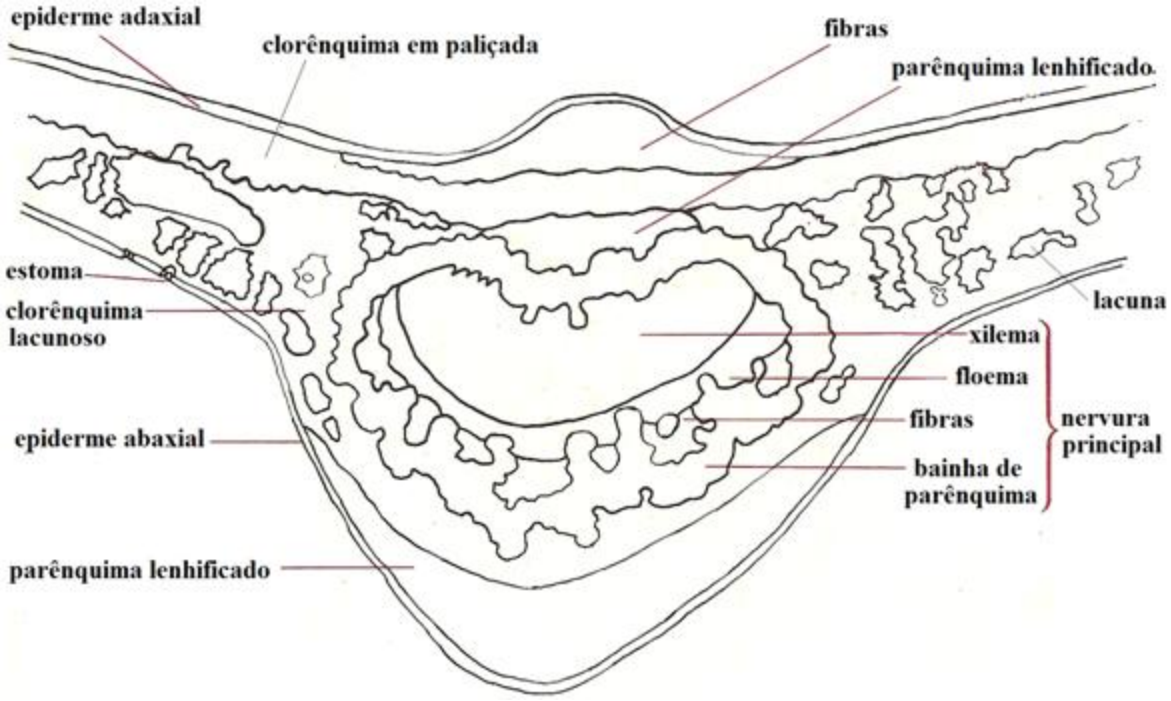



**FIGURA** 347 – Digrama de um corte transversal de uma folha de *Prunus laucerasus*. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

As últimas ramificações delimitam no mesófilo pequenas **aréolas** que normalmente se apresentam irrigadas por um número variável de terminações livres destas mesmas nervuras, normalmente constituídas apenas por traqueídos.

Nas terminações livres das nervuras da margem do limbo, existem normalmente apenas traqueídos ou alguns vasos de pequeno calibre que confinam frequentemente com o epitema dos estomas aquíferos (hidátodos).

Os feixes podem encontrar-se envoltos por bainhas constituídas por uma ou mais assentadas de células, cuja natureza e disposição, tem algum valor taxonómico METCALFE (1989). O arranjo anatómico do tipo "kranz" é tratado mais adiante.

Tal como acontece com o pecíolo, as nervuras principais podem, em raros casos, engrossar ligeiramente devido á formação dum câmbio e consequente produção de xilema e floema secundários.

No limbo de certas folhas, podem encontrar-se também elementos secretores, como sejam câmaras secretoras, como acontece, por exemplo, nos citrinos).

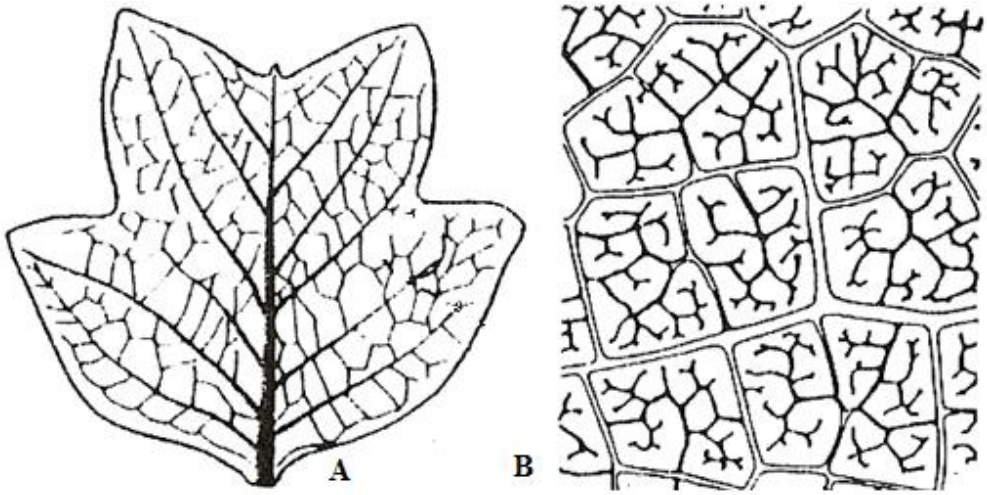



**FIGURA** 348 - Aspecto geral da **nervação reticulada** das folhas das eudicotiledóneas e pormenor das anastomoses dos feixes. As pequenas áreas do mesofilo delimitadas pelas nervuras são denominadas **aréolas**. Nenhuma célula do mesofilo está distante de uma nervura. A água e os minerais em solução são levados para a folha através do xilema; as moléculas orgânicas produzidas através da fotossíntese na folha sãotranslocadas para fora desta através do floema.

Em algumas eudicotiledóneas, na sua maioria herbáceas, nos feixes líbero-lenhosos correspondentes às últimas reticulações das nervuras, ocorrem **células de transferência**, ou seja, células de parênquima xilémico cujas paredes apresentam protuberâncias para o interior e uma membrana plasmática muito ampliada. A sua função é aumentar as quantidades de solutos translocados pelo xilema e absorvidos e passados para o floema antes de atingir as terminações das nervuras.

Relativamente à arquitectura geral das folhas das eudicotiledóneas e em particular aos vários padrões de nervação consultar METCALFE & CHALK (1989). A classificação exaustiva empreendida por estes autores relativamente aos tipos de nervação nas eudicotiledóneas tem por base fundamentalmente:

- o número, a disposição, o grau de desenvolvimento e a importância relativa das nervuras.
- o facto da nervura principal e das nervuras secundárias atingirem ou não a margem da folha.
- o padrão de ramificação das nervuras de 2ª, 3ª e 4ª ordem.

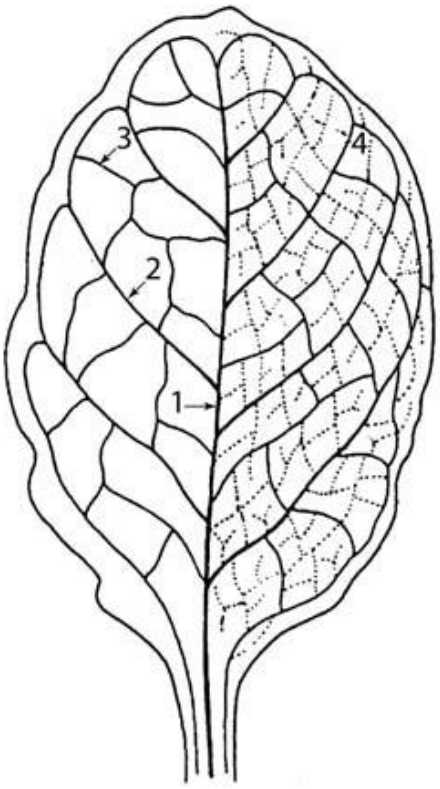



**FIGURA** 349 – Folha de *Arabidopsis thaliana*, em que é possível distinguir as nervuras de 1ª, 2ª, 3ª e 4ª ordem. BECK (2009).

# 8.2.2. MONOCOTILEDÓNEAS

Enquanto nas eudicotiledóneas as folhas se encontram, na generalidade dos casos, diferenciadas em pecíolo e limbo nas monocotiledóneas elas compreendem, na maioria dos casos, bainha e limbo:

## • BAINHA

- epiderme e parênquima com características semelhantes às do caule.
- feixes vasculares dispostos em arco bastante aberto, em que o xilema se apresenta para a página adaxial (ou interna) e o floema por fora (página abaxial ou externa).
- a lígula e as estípulas quando presentes têm estrutura semelhante.

## • LIMBO

- os **estomas** são como regra tão abundantes na epiderme adaxial (ou interna) como na abaxial (ou externa) e dispõem-se normalmente em faixas paralelas entre si.
- o **mesófilo** é geralmente homogéneo (e simétrico) apresentando-se constituído inteiramente por clorênquima em paliçada. Estas folhas dizem-se por isso **unifaciais** ou **equifaciais**.

Algumas monocotiledóneas têm no entanto folhas dorsiventrais, como acontece, por exemplo, nos géneros *Lilium* e *Allium*.

- o **tecido vascular** é constituído por muito feixes (nervuras) com disposição caracteristicamente **paralelinérvea**. Muitas vezes, a nervura média é de maior porte. As nervuras só se tornam convergentes na extremidade do limbo, encontrando-se de resto ligadas por nervuras transversais muito ténues. Algumas monocotiledóneas apresentam nervação reticulada *(e.g., Smilax, Arum).*

Cada nervura é um feixe colateral fechado em que o xilema ocorre para a página adaxial e o floema virado para a página abaxial).

As bainhas dos feixes podem ter aspectos diversos. Em certos casos, como no trigo (*Triticum aestivum* ), a bainha é dupla e compreende uma faixa de células de parede espessa, lenhificada, (fibras de esclerênquima), em contacto com o feixe e outro anel mais externo de células parenquimatosas. Noutros casos, existe apenas uma bainha parenquimatosa unisseriada.

-o **tecido de suporte** compreende colênquima e/ou esclerênquima. Muitas monocotiledóneas apresentam nas suas folhas grandes quantidades de esclerênquima, que, em alguns casos, têm importante valor comercial. Estas fibras, tanto podem apresentar-se associadas aos feixes vasculares, como ocorrerem independentes destes constituindo cordões de fibras. São designadas **fibras duras** ou **fibras-de-folhas**, em oposição às **fibras macias**, celulósicas ou apenas ligeiramente lenhificadas, moles e flexíveis extraídas do floema secundário de algumas eudicotiledóneas. No caso das fibras duras das folhas de algumas monocotiledóneas, a parte extraída e industrializada inclui geralmente todo o feixe vascular. Elas são fortemente lenhificadas, rígidas e firmes, e obtêm-se essencialmente a partir das seguintes espécies; sisal *(Agave sisalana)*, cânhamo-de-áfrica (*Sansevieria* spp.), cânhamo-da-nova-zelândia *(Phormium tenax*, outrora largamente cultivado nos Açores), falso-sisal (*Agave* spp.).

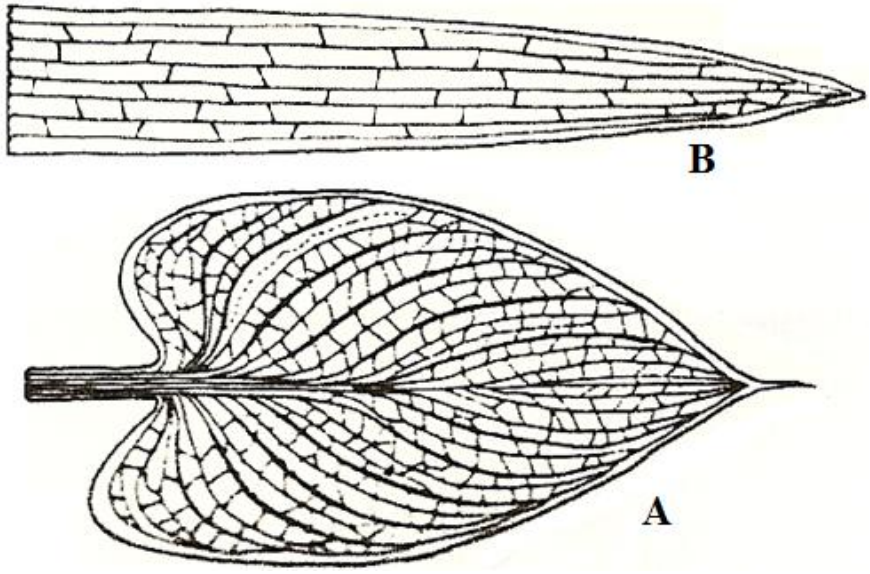



**FIGURA** 350 - Aspectos gerais típicos, da nervação paralelinérvea das folhas das monocotiledóneas: nervação curvilíneo-paralelinérvea (A) e rectilíneo-paralelinérvea (B).

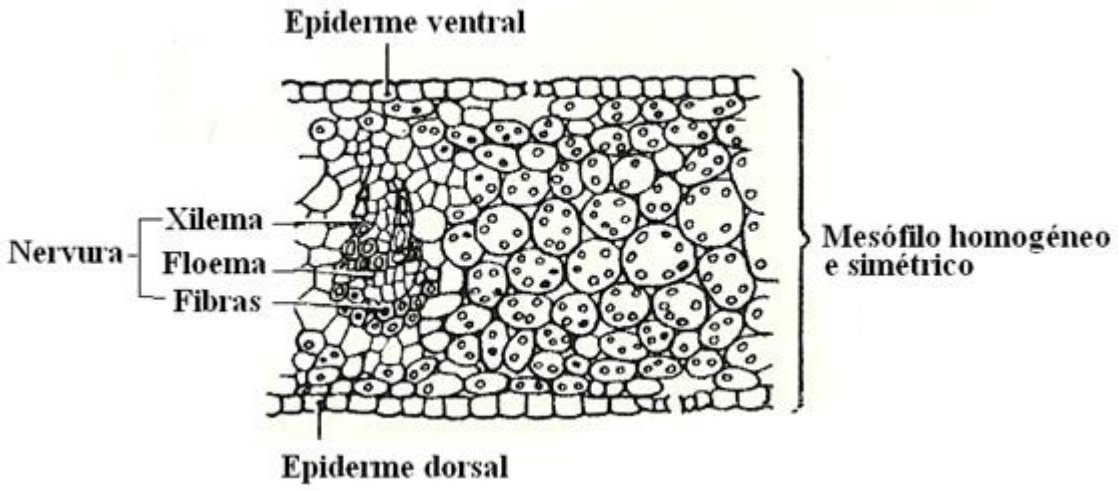



**FIGURA** 351 - Porção de um corte transversal da folha de *Convallaria* sp. CAMEFORT, 1997.

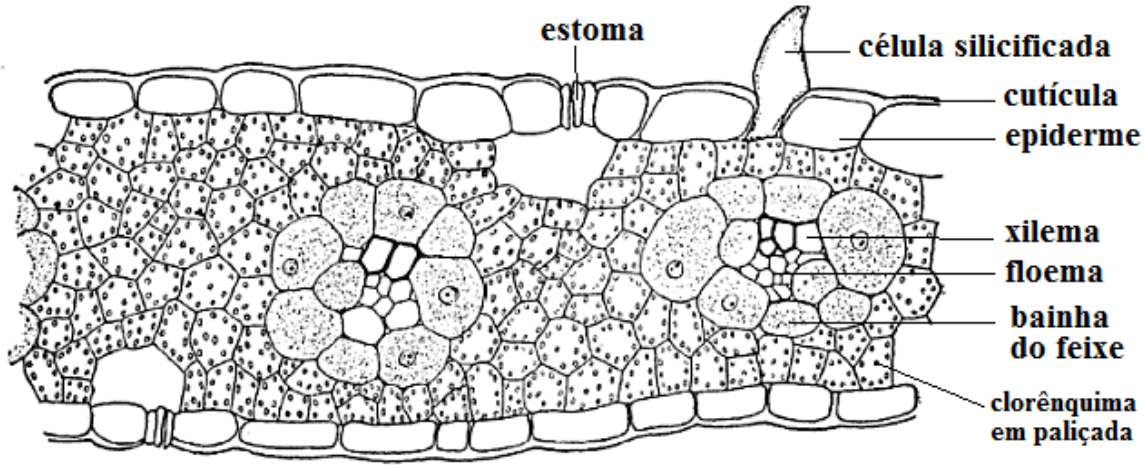



**FIGURA** 352 - Porção de um corte transversal da folha do milho, *Zea mays*, podendo observar-se um mesofilo simétrico e homogéneo, inteiramente constituído por clorênquima em paliçada

Um aspecto que importa reter é que as folhas das monocotiledóneas nunca apresentam engrossamento secundário.

Pelo seu aspecto típico convém referir alguns aspectos particulares das folhas das gramíneas:

A epiderme superior das folhas de muitas gramíneas apresenta umas células especiais, as **células motoras** que estão envolvidas no processo de enrolamento e dobramento do limbo como resposta contra a dessecação. A par destas células, podem ocorrer ainda na epiderme, **células silicificadas**, ("silica bodies") ou **suberizadas**, além de tricomas. Trata-se de células pequenas, que se encontram aos pares entre as células alongadas da epiderme. As células suberosas apresentam paredes suberizadas, o seu lúmen é altamente vacuolizado e preenchido com substâncias ergásticas. As células silicificadas possuem cristais de sílica de forma variada (circular, elíptica) no lúmen, ou a sílica pode encontrar-se depositada na parede celular. Estas células, algumas vezes, apresentam-se como **papilas**, espinhos ou tricomas e podem ser encontradas, além das gramíneas, também, nas ciperáceas e outras Liliopsida.

As papilas são pequenas projecções da parede periclinal externa das células epidérmicas, com forma bastante variada. Encontram-se na face abaxial das folhas e, quando se localizam na vizinhança dos estomas, podem possuir ramificações (*e.g., Spartina densiflora*). A função das papilas ainda é controversa. Alguns autores acreditam que as papilas possam ser eficazes a reflectir a luz quando demasiado intensa.

Os estomas são tipicamente halteriformes e dispõem-se em faixas paralelas que alternam com feixes subepidérmicos de fibras.

O mesófilo é geralmente homogéneo. Os feixes vasculares encontram-se rodeados por bainhas simples ou duplas, de parênquima ou de parênquima e esclerênquima. É frequente ocorrerem cordões de fibras (esclerênquima) entre os feixes vasculares e a epiderme ou independentes daqueles. Em muitos casos as próprias células da epiderme encontram-se esclerificadas, em bandas.

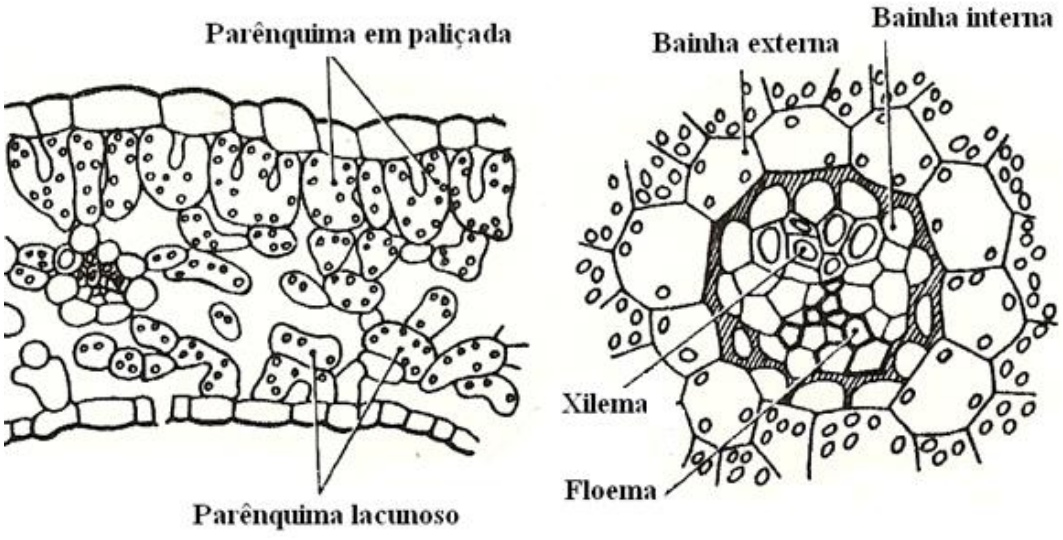



**FIGURA** 353 – Corte transversal do limbo da folha do trigo (*Triticum aestivum*) e pormenor de um dos feixes vasculares. CAMEFORT (1997).

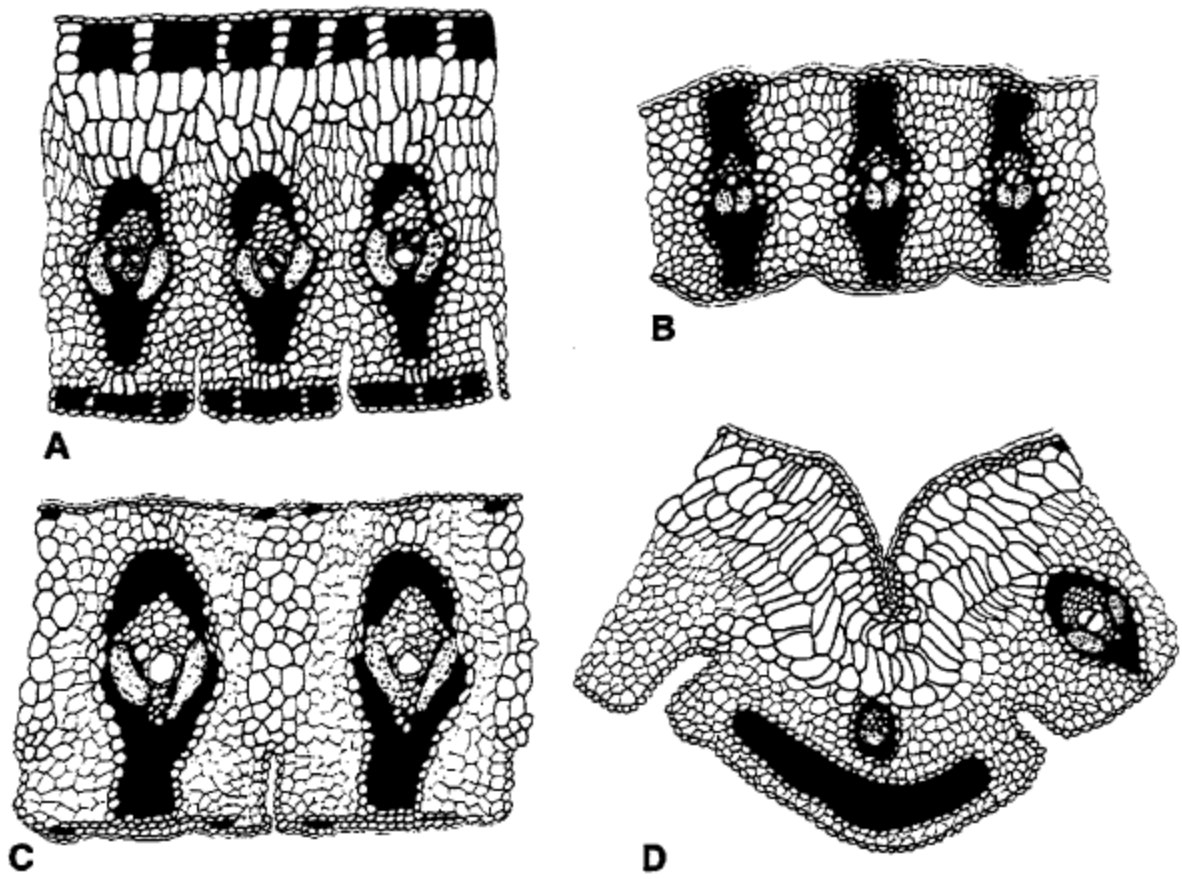



**FIGURA** 354 – Alguns aspectos da diferente distribuição do clorênquima e sobretudo dos tecidos de suporte (estereoma, representado a negro) em folhas (cortes transversais): A, *Vellozia swallenii*; B, *Barbacenia fragrans*; C, *Vellozia alata*; D, *Vellozia resinosa*.

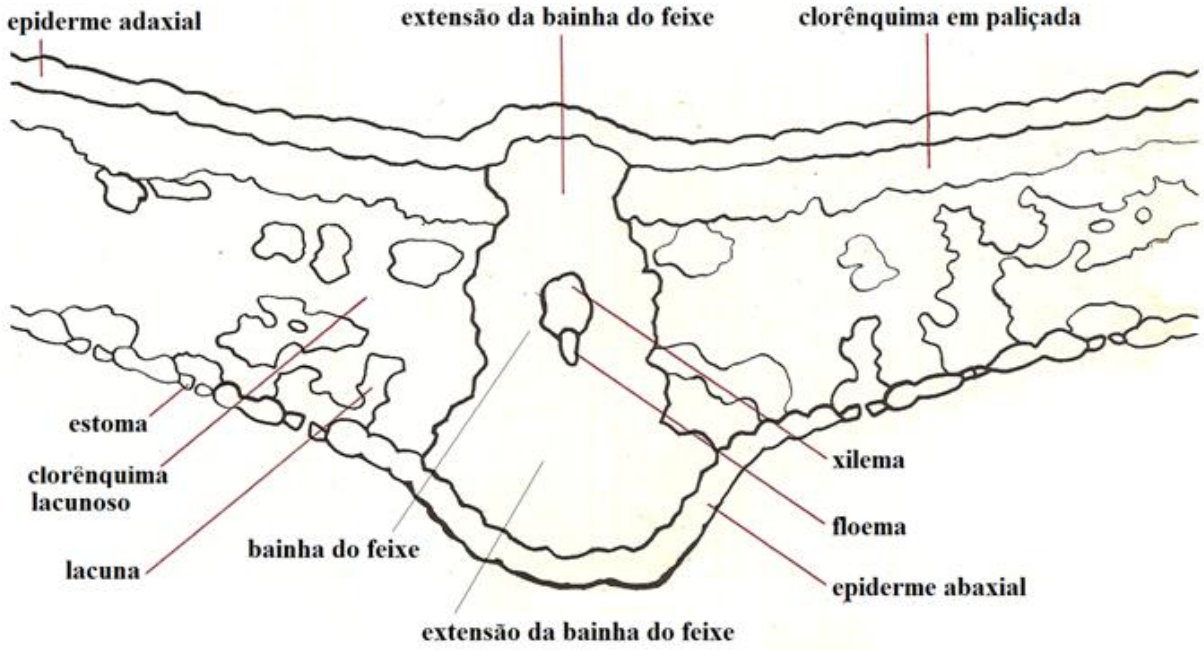



**FIGURA** 355 – Diagrama de um corte transversal de uma folha de *Lilium* sp. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

Raramente, como acontece em algumas *Xanthorhoeaceae* e *Amaryllidaceae*, as folhas podem apresentar simetria não bilateral, mas radiada.

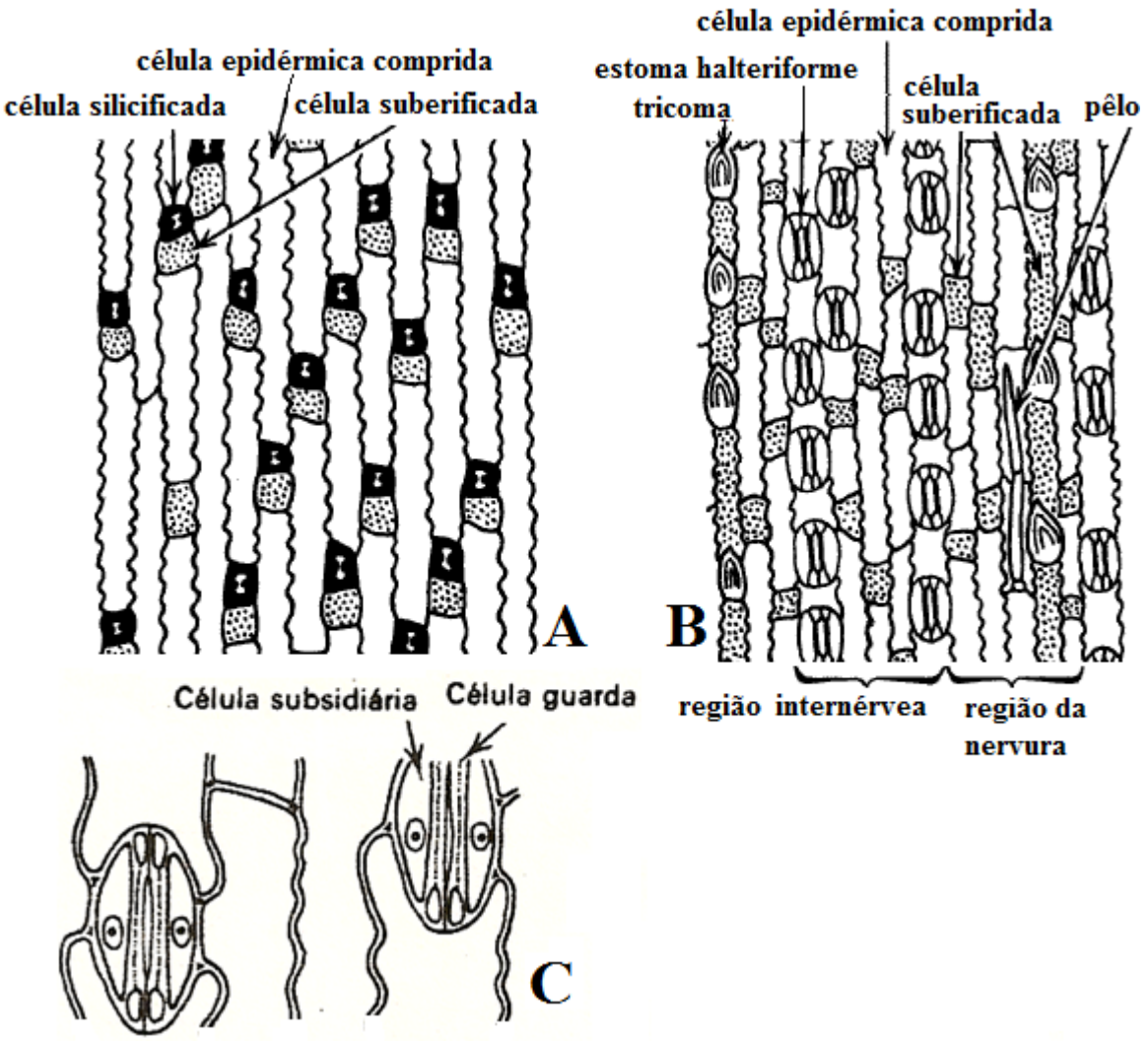



**FIGURA** 356 - Epiderme da cana-do-açúcar (*Sacharum officinarum* ): A-B, epiderme do caule com arranjo regular de células epidérmicas longas, células suberificadas e células silicificadas; A, epiderme foliar abaxial com estomas alinhados, halteriformes, células epidérmicas compridas, células suberificadas e tricomas; C, pormenor dos estomas halteriformes. Refira-se que as células estomáticas são quase sempre reniformes, e que estas células estomáticas em forma de halteres são uma das raras excepções nas plantas vasculares Notar ainda que as paredes das células estomáticas apresentam espessamento típico, mais acentuado nas proximidades da fenda, (ostíolo) que está relacionado o processo de abertura e fecho do estoma. Adap. ESAU (2002).

**FIGURA** 357 - Folha com simetria radial de *Xantthorhoea quadrangulata*. STRASBURGER *et al.* (1994).

No caso das gramíneas, atendendo às características das bainhas dos feixes e à constituição do mesófilo, GOULD & SHAW (1983) consideram com interesse taxonómico, a distinção de **6 tipos de folhas**: "tipo Poa", "tipo Bambusa", "tipo Arundinaria", "tipo Panicum", "tipo Aristida", "tipo Chloris".

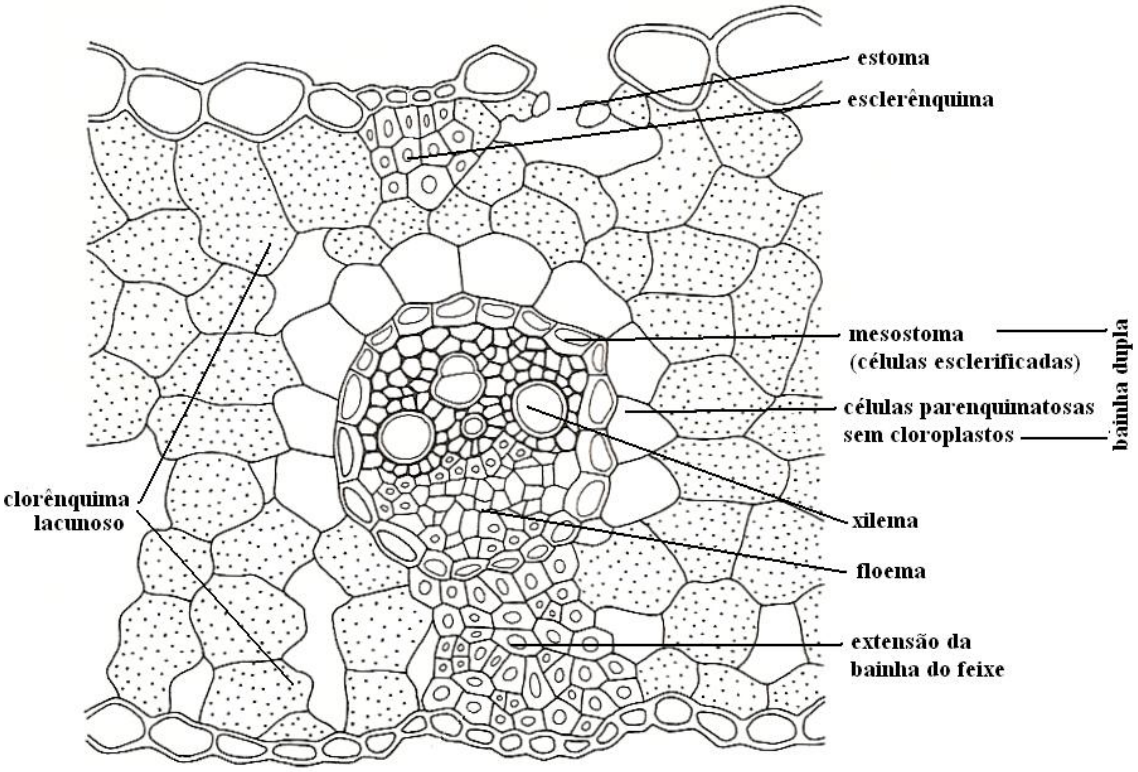



**FIGURA** 358 – Gramíneas: folha do "**tipo Poa**" - mesófilo constituído por parênquima clorofilino cujas células deixam entre si amplas lacunas. Bainha dupla. Mesostoma bem desenvolvido de células esclerificadas, que se prolonga através duma extensão da bainha até à epiderme inferior. A envolver o mesostoma observa-se uma bainha descontínua de células parenquimatosas desprovidas de cloroplastos. GOULD & SHAW (1983).

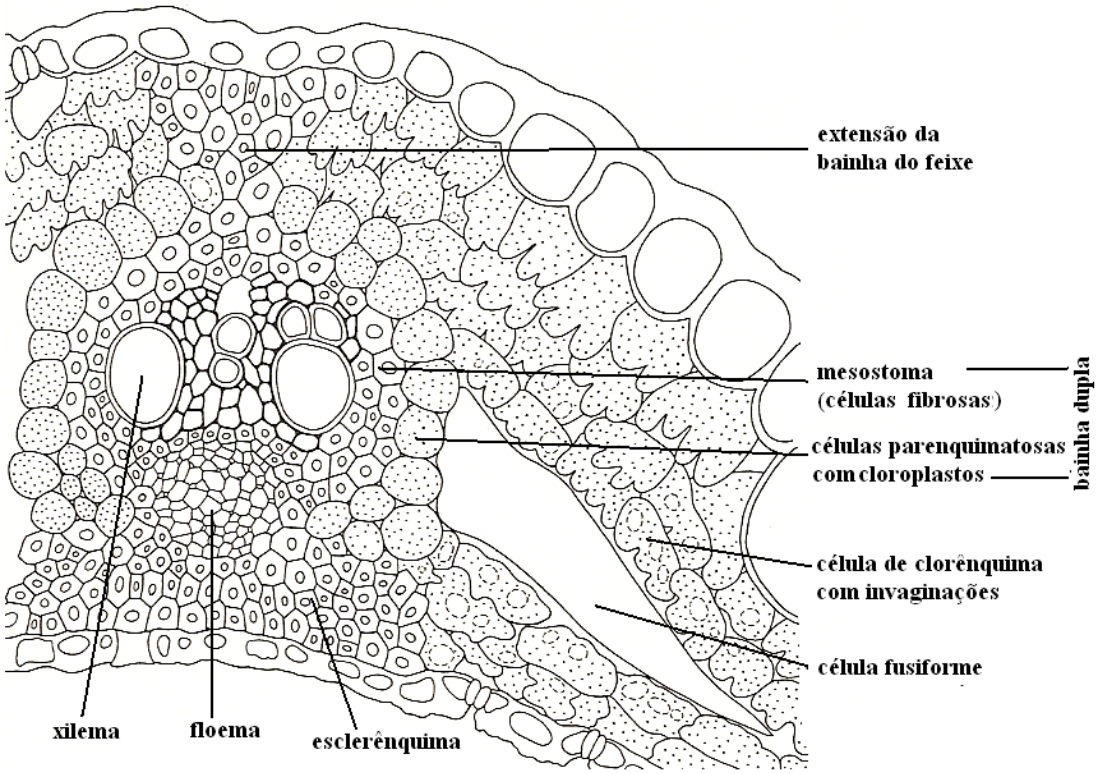



**FIGURA** 359 – Gramíneas: folha do "**tipo Bambusa**". - Mesófilo compacto, heterogéneo, constituído por parênquima clorofilino cujas células apresentam pregas em direcção ao interior ou invaginações ("arm cells") e por células fusiformes ("fusoid cells") perpendiculares aos feixes vasculares. Bainha dupla. Mesostoma bem desenvolvido de células fibrosas. A envolver o mesostoma observa-se uma bainha descontínua de células parenquimatosas com cloroplastos. GOULD & SHAW (1983).

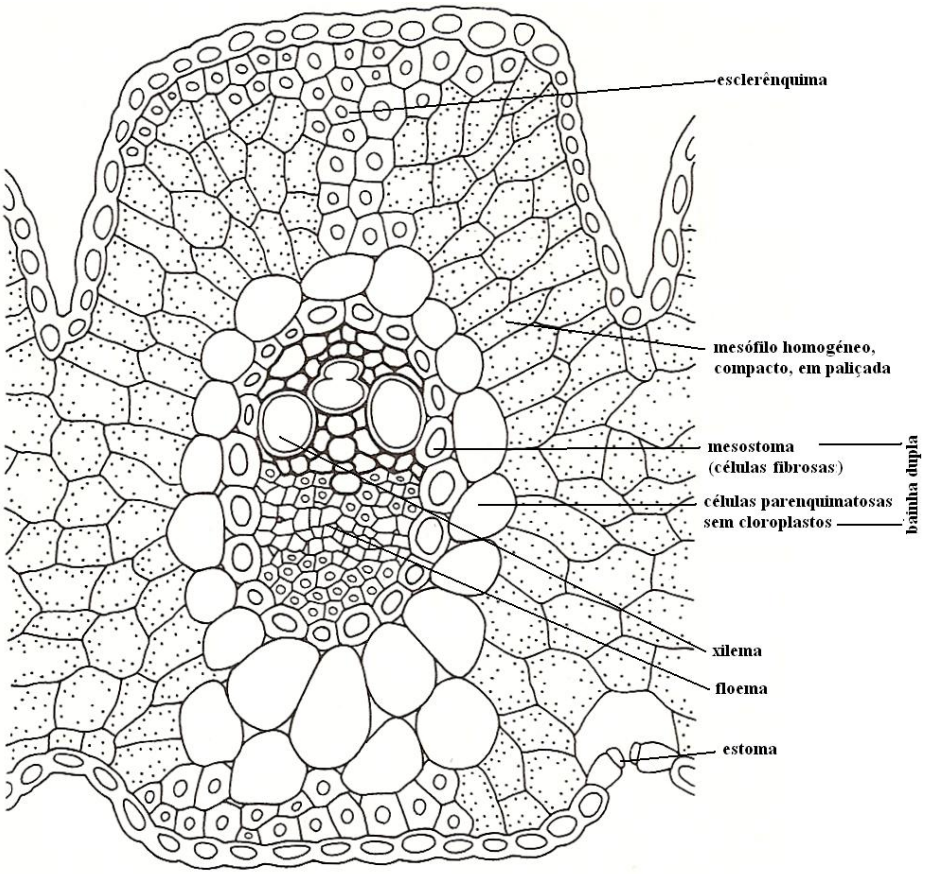



**FIGURA** 360 – Gramíneas: folha do "**tipo Arundinaria**". - Mesófilo compacto e homogéneo. Bainha dupla. Mesostoma menos desenvolvido que os tipos anteriores pois as suas células embora fibrosas apresentam geralmente paredes menos espessadas. A envolver o mesostoma diferencia-se uma bainha contínua de células parenquimatosas desprovidas de cloroplastos. GOULD & SHAW (1983).

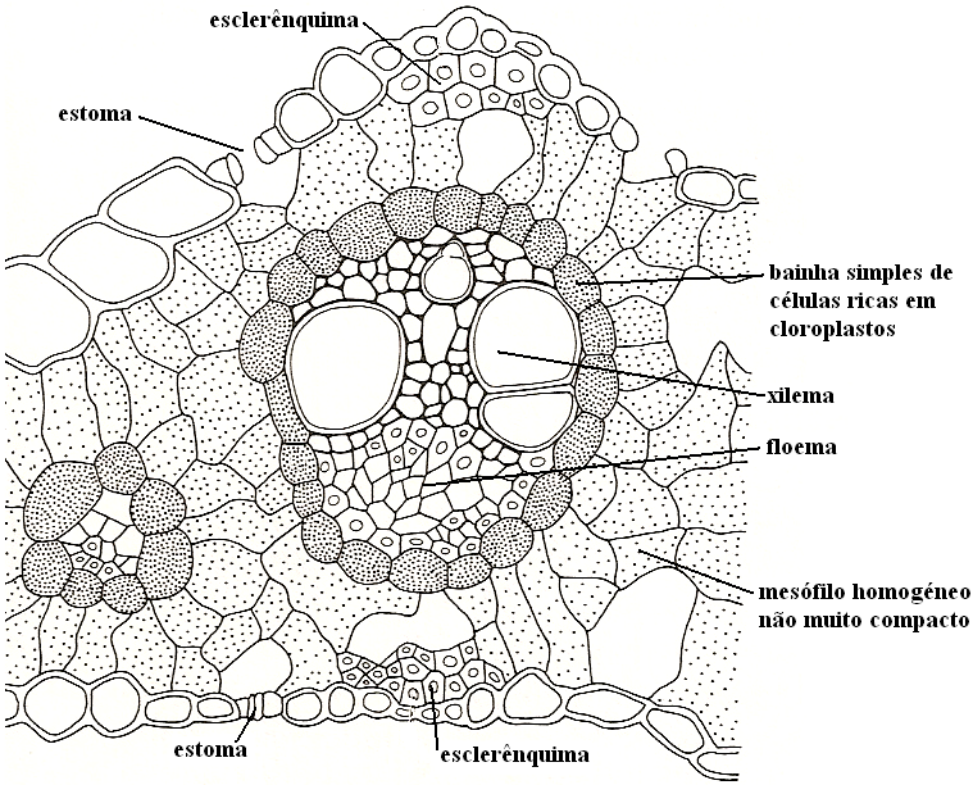



**FIGURA** 361 – Gramíneas: folha do "**tipo Panicum**". - Mesófilo não muito compacto, homogéneo. Mesostoma geralmente ausente. Bainha simples, unisseriada de células parenquimatosas muito ricas em cloroplastos. Presença geralmente de estomas em ambas as páginas do limbo. GOULD & SHAW (1983).

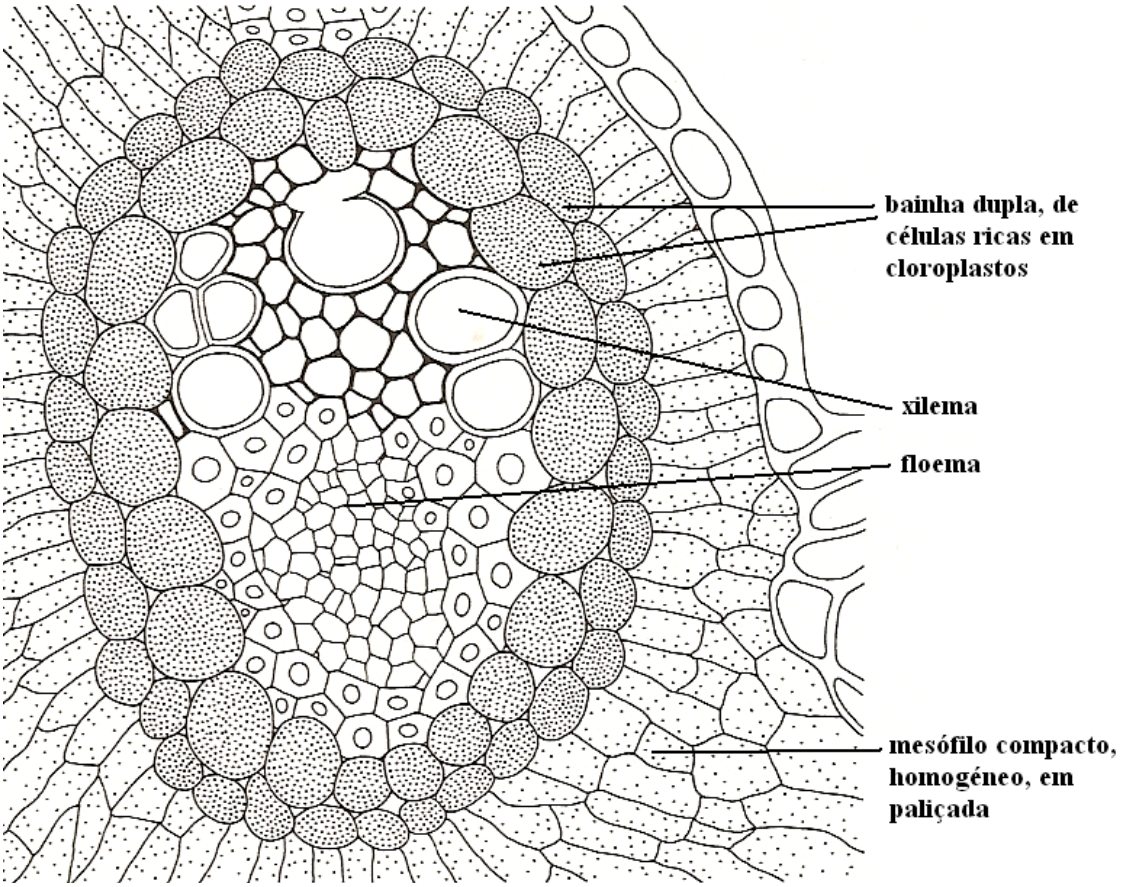



**FIGURA** 362 – Gramíneas: folha do "**tipo Aristida**". - Mesófilo compacto e homogéneo. Bainha dupla, mas constituída apenas por parênquima bastante rico em cloroplastos, sendo as células da assentada interna maiores. GOULD & SHAW (1983).

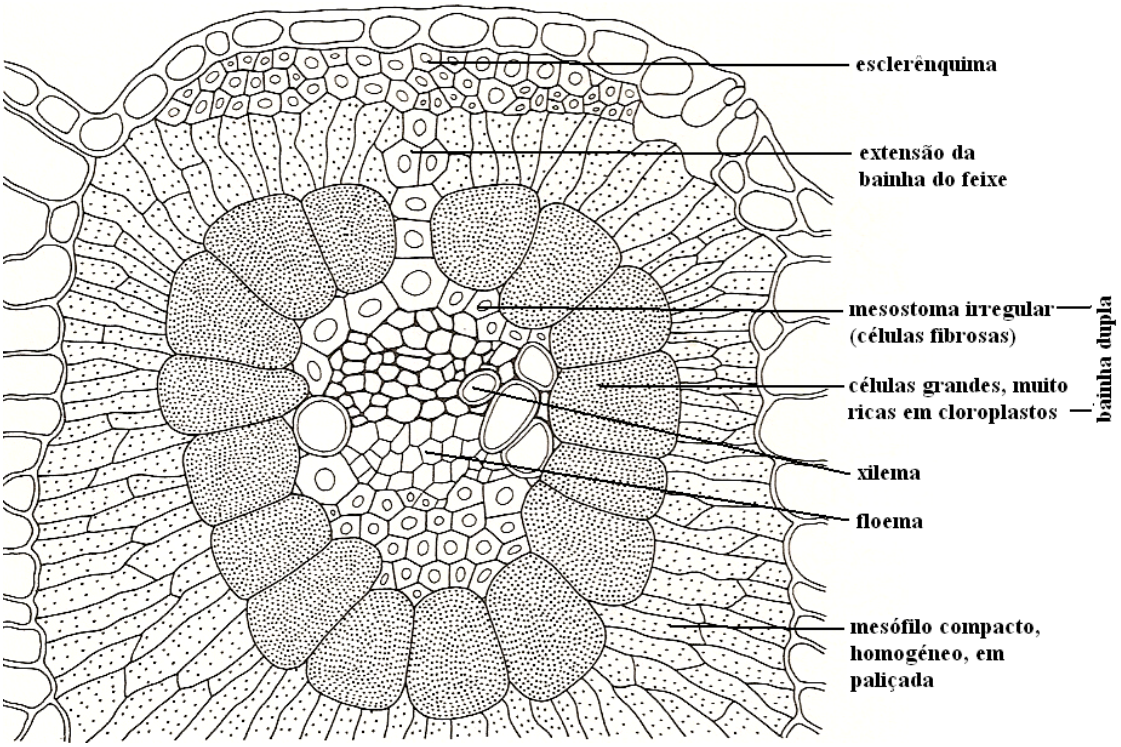



**FIGURA** 363 – Gramíneas: folha do "**tipo Chloris**". - Mesófilo compacto e homogéneo. Bainha dupla. Mesostoma pouco desenvolvido e irregular constituído por células fibrosas. A envolver o mesostoma diferencia-se uma bainha contínua de células parenquimatosas grandes, bastante ricas em cloroplastos. GOULD & SHAW (1983).

# 8.2.3. GIMNOSPÉRMICAS

As gimnospérmicas são, na generalidade, árvores e arbustos perenifólios, com folhas aciculares ou escamiformes e **uninérveas**. As suas folhas apresentam na maioria dos casos características xeromorfas que permitem às plantas resistirem ao stress provocado pelas baixas temperaturas:

- **epiderme** fortemente cutinizada, muitas vezes com estomas alinhados em faixas paralelas e aprofundados em relação à epiderme ou seja com **câmaras exostomática** e **endostomática**.

Por baixo da epiderme, entre as linhas de estomas, ocorre normalmente o tecido de suporte que é constituído por fibras (esclerênquima) e é conhecido por hipoderme. No entanto, em alguns casos ele pode faltar como, por exemplo, em *Taxus*.

- um **mesófilo** geralmente homogéneo constituído na generalidade das folhas aciculares por **clorênquima encaixado**, em que as paredes celulares apresentam pregas para o interior, para aumentar o arejamento intercelular encontrando-se os cloroplastos alinhados ao longo destas invaginações.

Menos frequentemente pode observar-se um mesófilo heterogéneo constituído por clorênquimas em paliçada e lacunoso, como acontece em algumas espécies de *Abies, Araucaria, Cycas* e em *Ginkgo biloba* (MAUSETH, 2008).

- o limite entre o mesófilo e a região vascular encontra-se como regra mais ou menos bem demarcado, seja por uma endoderme bem diferenciada (cujas células apresentam paredes radiais lenhificadas) como acontece, por exemplo, nas Pinaceae, seja por uma simples bainha endodermóide de parênquima.

- o **tecido vascular**, compreende um ou vários feixes colaterais imersos, em geral, num tecido que é característico da maioria das gimnospérmicas, o **tecido de transfusão**. Este compreende dois tipos de células, umas parenquimatosas, vivas, e outras mortas, lenhificadas, com pontuações areoladas. O papel deste tecido de transfusão é ainda motivo de controvérsia; a maioria dos autores interpretam-no como um tecido condutor auxiliar que promove a translocação de água e metabolitos entre o feixe vascular e o mesófilo enquanto outros lhe atribuem um papel de acumulação de água. Cada feixe, compreende xilema (traqueídos) para a face ventral da folha e floema (células crivosas) para a página dorsal, e muitas vezes existem fibras associadas aos feixes.

Em muitas gimnospérmicas as folhas apresentam também canais secretores de resina, mucilagem, ou outros compostos, dispersos em geral pelo mesófilo.

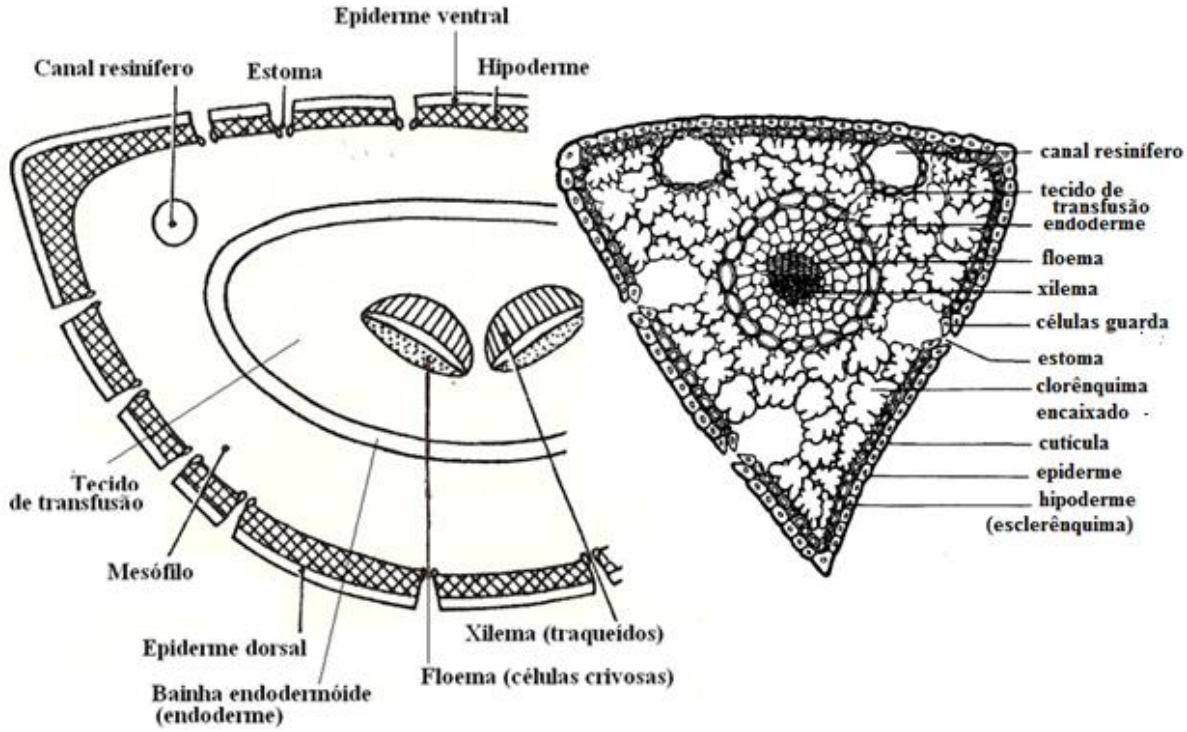



**FIGURA** 364 - Folha do pinheiro (*Pinus* sp.); diagrama geral e aspecto de maior pormenor da sua estrutura. CAMEFORT (1997)

As folhas de algumas coníferas *(e.g., Pinus longaeva, P. flexilis)*, apresentam um **câmbio com funcionamento unidireccional** já que este apenas produz floema secundário (FAHN, 1990).

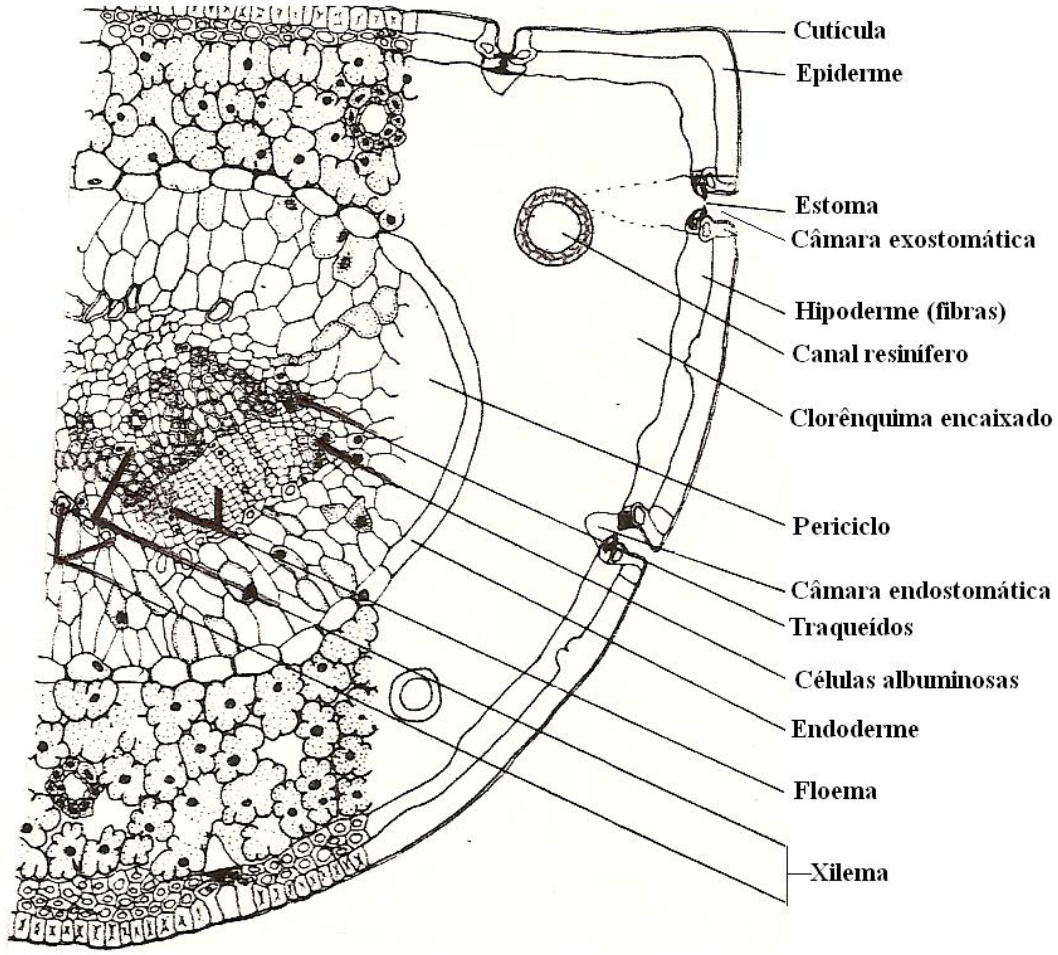



**FIGURA** 365 - Folha do pinheiro (*Pinus* sp.); esboço pormenorizado da sua estrutura. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

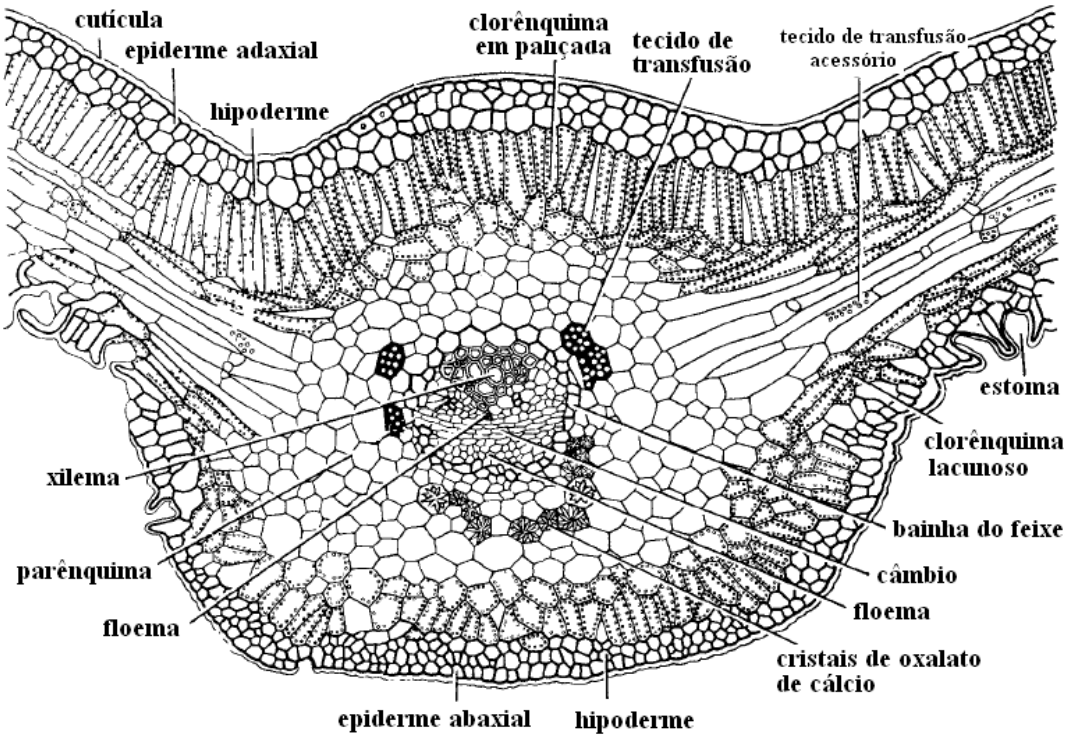



**FIGURA** 366 – Corte transversal de uma folha de *Cycas revoluta*. BENDRE & KUMAR (2009).

# 8.2.4. PTERIDÓFITOS

Os pteridófitos fósseis mais primitivos *(e.g. Rhynia, Horneophyton, Psilophyton)*, eram desprovidos de folhas.

Nos pteridófitos actuais distinguem-se dois tipos de folhas:

- **folhas do tipo micrófilo**, geralmente de pequena dimensão, sésseis, com uma única nervura desde a base até ao ápice (psilófitos, licófitos, calamófitos) e sem lacuna foliar associada.
- **folhas do tipo macrófilo (megáfilos)**, em geral grandes, sempre com um limbo dotado de um sistema ramificado de nervuras e com o desenvolvimento de lacunas foliares no cilindro vascular do caule em correspondência com os rastros foliares (fetos verdadeiros).

De outro ponto de vista, as folhas ou **frondes** dos pteridófitos são normalmente agrupadas em dois tipos distintos:

- **folhas vegetativas**, frondes vegetativas ou **trofófilos**, servindo apenas como órgãos fotossintéticos;
- **folhas férteis**, frondes férteis ou **esporófilos**, essencialmente para produção de esporângios e esporos (mas funcionando igualmente como órgãos fotossintéticos em muitos Fetos actuais).

Alguns pteridófitos (*e.g.*, *Osmunda* spp.*)*, apresentam folhas em que alguns segmentos férteis se dispõem entre segmentos vegetativos ou, ainda, em que os segmentos distais das folhas são férteis e os restantes vegetativos.

Uma característica generalizada nos fetos é a **préfolheação circinada** (com a extremidade enrolada em forma de báculo) das suas folhas.

A maioria dos fetos apresenta folhas profundamente recortadas, no entanto, alguns táxones apresentam folhas inteiras ou apenas com recorte marginal.

O crescimento das folhas deve-se às divisões de uma única célula apical e é normalmente bastante limitado no tempo dizendo-se determinado. No entanto, em *Gleichenia*, género tropical que engloba 10 espécies de fetos escandentes (com hábito de liana), as folhas têm uma arquitectura muito particular. Elas são repetidamente bifurcadas e têm crescimento indeterminado, podendo o seu comprimento atingir 50 metros.

Em *Lygodium* e em *Neurophyllum*, as folhas têm igualmente crescimento apical indeterminado. Em *Lygodium* elas podem atingir 10 m de comprimento e apresentam gavinhas, o que é muito raro entre os fetos e lhes confere o hábito trepador. Em *Neurophyllum* a célula do ápice da ráquis da folha responsável pelo seu contínuo alongamento diferencia mais tarde uma raiz (OGURA, 1972).

À semelhança do que acontece com outras plantas vasculares, as folhas de várias espécies de *Marsilea* são morfologicamente muito diferentes nos indivíduos que se desenvolvem em locais encharcados relativamente aos indivíduos de habitat terrestre, o que tem constituído motivo de estudo e interesse por parte de vários investigadores (GIFFORD & FOSTER, 1988).

Nos pteridófitos aquáticos do género *Salvinia*, uma das folhas toma o aspecto de raiz e desempenha as funções de absorção pois as raízes são inexistentes. Os esporófitos apresentam em cada nó três folhas, duas das quais são verdes e flutuantes, enquanto a terceira, a que substitui as raízes, é submersa, finamente dividida em numerosas lacínias e apresenta-se revestida de pêlos.

Algumas pteridófitos epifíticos são heterófilos *(e.g, Drynaria quercifolia, D. rigidula, Platycerium alcicorne)* e a par de folhas normais desenvolvem-se outras, ditas **celófilos** ou **folhas colectoras,** com a forma de urna ou saco destinadas a acumular poeiras, detritos vegetais e água. Mais tarde, estes materiais, transformam-se em húmus sendo os nutrientes aproveitados por raízes do feto que desenvolvendo-se na axila dos celófilos se dirigem para o seu interior.

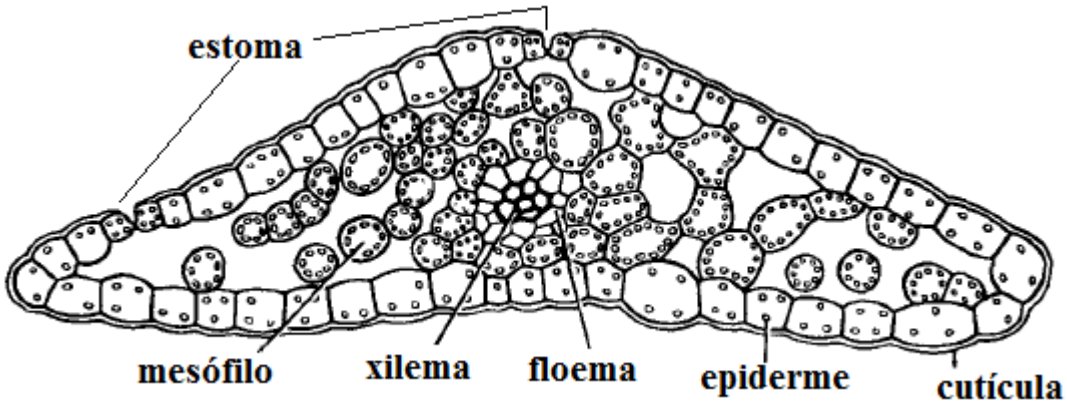



**FIGURA** 367 – Corte transversal da folha do tipo micrófilo de *Lycopodium* sp., apresentando um mesófilo homogéneo, simétrico, inteiramente constituído por parênquima clorofilino lacunoso e uma única nervura central constituída por um feixe centro-xilémico. BENDRE & KUMAR (2009).

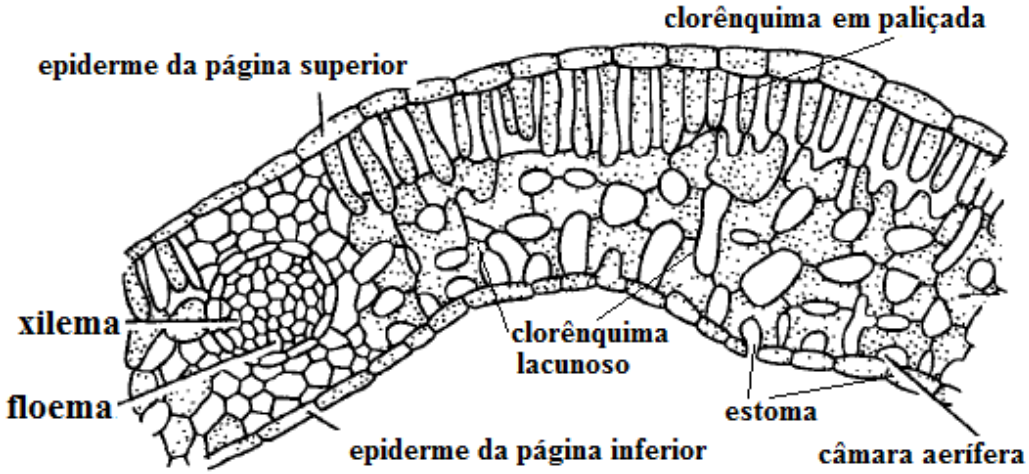



**FIGURA** 368 – Corte transversal de um segmento foliar das folhas do tipo macrófilo de *Pteridium* sp., apresentando um mesófilo heterogéneo, assimétrico, constituído por parênquima clorofilino lacunoso, para a página inferior e parênquima clorofilino em paliçada, para a página superior. BENDRE & KUMAR (2009).

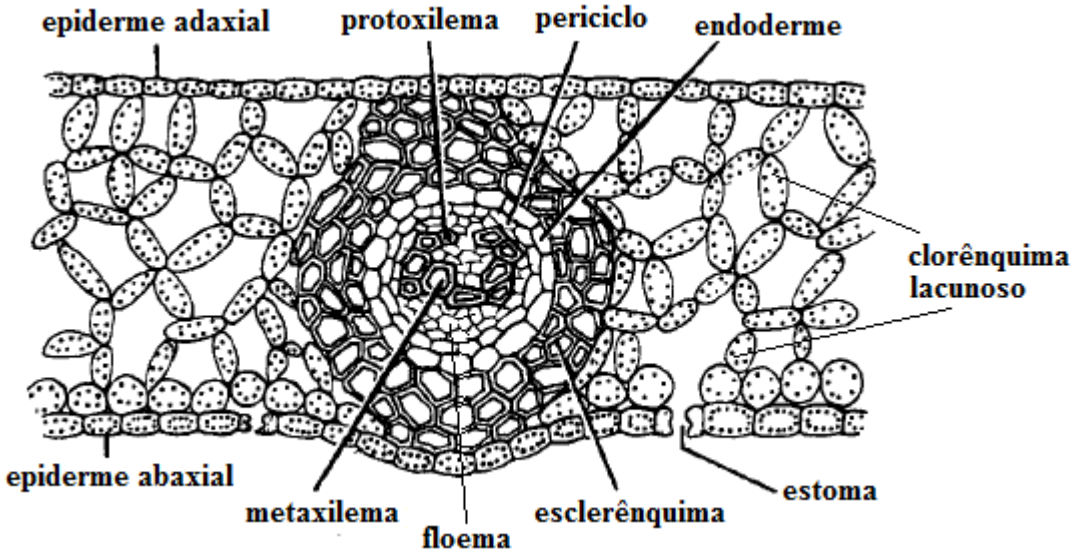



**FIGURA** 369 – Corte transversal de um segmento foliar das folhas do tipo macrófilo de *Adiantum* sp., apresentando um mesófilo homogéneo, simétrico, constituído inteiramente por parênquima clorofilino lacunoso. BENDRE & KUMAR (2009).

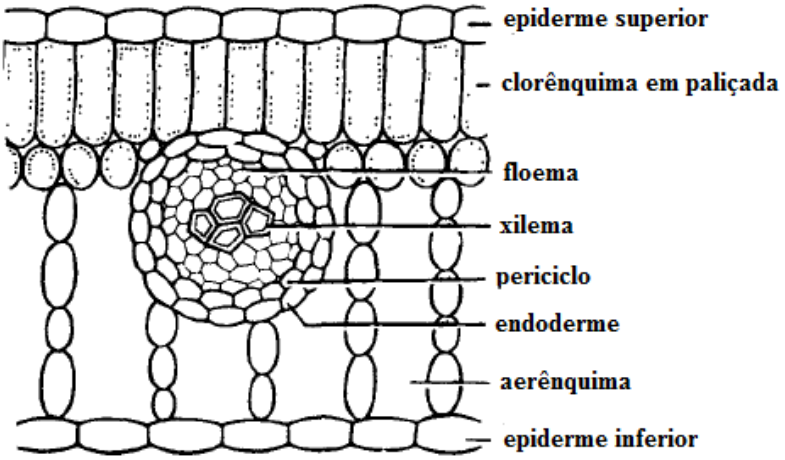



**FIGURA** 370 – Corte transversal de um dos folíolos da folha trifoliolada de *Marsilea* sp., apresentando um mesófilo heterogéneo, assimétrico, constituído por parênquima clorofilino em paliçada para a página superior e parênquima aerífero para a página inferior. O grande desenvolvimento deste último tecido tem a ver com facto de se tratar de uma espécie aquática. BENDRE & KUMAR (2009).

Alguns fetos fósseis (*e.g., Etapteris lacattei*) apresentavam folhas profundamente recortadas de um tipo muito particular, **filóforos**, em que os segmentos foliares não se dispõem num único plano, como acontece em todos os megáfilos das espécies actuais (OGURA, 1972).

Os megáfilos das espécies actuais são normalmente constituídos por pecíolo (geralmente alongado) e limbo. Em *Pilularia*, as folhas, alongadas, apresentam-se reduzidas ao pecíolo. E, noutros táxones, as folhas são sésseis e portanto desprovidas de pecíolo. Nas Marattiaceae podem observar-se estípulas na base da folha.

## — PECÍOLO

No pecíolo, a disposição dos estomas é diversa. Nalgumas espécies *(e.g. Matteuccia orientalis)*, os estomas dispõem-se alinhados em faixas ("respiratory lines"), por baixo da hipoderme, em ambas as páginas do pecíolo. Noutros casos (*e.g., Pneumatopteris*), os estomas apresentam-se agrupados na base do pecíolo em estruturas por vezes designadas **aeróforos** ou **pneumatóforos**.

O tecido de suporte é geralmente constituído por esclerênquima subepidérmico (hipoderme), mas este encontra-se ausente em muitos casos, sobretudo nas espécies aquáticas.

Nalgumas espécies o pecíolo apresenta tecidos secretores e há formação da zona de abcisão foliar. A endoderme é normalmente facilmente observável. A forma, a estrutura do feixe vascular e o tipo de estela na região do pecíolo são muito diversas; a este propósito consultar OGURA (1972).

São frequentes os tricomas e as emergências (escamas).

## — LIMBO

A generalidade dos táxones apresenta folhas dorsiventrais. Uma característica muito rara entre os espermatófitos, mas que pode ser observada em inúmeros pteridófitos de habitats ensombrados, é a presença de cloroplastos na epiderme. Além disso, na epiderme são também frequentes os tricomas e as emergências (escamas).

A disposição dos estomas é bastante diversa. Apenas num número restrito de espécies *(e.g. Ceratopteris, Marsilea, Botrychium)* os estomas ocorrem tanto na página superior como na inferior, ou apenas na página superior *(e.g. Anemia elegans)*, pois na maioria dos pteridófitos os estomas ocorrem apenas na página inferior. A sua distribuição tanto pode verificar-se de forma mais ou menos ordenada ao longo de faixas paralelas como de forma desordenada. Algumas espécies apresentam hidátodos ou estomas aquíferos.

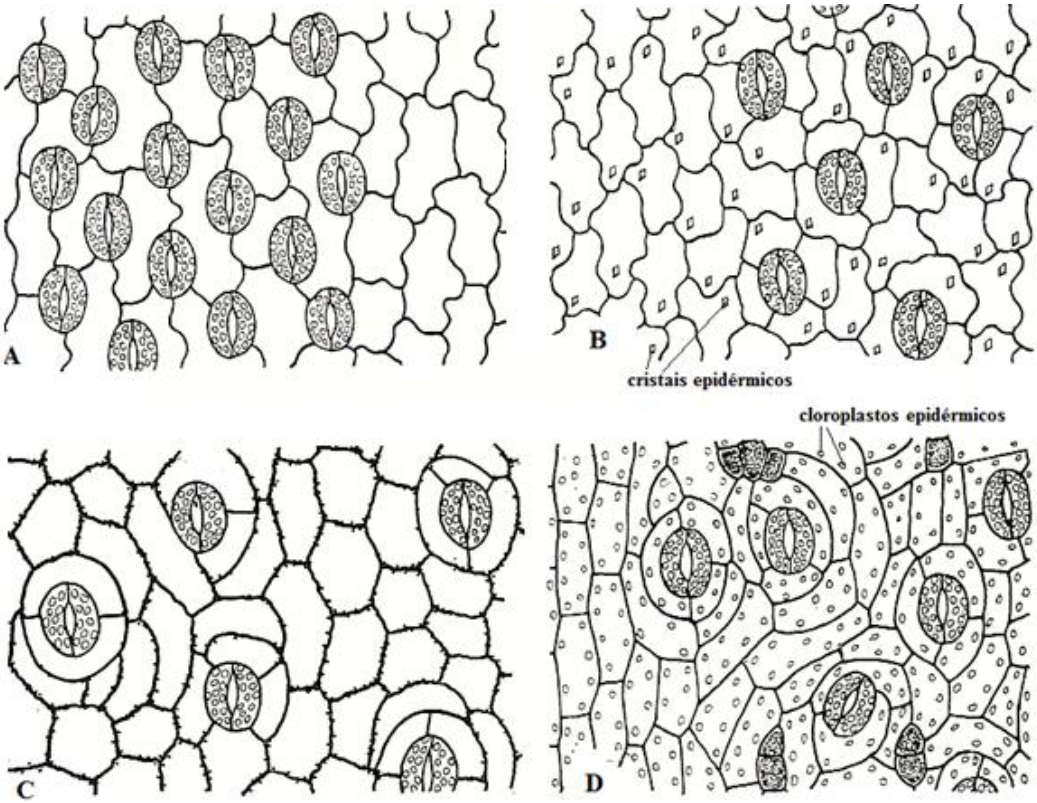



**FIGURA** 371 – Página inferior de folhas de alguns fetos, ilustrando a distribuição dos estomas e a existência ou não de cristais ou cloroplastos nas células epidérmicas: A, *Blechnum spicant;* B, *Asplenium nidus*, em que se verifica a presença de cristais na epiderme; *Lemmaphyllum microphyllum;* D, *Angiopteris lygodiifolia*, espécie de habitats fortemente ensombrados e cuja **epiderme apresenta cloroplastos** à semelhança do que acontece com outros fetos esciófilos. OGURA (1972).

Sobretudo nas espécies aquáticas é frequente a presença de parênquima aerífero. O mesófilo nalgumas espécies apresenta tecido secretor e/ou parênquima de reserva incolor.

Os feixes são normalmente colaterais fechados (raramente bicolaterais ou concêntricos) e apresentam-se geralmente envolvidos por uma endoderme mais ou menos evidente.

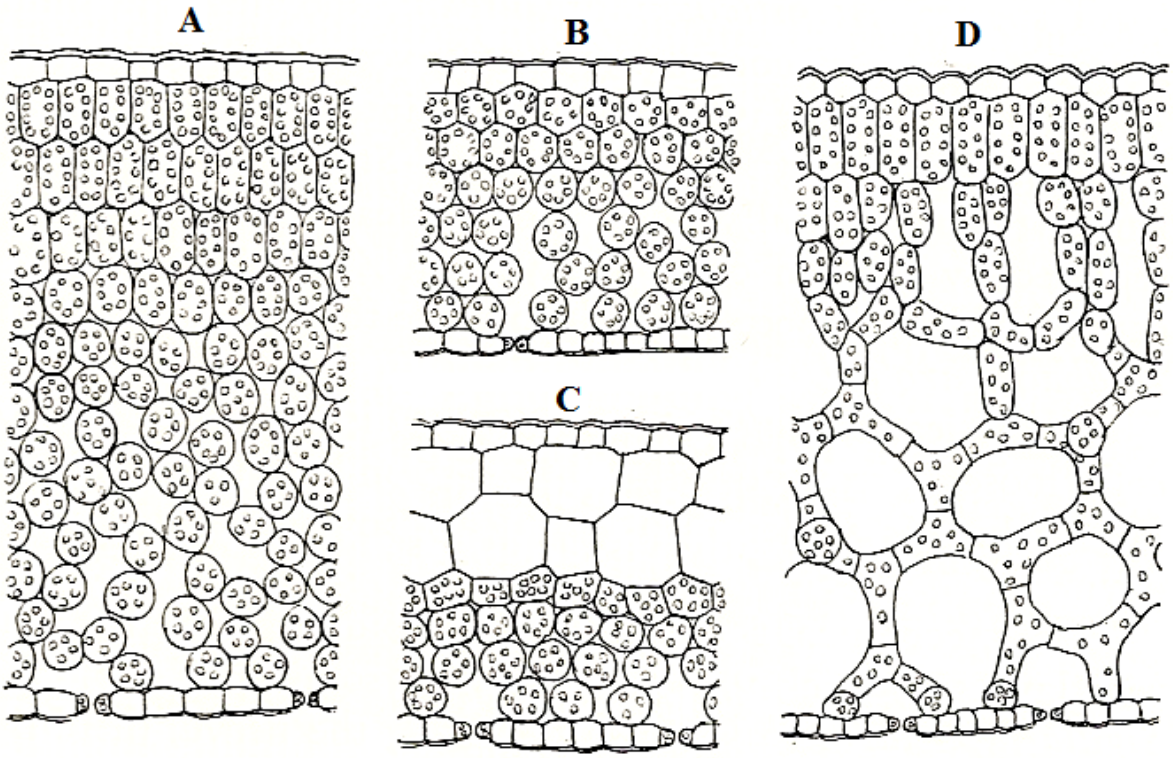



**FIGURA** 372 - Aspecto parcial do mesófilo nalguns pteridófitos: A, *Lepisorus onei* e B, *Polypodium fauriei*, mesófilo assimétrico com parênquima em paliçada para a página superior e clorênquima lacunoso para a página inferior; C, *Pleopeltis caudiformis*, mesófilo assimétrico com parênquima incolor de reserva para a página superior e clorênquima lacunoso para a página inferior; D, *Blechnum niponicum*, mesófilo largamente esponjoso pela abundante presença, sobretudo para a página inferior, de parênquima aerífero. Notar em todos os casos a presença dos estomas apenas na página inferior. OGURA (1972).

Nos fetos da família Hymenophyllaceae, habitualmente de locais muito húmidos, as folhas têm geralmente **uma única célula de espessura**, pelo que são semi-transparentes.

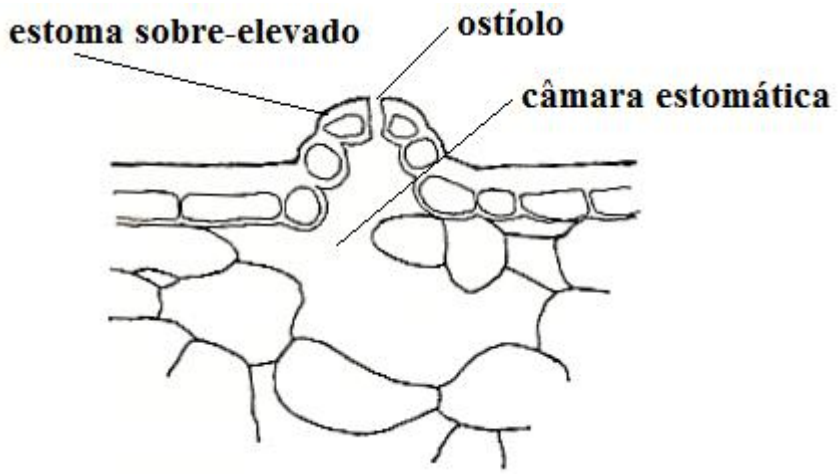



**FIGURA** 373 – Corte transversal de uma folha de *Pyrrosia spissus*, observando-se um **estoma sobre-elevado em relação à epiderme**. Trata-se de uma espécie que habita locais extremamente húmidos e acredita-se que este tipo muito particular de estomas esteja bem adaptado a tal situação, precisamente ao contrário do que se passa com os estomas aprofundados na epiderme das espécies xerofíticas. OGURA (1972).

# ARRANJO ANATÓMICO DO TIPO "KRANZ"

As folhas de muitas plantas, na sua maioria tropicais, tanto monocotiledóneas (em particular algumas gramíneas e ciperáceas) como eudicotiledóneas (sobretudo algumas cariofiláceas, amarantáceas, portulacáceas, quenopodiáceas, compostas e euforbiáceas) que têm em comum o facto de apresentarem elevadas taxas fotossintéticas e de crescimento, em condições de altas temperaturas e elevada irradiação e com alguma economia de água, por um processo alternativo ao do ciclo de Calvin, a fotossíntese em C4, apresentam um **arranjo anatómico do tipo** "**Kranz**" a nível das **bainhas dos feixes**. Os feixes vasculares apresentam-se circundados por duas camadas concêntricas de clorênquima, geralmente com cloroplastos muito diferentes. As células do clorênquima mais interno, ou seja, da **bainha parenquimatosa**, muito ricas em amido, frequentemente não apresentam grana a nível dos cloroplastos ou então quando tal acontece, estes são muito maiores do que os das células da camada exterior, **bainha do mesófilo**.

Este arranjo das células que constituem a bainha do feixe das plantas em C4 é sempre diferente da bainha que muitas plantas em C3 apresentem a nível dos feixes, apesar desta também poder apresentar cloroplastos. A bainha do feixe das plantas em C4 quando comparada com as plantas em C3:

a) é geralmente maior;

b) no mesófilo não existem mais do que 2 ou 3 camadas de células até à bainha do feixe mais próxima.

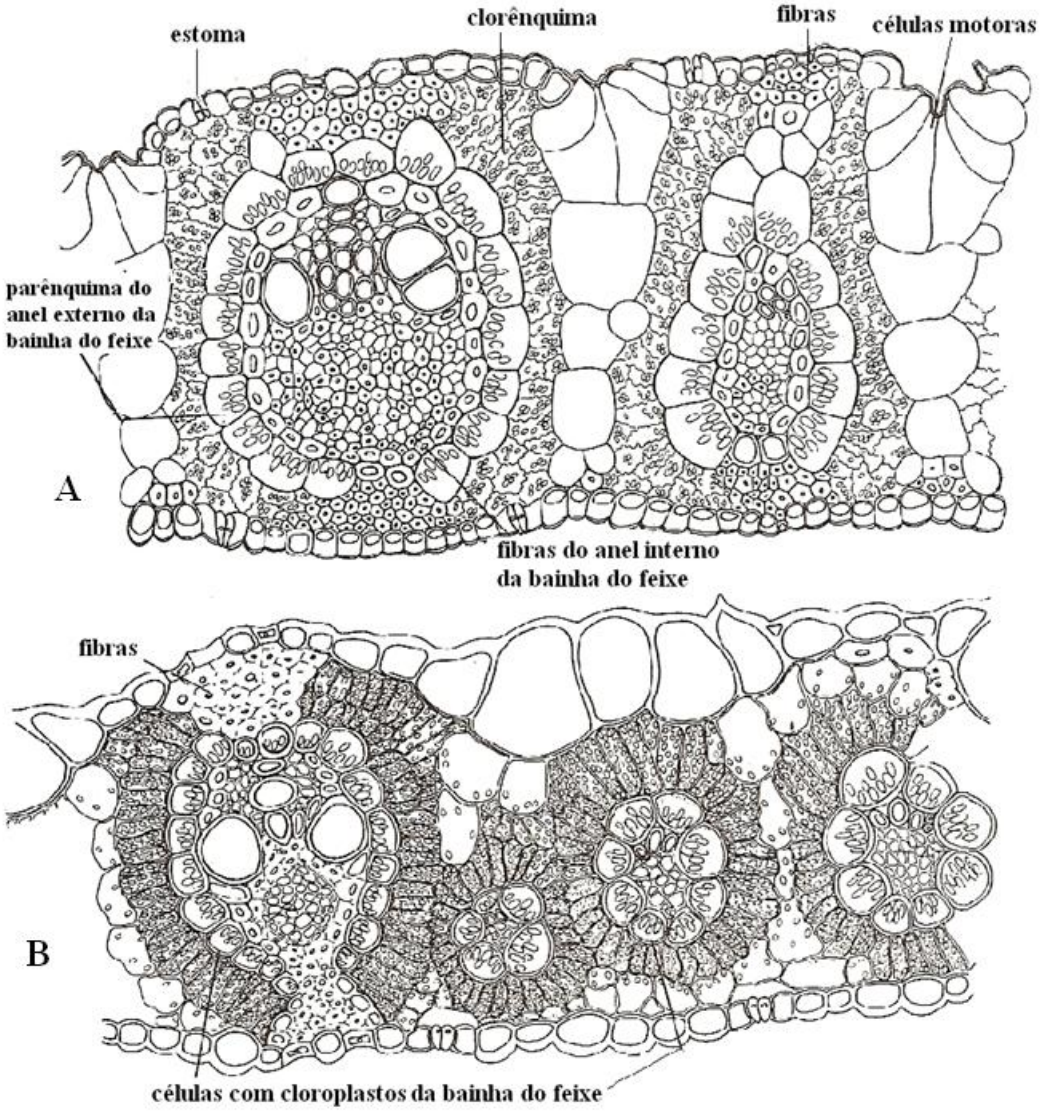



**FIGURA** 374 – Cortes transversais de folhas de gramíneas com arranjo do tipo Kranz: A, *Desmotachya bipinnata*, em que a bainha do feixe é dupla e constituída por um anel interno de fibras e outro externo de células com cloroplastos; B, *Hyparrhenia hirta*, cujo feixe apresenta uma bainha simples de células com cloroplastos. Notar que as células do clorênquima se dispõem radialmente em torno do feixe vascular. FAHN (1990).

Nalgumas ciperáceas a estrutura "Kranz" compreende uma **bainha com cloroplastos** envolvida por uma **camada de células sem cloroplastos** e o conjunto circundado pela **bainha do mesófilo**. Noutros casos podem observar-se duas bainhas parenquimatosas, separadas por uma camada de células pequenas sem cloroplastos, encontrando-se o conjunto envolvido pela bainha do mesófilo.

Diversos subtipos da estrutura "kranz" têm sido descritos. Consultar, em particular, CUTTER (1987).

Segundo RAVEN *et al.* (2004), Outra diferença estrutural importante entre as folhas de gramíneas C, e $C_4$ é a diferente **distância entre as nervuras**, ou seja, as distâncias entre as bainhas dos feixes vasculares adjacentes. Nas gramíneas $C_4$ somente duas a quatro células do mesofilo estão presentes entre as bainhas dos feixes adjacentes lateralmente; nas gramíneas $C_3$, mais de quatro células (em média de 12) do mesofilo estão presentes entre as bainhas dos feixes adjacentes.

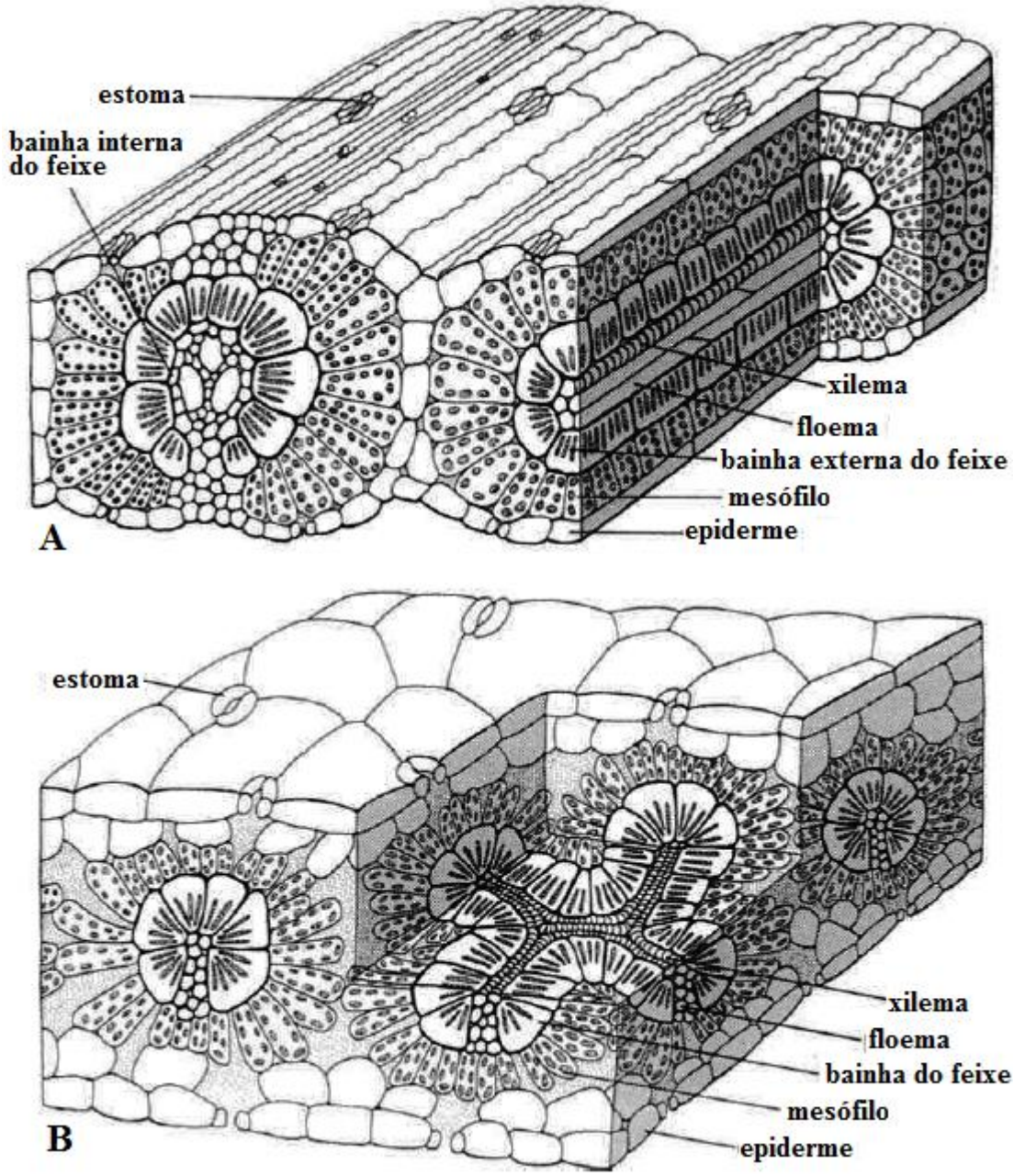



**FIGURA** 375 – Diagramas tridimensionais do arranjo anatómico do tipo Kranz em folhas de uma monocotiledónea, *Panicum capillare* (A) e de uma eudicotiledónea, *Atriplex rosea* (B). Enquanto em *Panicum capillare*, a bainha do feixe é dupla e constituída por um anel interno de células sem cloroplastos e outro externo de células com cloroplastos, em *Atriplex rosea*, o feixe apresenta uma bainha simples de células com cloroplastos. Em ambos os casos, as células do clorênquima do mesófilo dispõem-se radialmente em torno do feixe vascular. SAGE & MONSON (1999).

As folhas das plantas $C_4$ geralmente exportam os compostos resultantes da fotossíntese de modo mais rápido e eficaz do que as das plantas $C_3$. As razões para estas diferenças são desconhecidas, mas tem sido sugerido que as diferenças no que respeitam às distâncias entre as células do mesofilo e do floema possam ser determinantes.

A membrana interna dos cloroplastos das plantas em C4 apresenta um conjunto de túbulos anastomosados associados cuja função não está ainda completamente esclarecida.

Segundo SAGE & MONSON (1999) apesar da grande diversidade no que respeita ao arranjo anatómico do tipo Kranz, existem alguns elementos em comum:

1. especialização de dois tipos de células com cloroplastos; células do mesófilo e células da bainha do feixe, sendo que as primeiras se encontram sempre a envolver as segundas;

2. alteração do padrão de nervação, com encurtamento das distâncias entre as nervuras - como consequência de um apreciável aumento da densidade de nervação - e entre as bainhas dos feixes; a razão número de células do mesófilo/número de células da bainha do feixe é muito menor do que nas plantas em C3.

3. Importantes modificações estruturais, químicas e fisiológicas nas células que constituem a bainha do tipo kranz.

Nas monocotiledóneas e eudicotiledóneas que apresentam a fotossíntese C4, em geral, as **células do mesofilo dispõem-se de maneira radiada em torno da endoderme**, constituindo uma coroa, daí o nome de "anatomia kranz" (kranz em alemão = coroa).

Certas plantas suculentas do ambiente desértico usam as mesmas vias bioquímicas que as plantas C4 mas separam a assimilação de $CO_2$ e o ciclo de Calvin entre o dia e a noite. A descoberta desta organização nas crassuláceas levou a que ele seja conhecido pelo metabolismo do ácido crassuláceo, ou CAM. As plantas CAM abrem os seus estomas para trocas gasosas durante a fria noite desértica quando a transpiração é mínima. Durante o dia os estomas mantêm-se fechados. A fotossíntese CAM resulta em eficiências extremamente altas de uso da água e possibilita que algumas espécies possam sobreviver em ambientes verdadeiramente hostis, demasiado quentes e secos onde de outro modo seria impossível subsistir TAIZ & ZEIGLER (2002).

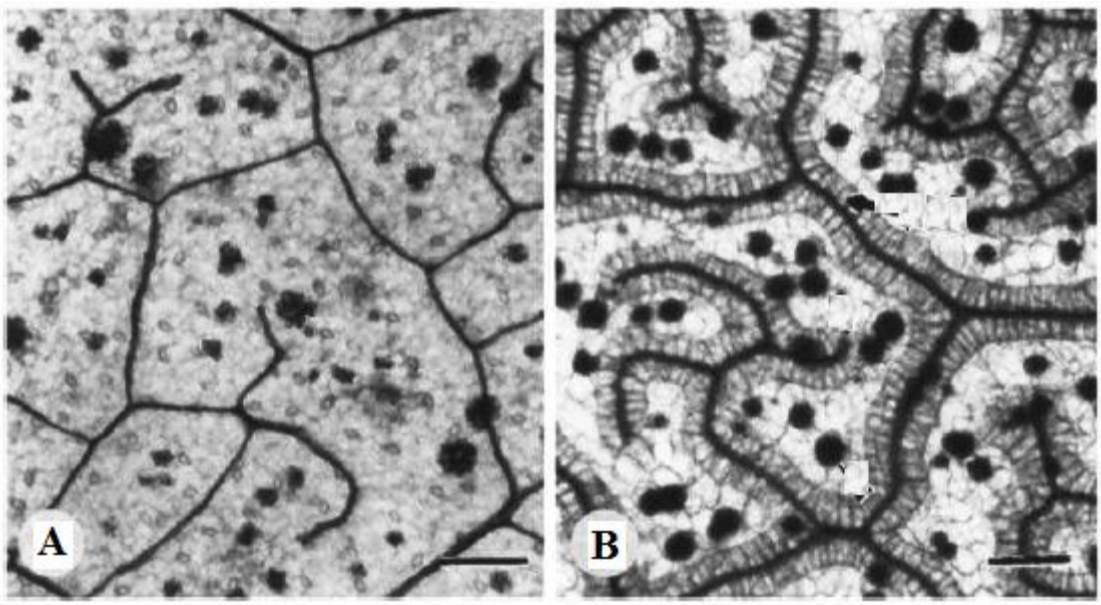



**FIGURA** 376 – Padrões de nervação em táxones muito próximos, mas com fotossíntese em $C_3$ e em $C_4$. A, *Atriplex hastata* com fotossíntese em $C_3$; B, *Atriplex rosea* com fotossíntese em $C_4$. É notória a maior densidade de nervação, e consequentemente maior proximidade entre as nervuras na espécie com fotossíntese em $C_4$. SAGE & MONSON (1999).

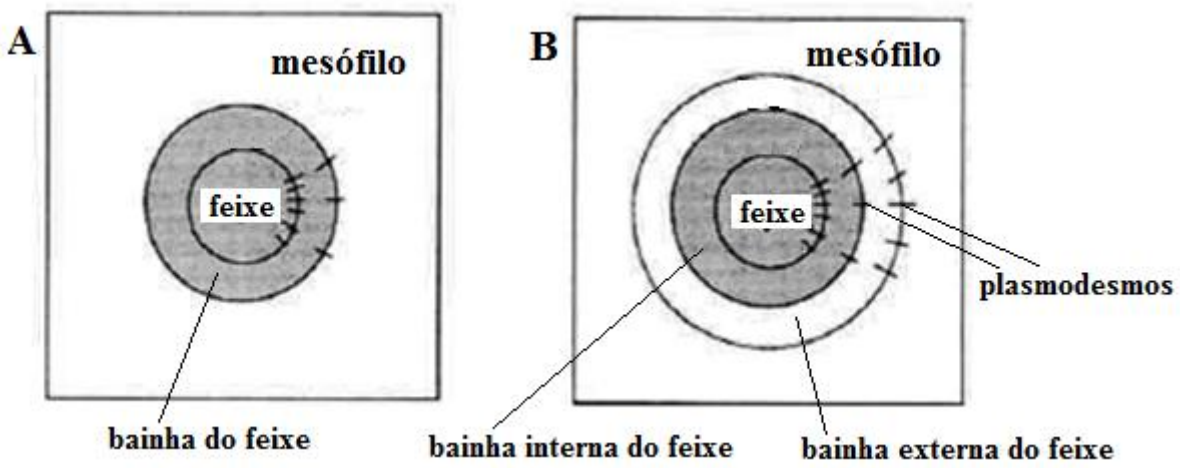



**FIGURA** 377 – Origem das células da bainha dos feixes com arranjo anatómico do tipo kranz nas plantas em $C_4$. A, numa gramínea com uma bainha simples, esta tem origem comum com o feixe no tecido procambial; B, numa gramínea com uma bainha dupla, a bainha interna tem origem comum com o feixe no tecido procambial enquanto a bainha externa do feixe tem origem no meristema fundamental. SAGE & MONSON (1999).

# 8.3. A FOLHA; ORIGEM E DESENVOLVIMENTO

As folhas têm origem na divisão periclinal de grupos de células localizados na periferia do meristema apical caulinar e que se traduzem no desenvolvimento de minúsculas **protuberâncias foliares** nas quais se assiste ao desenvolvimento de um minúsculo cordão procambial. Com a continuação do crescimento para cima, as protuberâncias foliares desenvolvem-se em estruturas erectas, maiores, os **primórdios folheares**. As folhas e o caule têm assim uma origem comum no mesmo meristema, pelo que são normalmente consideradas apenas como meras expansões do eixo.

Nas angiospérmicas a origem localiza-se normalmente nas camadas subjacentes à camada mais externa da túnica, embora nalgumas monocotiledóneas mesmo a camada mais externa venha a contribuir para os tecidos internos da folha. Dependendo do número de camadas de células da túnica, os tecidos internos da folha podem ter origem na túnica ou no corpo.

As células que constituem o primórdio folhear empreendem divisões sucessivas que conduzem ao seu crescimento e ainda relativamente cedo começa a diferenciar-se um feixe de procâmbio que originará a nervura principal. Nesta fase, em que os primeiros elementos de protofloema e protoxilema se diferenciam, organizando-se naquela que será a nervura principal, e se começa a revelar a forma dorsiventral tão características das folhas, deve falar-se com toda a propriedade não já de primórdio folhear, mas agora de **esboço folhear**.

A localização dos primórdios e consequentemente dos esboços foliares determina a filotaxia, isto é, o padrão de inserção das folhas no caule. Diversos estudos têm sido empreendidos no sentido de compreender como aquela é determinada, existindo basicamente duas teorias a este respeito.

A **teoria do campo** sustenta que cada primórdio apresenta à sua volta um "campo", maior ou menor, determinado pela porção distal do meristema apical e pelos primórdios já formados, onde se encontra inibido, química ou fisicamente, o desenvolvimento de outros primórdios. Apenas a uma distância, maior ou menor, livre da influência de inibidores vai sendo progressivamente possibilitada a formação de novos primórdios.

Uma segunda teoria, que segundo GEMMELL (1981) parece recolher maior número de evidências experimentais defende que é essencialmente tudo apenas um questão de espaço e que nenhum primórdio pode começar a surgir num ápice antes que exista espaço livre para o seu desenvolvimento. Os tamanhos relativos do ápice e dos primórdios determinariam a padrão da geração destes, ou seja a filotaxia. STEEVES & SUSSEX (1989) são pelo contrário bastante críticos relativamente a esta teoria, sobretudo porque defendem que ela não se aplica aos ápices de algumas espécies, como é o caso de *Dryopteris* spp., em que os primórdios foliares se formam muito espaçados e portanto, a questão do espaço disponível, muito dificilmente pode ser considerada um factor limitante.

Muitos investigadores utilizam o termo **plastocromo** para designar o intervalo de tempo que media a origem de duas folhas ou verticilos foliares sucessivos. Conforme refere ESAU (1976) a extensão do plastocromo varia acentuadamente numa mesma espécie consoante os diferentes estádios porque passa o seu desenvolvimento.

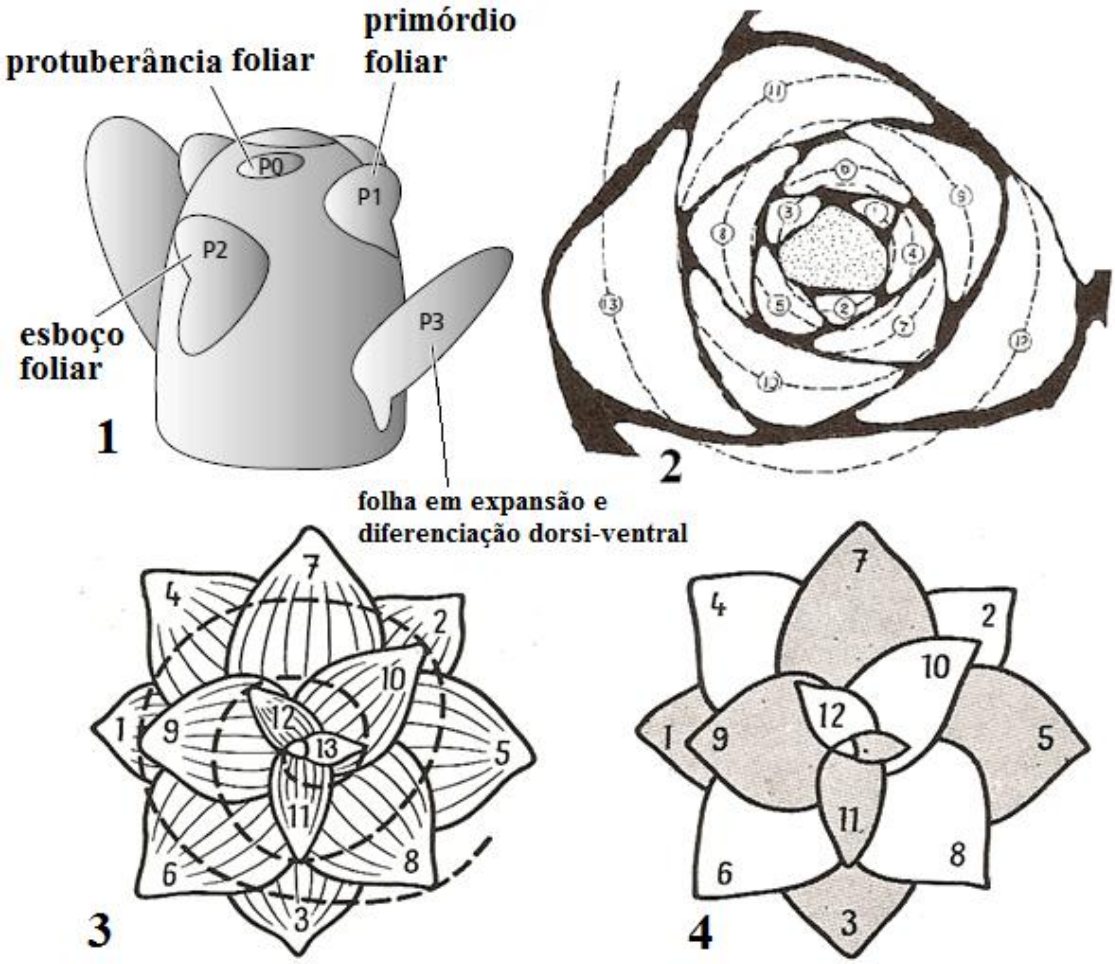



**FIGURA** 378 – Origem das folhas no meristema apical caulinar: 1, aspecto geral do desenvolvimento de uma protuberância foliar, num primórdio foliar, num esboço foliar e finalmente numa folha em expansão e diferenciação; 2, corte transversal do ápice de *Saxifraga* sp., observando-se a inserção (filotaxia) dos primórdios foliares (1 a 13); 3-4, roseta foliar de *Plantago* sp., observando-se a inserção (filotaxia) das folhas segundo uma espiral (3) que pode ser decomposta em duas hélices foliares, uma representada a cinzento e outra, a branco (4). Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

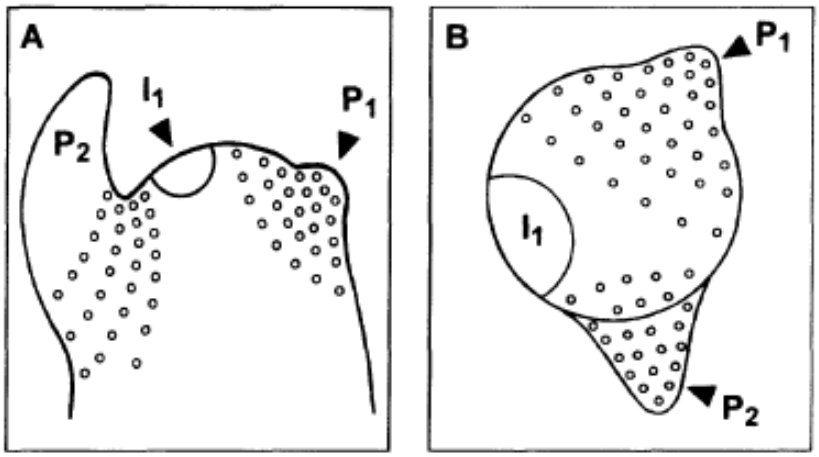



**FIGURA** 379 – Corte transversal do meristema apical caulinar com representação do desenvolvimento dos primórdios foliares baseada na teoria do campo. Os primórdios foliares já formados P1 e P2 produzem inibidores, representados pelos pequenos círculos, que só permitem que o desenvolvimento de outros primórdios aconteça a uma distância razoável, livre da influência daqueles. O início da formação de um terceiro primórdio (I1) começa a ser perceptível em (A) vai progressivamente evoluir para a formação de um terceiro primórdio em (B). BECK (2009).

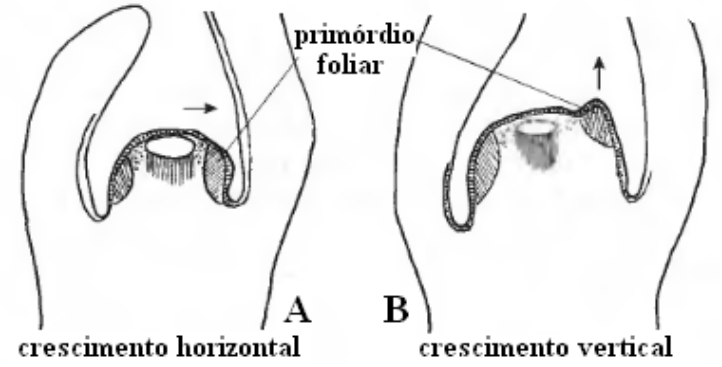



**FIGURA** 380 – O desenvolvimento do primórdio foliar compreende uma primeira fase de crescimento horizontal que é logo seguida de crescimento vertical. Adap CAMEFORT (1997).

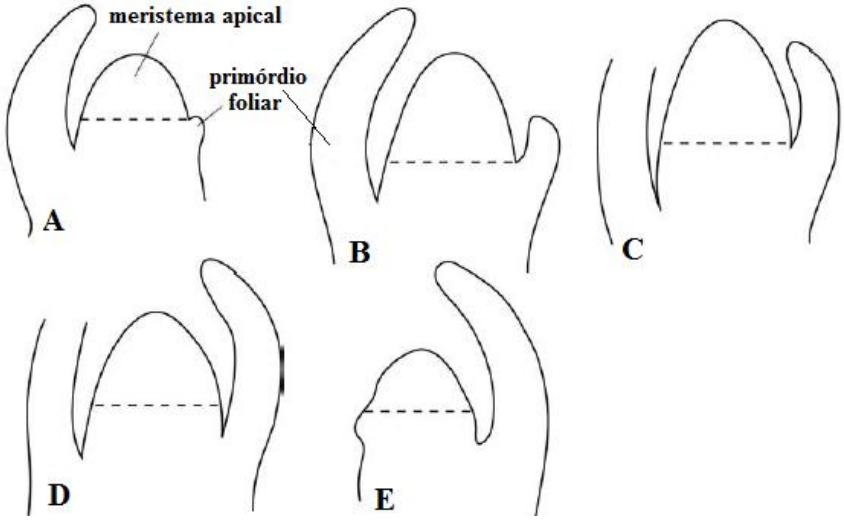



**FIGURA** 381 – Diagrama da variação nas dimensões do meristema apical durante o plastocromo. Verifica-se um alongamento do meristema apical a acompanhar a formação e crescimento de um primórdio foliar (A-C) seguida da diminuição das suas dimensões, a anteceder a formação de um novo primórdio (D-E). BECK (2009).

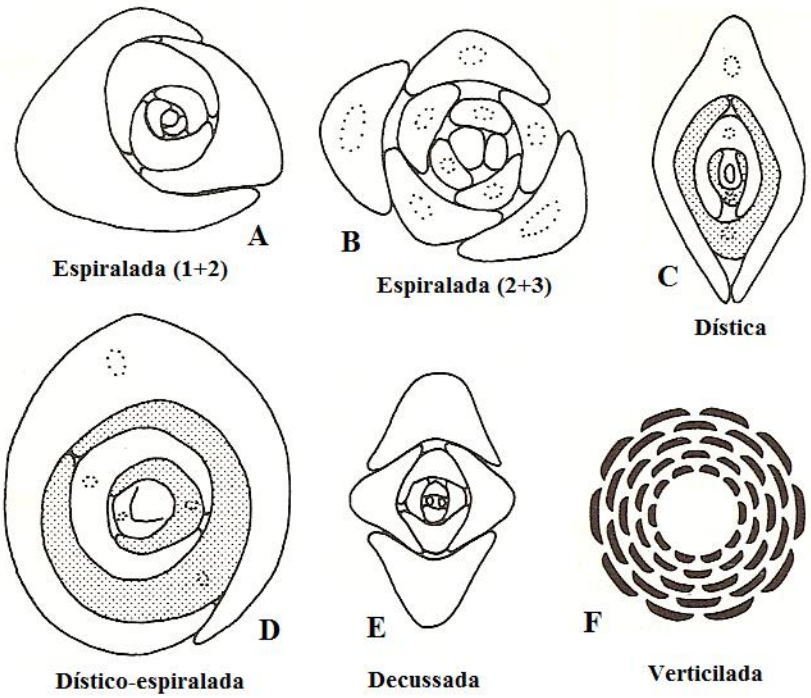



**FIGURA** 382 – Tipos principais de filotaxia observada a partir de cortes transversais na região do meristema apical caulinar: A, *Bellis perennis;* B, *Jasminum fruticans;* C, *Bupleurum perfoliatum; D, Rhoeo discolor;* E, *Syringa vulgaris;* F, *Hippuris vulgaris*. Adap. CUTTER (1987).

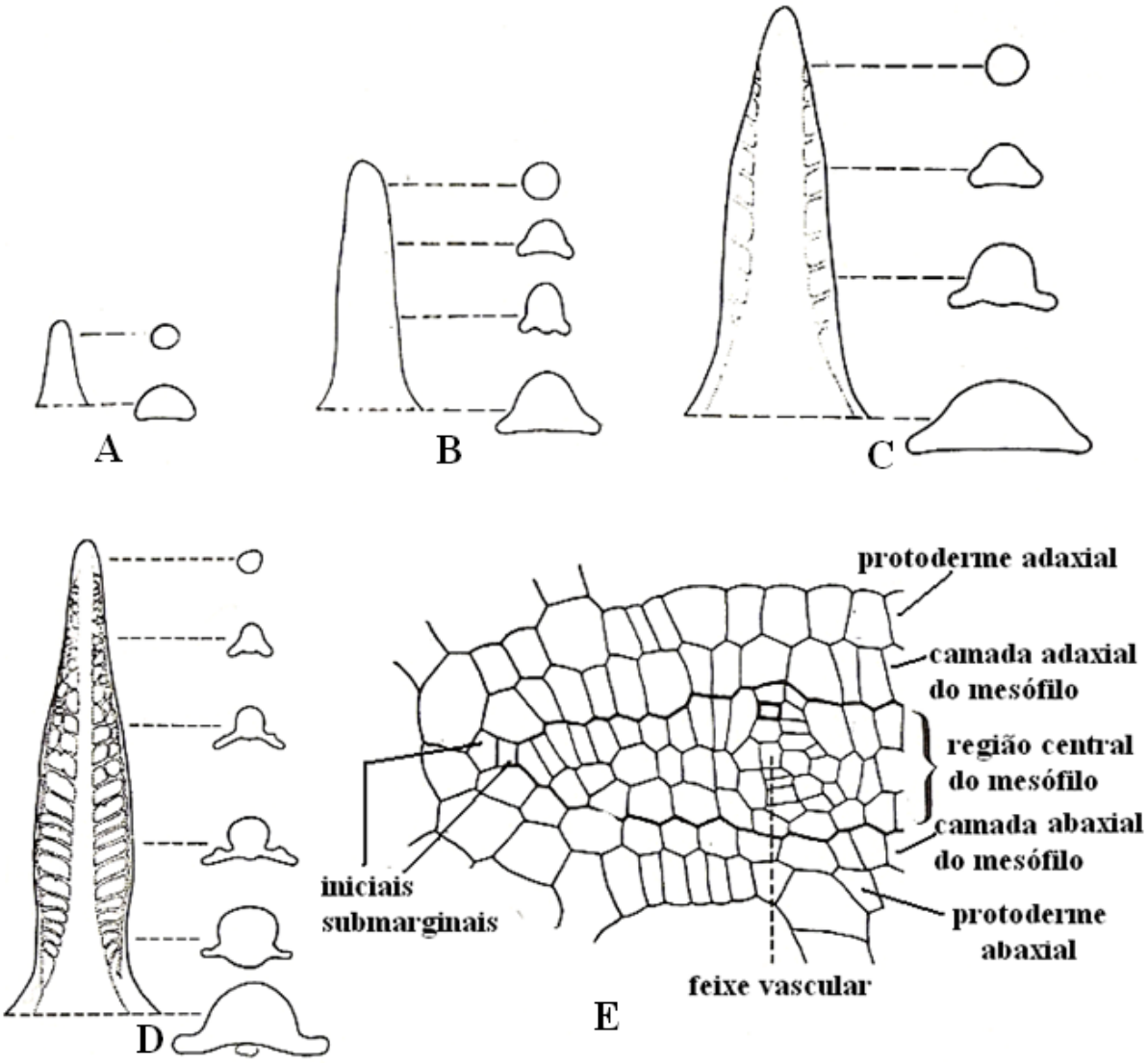



**FIGURA** 383 – Diagramas de cortes longitudinais e transversais de um primórdio foliar de *Nicotiana tabacum* em diferentes estádios de desenvolvimento: A, primórdio foliar, numa fase muito inicial; B, primórdio já com uma estreita margem a partir da qual se irá desenvolver o limbo; C, primórdio em que as primeiras nervuras laterais começam a formar-se; D, primórdio com 5mm de comprimento em que o sistema vascular começa a apresentar-se organizado; E, corte transversal na região marginal da folha observando-se a origem do mesófilo, feixe vascular e margem foliar. Adap. WAREING (1990).

Mas, que meristemas asseguram o crescimento dos esboços folheares?

O esboço folhear empreende antes do mais um alongamento para cima mercê das divisões sucessivas das células do seu ápice, dizendo-se por isso que empreende **crescimento apical**. Este crescimento apical é sobretudo evidente no caso das folhas das eudicotiledóneas, em que se pode falar de um verdadeiro **meristema apical**, mas ele cessa normalmente cedo nas folhas das monocotiledóneas e das gimnospérmicas devendo-se o alongamento das folhas neste caso sobretudo à actividade de um **meristema basal** ou **intercalar**, localizado na base da folha.

O esboço folhear empreende também expansão lateral. Este crescimento lateral, marginal, em que intervêm células meristemáticas localizadas ao longo de toda a margem do esboço folhear — as iniciais marginais que no seu conjunto formam o **meristema marginal** — pode ser mais ou menos intenso, o que tem como consequência uma maior ou menor expansão do limbo.

Nas monocotiledóneas, cujas folhas apresentam geralmente bainha, o desenvolvimento desta é bastante precoce e faz-se a partir de um esboço de bainha que cresce rapidamente antes que o limbo tenha atingido um desenvolvimento apreciável.

No alongamento do limbo, tem maior importância a actividade das iniciais do meristema basal. Este facto, associado à menor actividade das iniciais marginais é responsável pela forma geralmente alongada e estreita das folhas das monocotiledóneas.

As folhas atípicas da generalidade das palmeiras bem como as folhas unifaciais de algumas monocotiledóneas *(e.g., Acorus calamus)* têm padrões de desenvolvimento diferentes.

Nas eudicotiledóneas o crescimento apical é frequentemente mais prolongado, embora seja complementado também, muitas vezes, com uma fase mais tardia de crescimento basal.

CUTTER (1971) utiliza a designação de **meristema adaxial** para referenciar um grupo de iniciais que em certos casos (*Acorus,* filódios de *Acacia* ) promovem um grande desenvolvimento do pecíolo e da nervura média que tomam por isso um aspecto laminar.

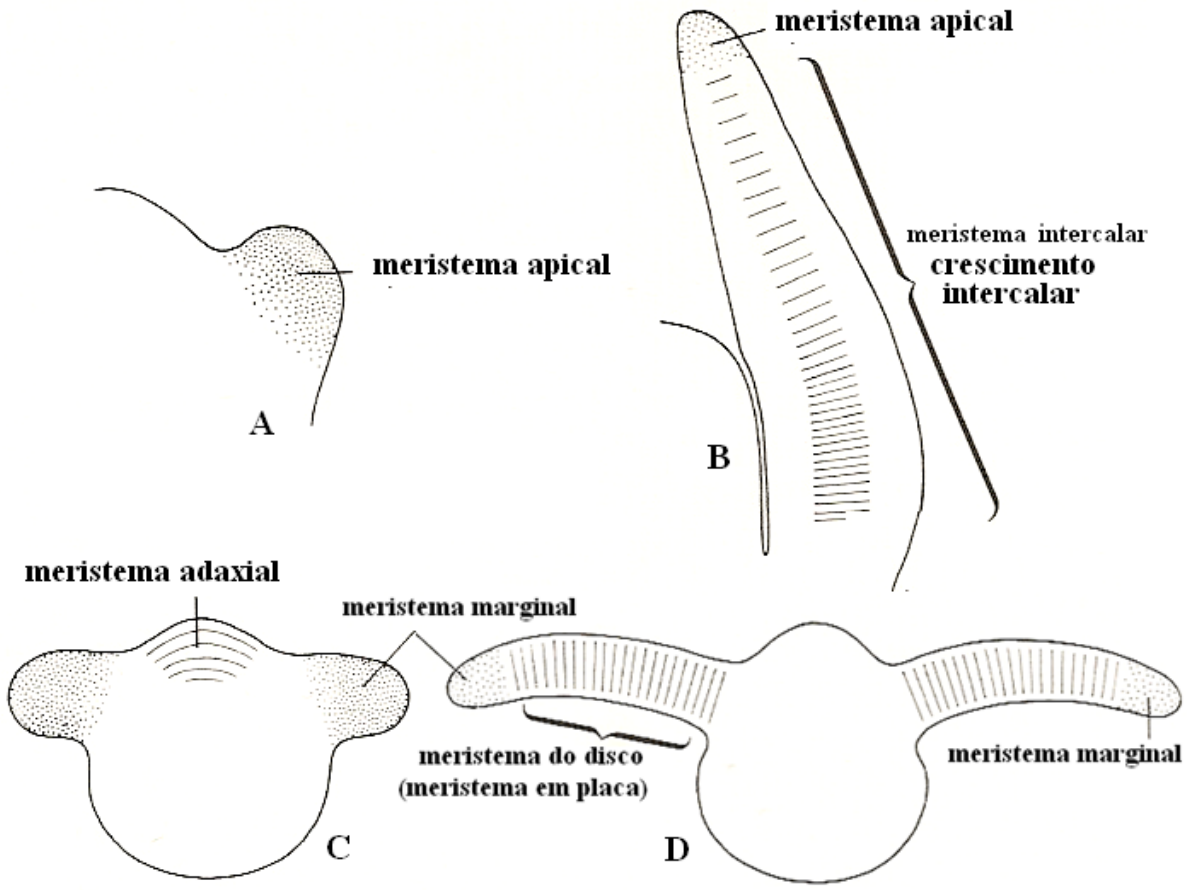



**FIGURA** 384 – Diagrama ilustrando os vários meristemas envolvidos no desenvolvimento do primórdio foliar numa folha diferenciada: A-B, cortes longitudinais; C-D, cortes transversais. CUTTER (1987).

CUTTER (1987) utiliza ainda a designação de **meristema do disco** ou **meristema em placa** ("plate meristem") para referenciar os vários grupos de inicias que dispersos no interior do limbo actuam conjuntamente com as iniciais marginais no sentido de promover a expansão lateral do limbo. Estas iniciais, parecem ser particularmente activas no caso das folhas de *Xanthium*. No entanto, não é certo que esta expansão "interna" do limbo se não deva pura e simplesmente a um aumento do tamanho das células (**FIGURA** 392). Segundo RAVEN *et al.* (2004), desde o início do desenvolvimento do limbo, estabelece-se um certo número de camadas celulares no mesófilo. Este padrão de camadas é mantido por causa do predomínio das divisões anticlinais entre as camadas, embora o número de camadas possa aumentar durante o desenvolvimento posterior. Este tipo de actividade meristemática é atribuído ao meristema em placa. As diferenças nas taxas de divisão e expansão celulares nas várias camadas do limbo resultam na formação de numerosos espaços intercelulares e produzem o mesofilo característico da folha.

De modo geral, a folha pára de crescer primeiro no ápice e depois na base.

Comparado ao crescimento do caule, o crescimento da maioria das folhas é de muito curta duração.

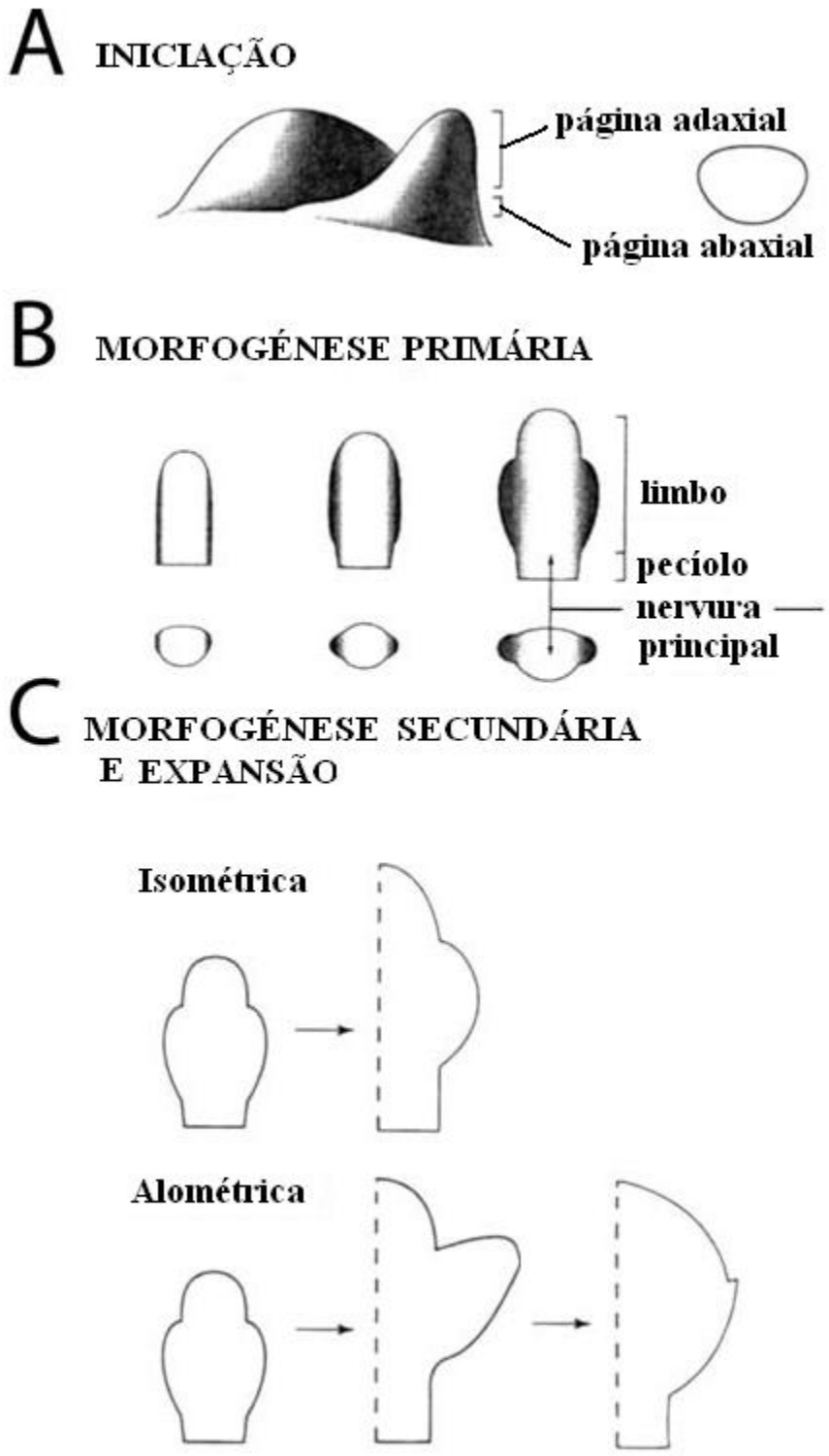



**FIGURA** 385 – Diagrama que ilustra três fases da morfogénese foliar. A, Iniciação da morfogénese em que o primórdio foliar expressa já simetria dorsiventral (adaxial/abaxial); B, morfogénese primária em que o meristema marginal (representado a negro) expressa sua capacidade em diferenciar o limbo, incluindo se for caso disso, segmentos ou folíolos; C, morfogénese secundária, em que se verifica expansão tanto isométrica (conservadora da forma original) como alométrica (capaz de alterar a forma inicial). BECK (2009).

No que respeita à maturação dos tecidos refira-se que esta progride nas folhas sempre em sentido basípeto (ou seja do ápice para a base) apenas este facto é mais pronunciado, como regra, nas folhas das monocotiledóneas e gimnospérmicas do que nas das eudicotiledóneas.

A espessura da folha depende da intensidade com que se dá o aumento de tamanho das células recém-formadas pelos meristemas e também do número de divisões periclinais que estas células empreendem subsequentemente à sua formação.

As dimensões e a forma final da folha dependem não tanto da forma inicial e tamanho dos primórdios mas sobretudo do número, distribuição e orientação das divisões celulares assim como da intensidade com que se verificam as divisões celulares nas diferentes regiões da folha jovem.

Mesmo nas folhas com nervação paralelinérvea, como regra, as nervuras paralelas contíguas têm ligação entre si através de pequenas anastomoses, formando um sistema fechado. Apenas muito raramente, como acontece em *Kingdonia uniflora*, *Ginkgo* e em alguns fetos, o sistema vascular da folha é aberto já que as nervuras contíguas não apresentam interligadas através de anastomoses.

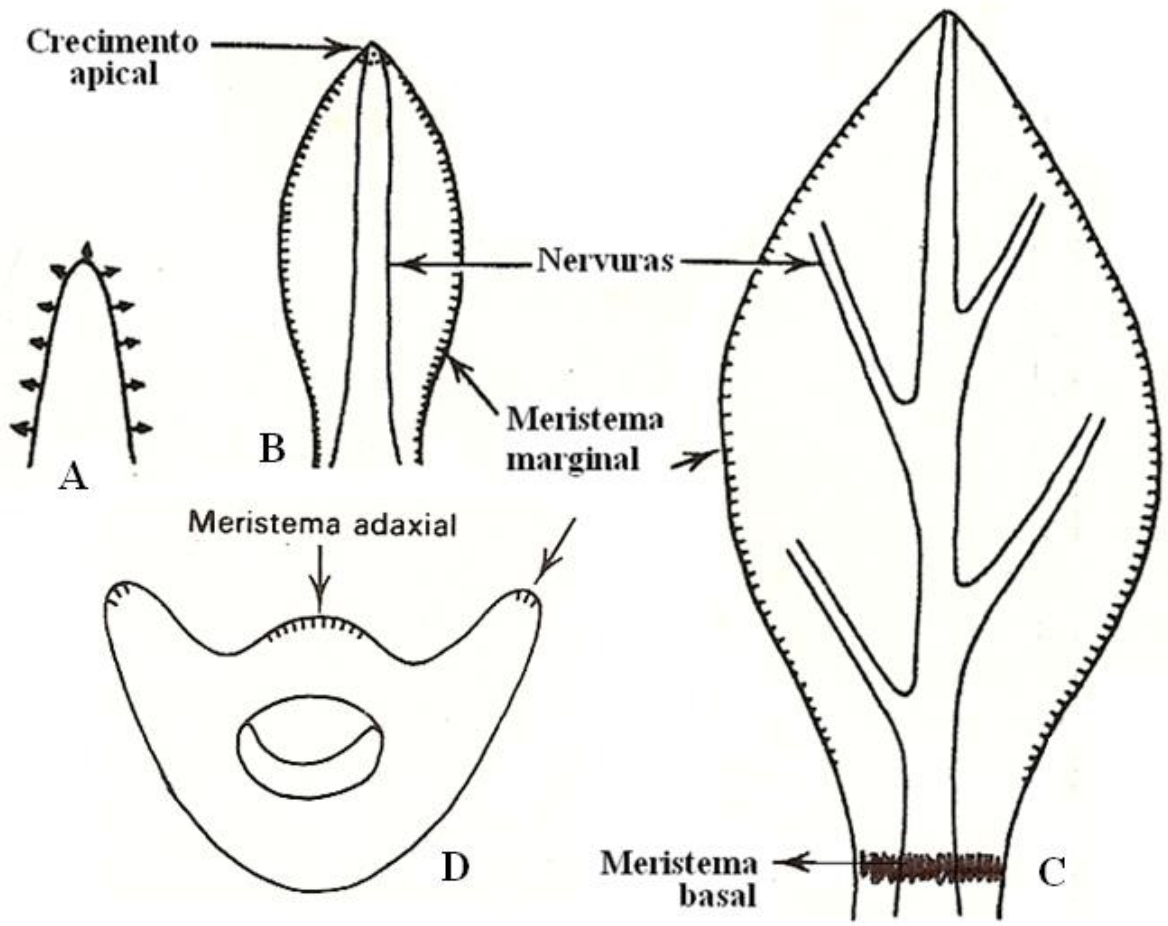



**FIGURA** 386 - Algumas fases do crescimento de uma folha de uma eudicotiledónea, desde o estado de esboço folhear sendo referenciada a localização dos vários meristemas envolvidos. O crescimento apical do primórdio foliar é de curta duração. A expansão e o aumento em comprimento da folha, ocorre em grande parte pelo crescimento intercalar, ou seja, pela divisão e aumento celulares por toda a folha. A importância do crescimento basal é também determinante em muitas folhas, caso por exemplo, das folhas lineares das gramíneas. A, primórdio foliar; B-C, crescimento do limbo por acção do meristema marginal e diferenciação das nervuras principais; D, corte transversal ilustrando a localização dos meristemas marginal e adaxial. Adap. ESAU (2002).

As folhas compostas e as profundamente recortadas têm padrões histogénicos mais complexos, sendo os folíolos e os segmentos do limbo originados como porções, individualizadas, distintas, (**primórdios** e **esboços foliolares** ou dos segmentos) e crescendo depois cada qual como as folhas simples.

No caso das folhas compostas são normalmente reconhecidos três padrões distintos de diferenciação e desenvolvimento dos folíolos, o **basípeto**, o **acrópeto** e o **divergente**. No primeiro caso, o mais comum, o crescimento dos folíolos faz-se da região distal para a região proximal da folha. No desenvolvimento acrópeto acontece o inverso, ou seja, o crescimento dos folíolos faz-se da região proximal para a região basal da folha, enquanto no desenvolvimento divergente o crescimento dos folíolos é maior num ponto médio da folha e prossegue depois tanto para a região proximal como para a distal.

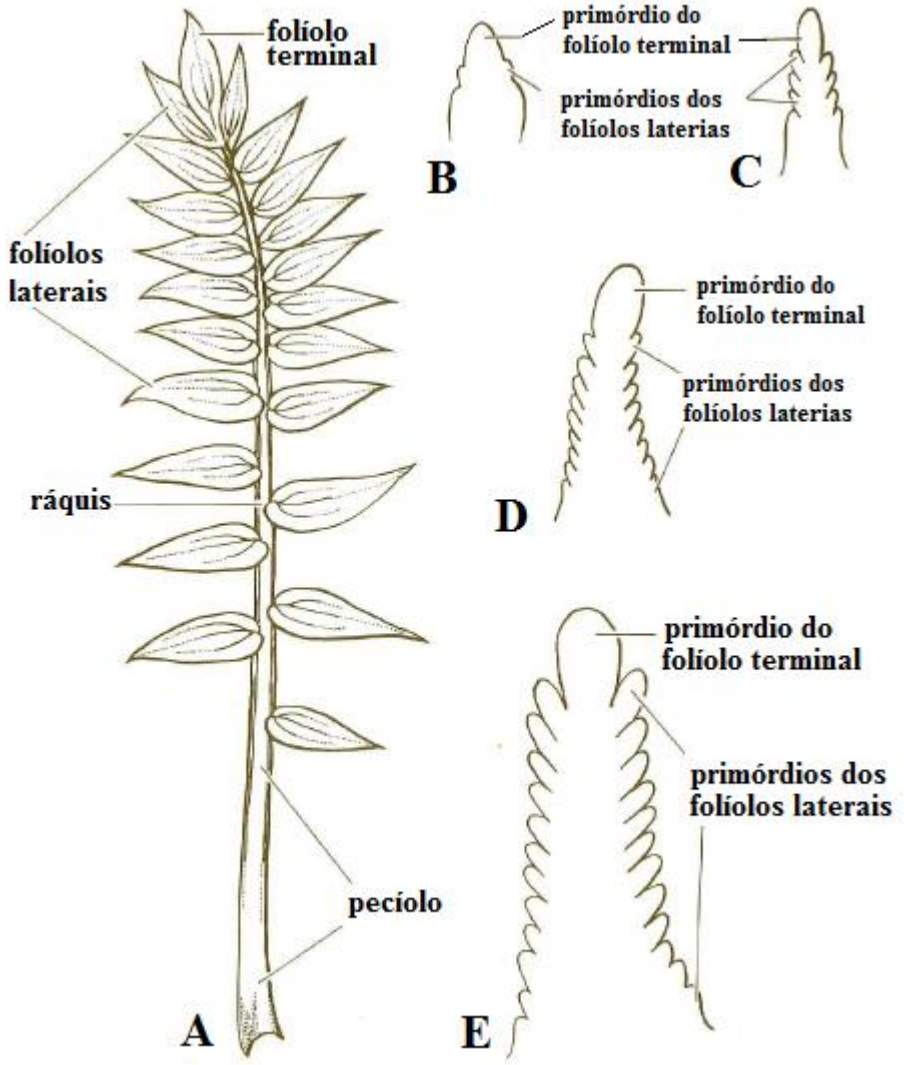



**FIGURA** 387 - Desenvolvimento de uma folha composta de *Polemonium caeruleum;* A, folha completamente diferenciada; B-E, estádios sucessivos do desenvolvimento basípeto dos folíolos laterais. GIFFORD & FOSTER (1989).

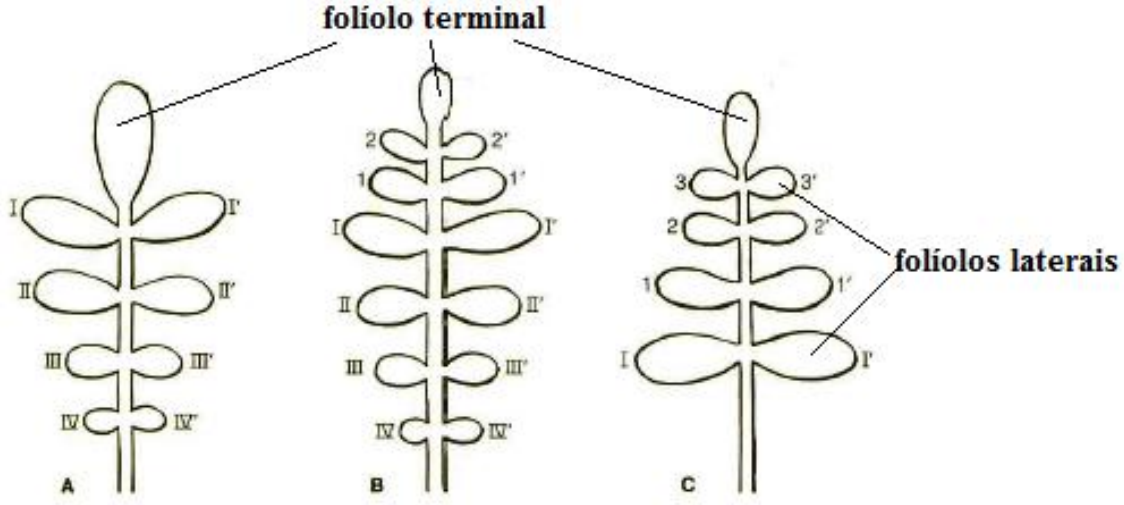



**FIGURA** 388 - Diagramas que ilustram os três diferentes padrões de desenvolvimento dos folíolos nas folhas compostas: A, desenvolvimento basípeto; B, desenvolvimento divergente; C, desenvolvimento acrópeto. Série de folíolos com desenvolvimento basípeto assinaladas com números romanos, I-I´,II-II´, etc.); Série de folíolos com desenvolvimento acrópeto assinaladas com números árabes, 1-1´, 2-2´, etc.). GIFFORD & FOSTER (1989).

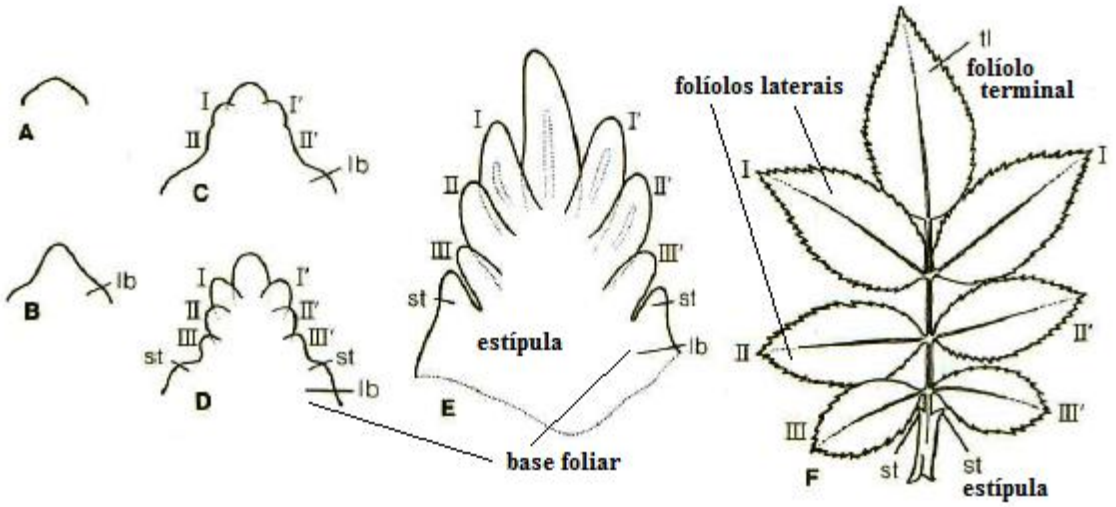



**FIGURA** 389 - Desenvolvimento de uma folha composta de *Rosa* sp.; A-B, protuberância foliar; C-E, fases progressivas do desenvolvimento do primórdio foliar. As estipulas (st) têm origem na base foliar (Ib) e os folíolos laterais (I, II, III, I', II', III') seguem um padrão de desenvolvimento basípeto; F, folha adulta, plenamente diferenciada. GIFFORD & FOSTER (1989).

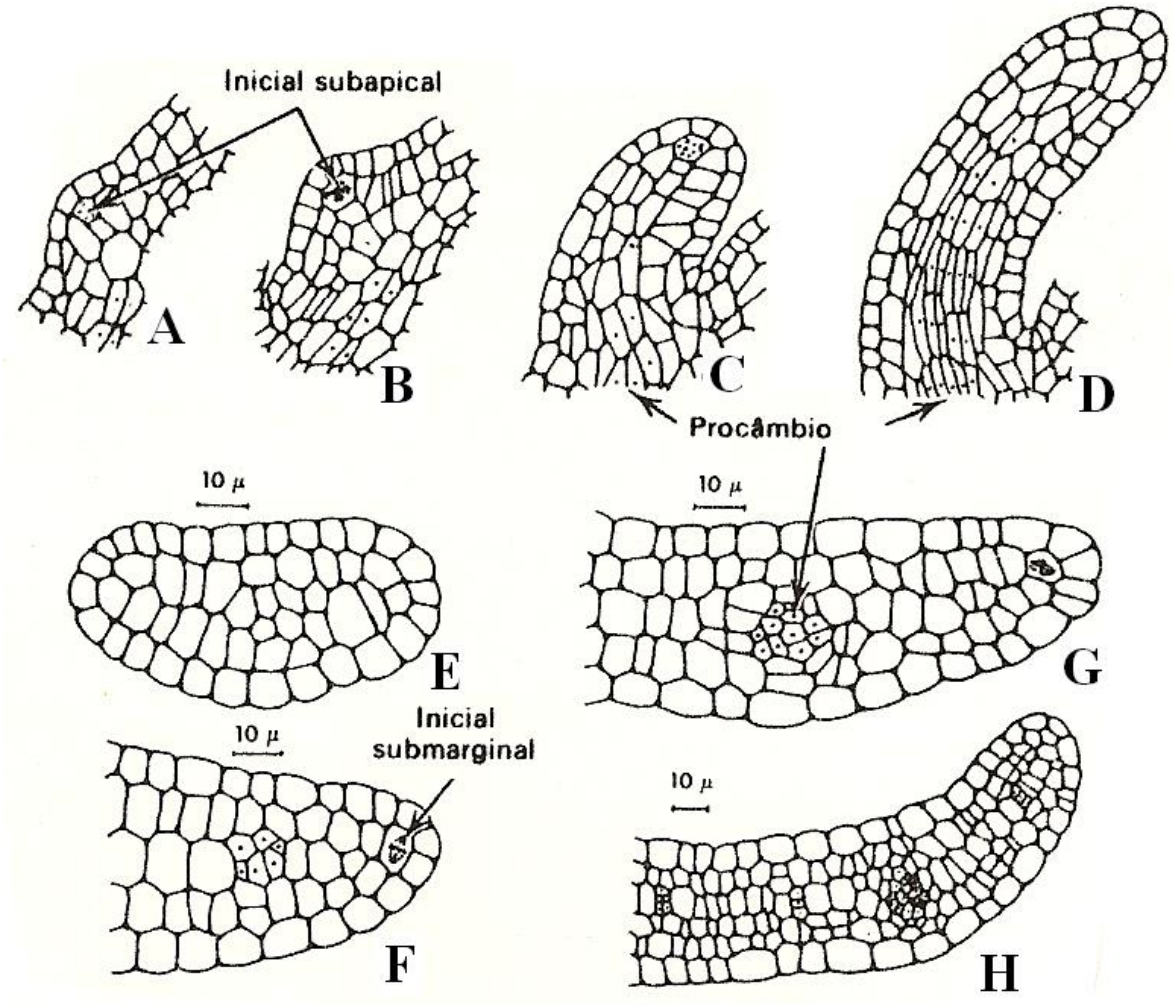



**FIGURA** 390 - Origem do primórdio foliar e do limbo da folha do linho (*Linum* sp.): A-B, emergência do primórdio foliar; C-D, crescimento para cima (terminal) do primórdio; E-H, crescimento em superfície do limbo e diferenciação interna dos tecidos. ESAU (2002).

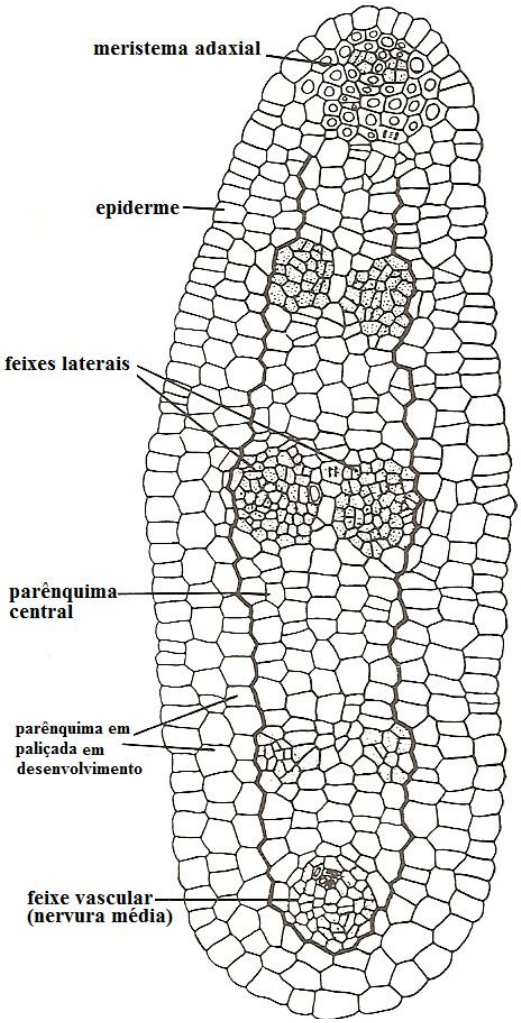



**FIGURA** 391 – Corte transversal de um filódio (folha reduzida ao pecíolo) de *Acacia longifolia*, em desenvolvimento. O meristema adaxial, que ocupa a posição e tem um funcionamento homólogo a um meristema apical está prestes a concluir a sua actividade. Os clorênquimas encontram-se em fase de diferenciação. CUTTER (1987).

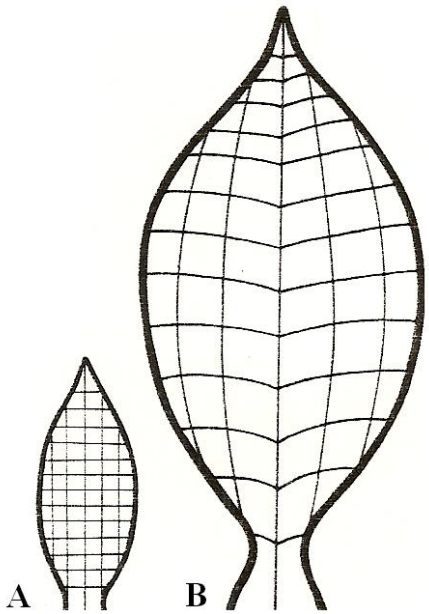



**FIGURA** 392 - Nas folhas, á semelhança do que se passa na raiz e no caule, o crescimento, também se faz, numa 1ª fase, por divisão celular (meresis) e, posteriormente, por aumento de tamanho das células (auxesis). Em **A**, a folha já concluiu praticamente, esta 1ª fase pelo que a passagem para **B**, se deve, quase exclusivamente, a um aumento de tamanho das células recém-formadas.

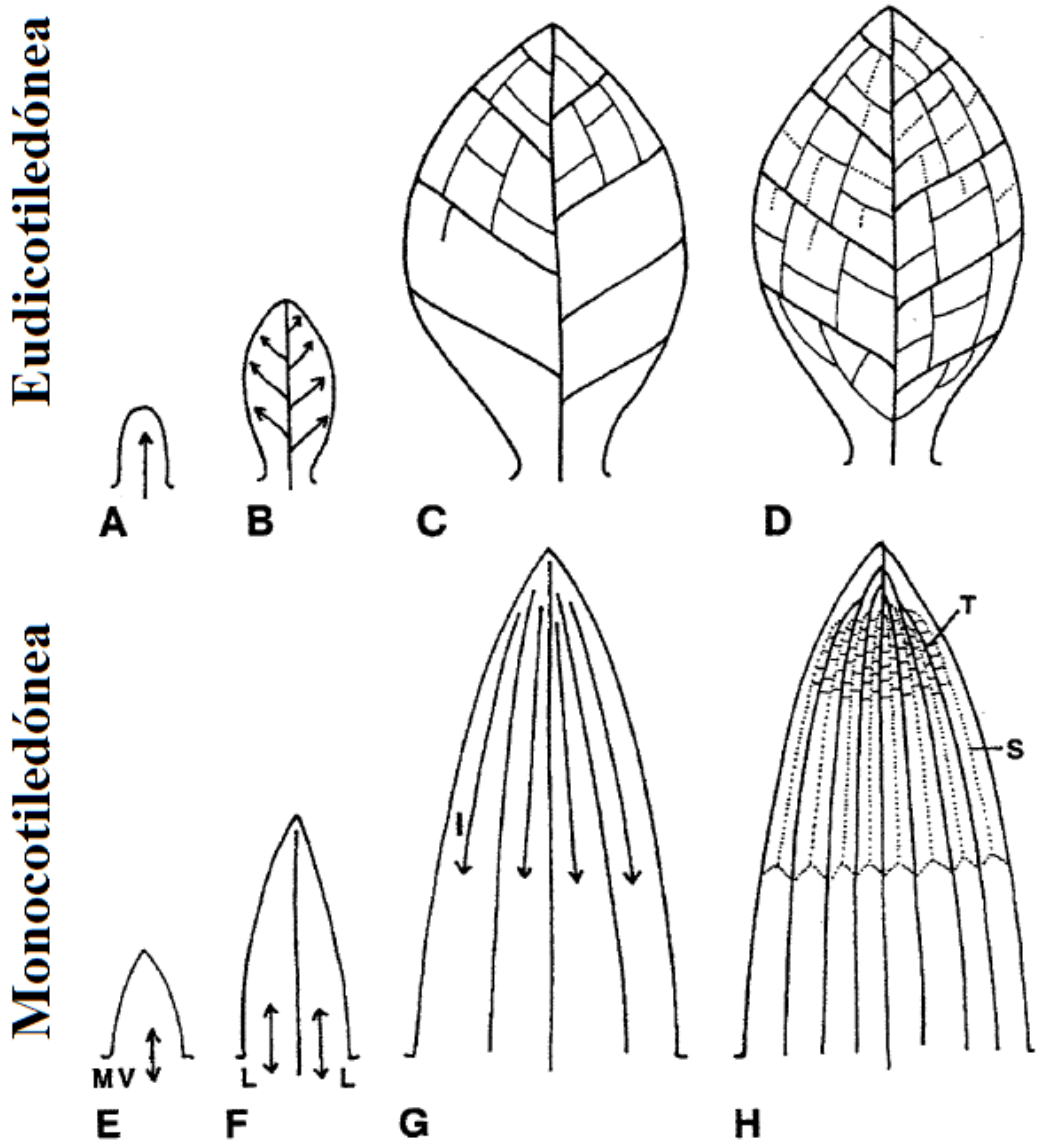



**FIGURA** 393 – Desenvolvimento do sistema vascular em folhas de eudicotiledóneas (A-D) *Arabidopsis* e monocotiledóneas, *Zea mays* (E-H). A, desenvolvimento acrópeto da nervura principal a partir do tecido vascular do caule; B, formação progressiva das nervuras secundárias; C, formação simultânea das nervuras de 3ª ordem que se inicia próximo do ápice foliar tendo depois crescimento basípeto; D, formação das nervuras de 4ª ordem e das terminações das nervuras, estas têm também maturação basípeta, progredindo do ápice foliar para o pecíolo; E, formação da nervura principal (MV) que tem crescimento inicialmente acrópeto mas depois também basípeto até estabelecer ligação com os tecidos condutores do caule; F, formação de importantes nervuras laterais com um padrão semelhante ao descrito anteriormente; G, formação de nervuras intermédias longitudinais (I) na porção distal da folha; H, formação de pequenas nervuras longitudinais (S) e transversais (T). **Em síntese:** O desenvolvimento vascular inicia-se com a diferenciação do procâmbio da futura nervura principal. Este procâmbio diferencia-se para cima entrando no primórdio como uma extensão do procâmbio do rastro foliar. Todas as nervuras de maior calibre se desenvolvem para cima e/ou para fora em direcção às margens da folha, em continuidade com as nervuras de maior porte. Assim, o ápice foliar é a primeira parte da folha a ter um sistema de nervuras completo. A maturação da folha dá-se do ápice para a base. BECK (2009).

O desenvolvimento das folhas de monocotiledóneas apresenta algumas diferenças em relação às eudicotiledóneas. Nas gramíneas, o desenvolvimento da base da bainha é precoce, pois a actividade de crescimento alastra lateralmente a partir dos flancos do primórdio foliar em desenvolvimento, envolvendo completamente o ápice do caule. À medida que o primórdio cresce em comprimento, ele gradualmente adquire a forma de um capuz. O desenvolvimento posterior do limbo ocorre de modo linear, com novas células sendo acrescentadas pela actividade de um poderoso meristema basal intercalar responsável pelo alongamento da

folha. O crescimento da bainha tem um início relativamente tardio. Os limites entre o limbo e abainha só são perceptíveis mais tarde.

O desenvolvimento do sistema vascular das folhas de gramíneas inicia-se pelo feixe da nervura média. Um cordão procambial, começa por se desenvolver para cima em direcção à folha e para baixo em direcção ao caule para se ligar com os feixes pré-existentes. Nervuras longitudinais, formadas subsequentemente, crescem de modo similar de ambos os lados do feixe da nervura média; as maiores. Interconexões transversais iniciam-se no ápice do limbo e progridem depois em direcção à base do limbo.

O meristema apical caulinar é igualmente responsável nas espécies lenhosas pela diferenciação dos catáfilos ou escamas dos gomos. A homologia destes com as folhas vegetativas é bastante evidente nalgumas espécies, como é o caso de *Ribes sanguineum*, em que os catáfilos, folhas reduzidas ao pecíolo, apresentam um limbo rudimentar na sua extremidade. Além disso podem observar-se formas de transição entre os catáfilos e as folhas (STERN *et al.*, 2010).

### CONTROLO DO DESENVOLVIMENTO FOLIAR

Algumas das principais questões relacionadas com o controlo do desenvolvimento foliar não encontraram ainda resposta. A forma e as dimensões da folha encontram-se já determinadas no estado de primórdio foliar ou podem vir a ser alteradas se se modificarem as condições do meio? Folhas diferentes têm origem em primórdios obrigatoriamente diferentes?

Para tentar responder a estas questões diversos estudos têm sido conduzidos com base em espécies vegetais que apresentam heterofilia em sentido restrito, ou seja, desenvolvimento de dois ou mais tipos de folhas vegetativas diferentes, em simultâneo, num dado momento (e.g., *Sagitaria* spp., *Drynaria* spp.) ou em fases diferentes do seu ciclo vegetativo (e.g., *Eucalyptus* spp., *Acacia* spp.).

STEEVES & SUSSEX (1989), referem estudos efectuados com *Proserpinaca palustris*, uma haloragidácea anfíbia, cujas folhas submersas são finamente recortadas enquanto as dos lançamentos aéreos são inteiras ou com recorte marginal, existindo toda uma série de formas de transição. Tendo por base uma alteração das condições de desenvolvimento dos lançamentos, emersos ou imersos, em condições de dias longos ou dias curtos foi possível influenciar a forma final das folhas mesmo quando as alterações se verificavam numa fase tardia de desenvolvimento dos primórdios foliares. Ao invés, como referem aqueles mesmos autores, no caso de outras espécies, os resultados parecem demonstrar, que só uma alteração das condições ambientais ou do equilíbrio hormonal numa fase precoce de desenvolvimento dos primórdios parece poder fazer alterar a sua forma final.

As gavinhas de natureza foliar, são folhas modificadas que exibem **tigmotropismo**, ou seja, capacidade de resposta ao contacto com um objecto. As **gavinhas** permitem à planta enrolar-se ao suporte e exibir hábito trepador. Conseguem-no de uma forma aparentemente muito simples: as células que tocam o suporte tornam-se levemente mais curtas, enquanto as do lado oposto se alongam bastante.

## DIFERENCIAÇÃO DOS TECIDOS DA FOLHA

A epiderme é originada na camada mais externa das iniciais meristemáticas, a protoderme. Na origem da epiderme podem também participar camadas internas à protoderme.

Alguns autores usam o termo **meristemóide** para designar os pequenos agregados de iniciais que distribuídos, de modo mais ou menos regular, entre tecidos em vias de diferenciação, originam os estomas, tricomas, estruturas secretórias...etc. Outros autores não aceitam aquele conceito e preferem interpretar estas estruturas como tendo origem em **células residuais da protoderme**. Na diferenciação do mesófilo começa normalmente por dar-se um alongamento anticlinal das suas células que empreendem depois um processo de diferenciação propriamente dito, originando clorênquima em paliçada ou lacunoso, ou ambos, consoante os casos.

### RELAÇÃO ENTRE OS TECIDOS VASCULARES DO CAULE E DA FOLHA

O padrão formado pelos feixes vasculares no caule reflecte a estreita relação estrutural e de desenvolvimento existente entre o caule e seus apêndices laterais, as folhas. O termo **"sistema caulinar"** serve não apenas como **designação geral para estes dois órgãos vegetativos**, mas também como uma expressão de sua íntima associação física e de desenvolvimento.

De facto nunca é demais repetir que os tecidos da folha estão em estreita continuidade com os tecidos correspondentes do caule, devendo as folhas considerar-se — até porque têm origem no mesmo meristema — meras expansões exógenas, laterais, do caule.

Os cordões procambiais do caule têm origem abaixo do meristema apical, sob os primórdios foliares em desenvolvimento, e algumas vezes estão presentes abaixo dos locais de origem dos futuros primórdios foliares, mesmo antes de estes serem discerníveis. A medida que o primórdio foliar cresce em comprimento, os feixes procambiais também se diferenciam na sua direcção. **Desde o início, o sistema procambial da folha é contínuo com o do caule**.

Em cada nó, um ou mais feixes vasculares divergem do cilindro de feixes do caule, atravessam o córtex e entram na folha ou folhas inseridas neste nó. As expansões do sistema vascular do caule em direcção às folhas são os **traços foliares.** No cilindro vascular, as regiões de tecido fundamental localizadas acima do nível onde os traços foliares divergem em direcção às folhas são chamadas **lacunas foliares**. Uma folha pode ter um ou mais traços foliares associadas a uma ou mais lacunas foliares.

O desenvolvimento do tecido vascular, tem origem bastante cedo, quando ainda na transição do primórdio para o esboço folhear se dá o crescimento de um cordão procambial, de cuja diferenciação resultará mais tarde a nervura principal. Mesmo nas monocotiledóneas, é frequente haver, embora não tão evidente, uma nervura principal, central, é a esta que nos referimos, e que se diferencia desde logo em continuidade com a do rastro foliar no caule.

A diferenciação do procâmbio é geralmente um processo contínuo ocorre nas folhas de forma basífuga, ou seja, a nervura principal diferencia-se da base para o ápice e as laterais, da nervura principal em direcção às margens. Por outro lado, a formação de feixes vasculares pode dar-se até fases bastante tardias da diferenciação do limbo pois o parênquima situado entre as nervuras já formadas, mantém, normalmente por bastante tempo, a capacidade de originar outros feixes procambiais.

Conforme refere GEMMELL (1981) o protofloema é o primeiro tecido vascular que se diferencia, só mais tarde são reconhecíveis os primeiros elementos do protoxilema. Ambos se diferenciam geralmente durante a fase de expansão e alongamento foliar e apenas uma vez terminada esta começam a diferenciar-se os elementos do metafloema e metaxilema de forma basípeta.

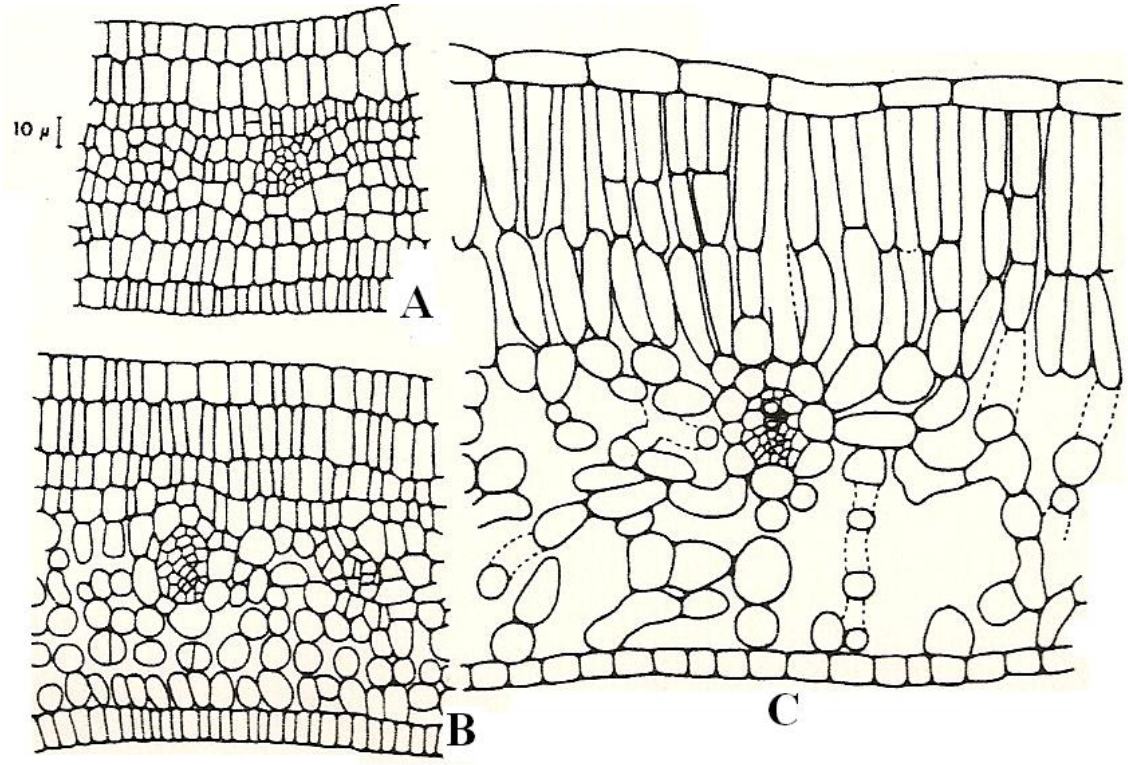



**FIGURA** 394 - Aspectos progressivos da diferenciação do mesófilo numa folha de *Pyrus* sp. ESAU (2002).

# 8.4. ABSCISÃO FOLIAR

Nas plantas lenhosas a esfoliação é um fenómeno natural e que:

- é total e se repete anualmente nas espécies caducifólias;
- ou, como acontece nas espécies perenifólias, se faz de forma gradual, sendo as folhas renovadas ao fim de alguns anos (embora nunca todas simultaneamente).

Em qualquer dos casos o processo de esfoliação é controlado hormonalmente pela própria planta que para tal diferencia a seu tempo, normalmente na base do pecíolo, a chamada **região** ou **zona de abcisão ou abscisão**. Esta compreende duas camadas:

- a **camada protectora** ou de **cicatrização** , mais interna, com a função de proteger da dessecação e dos parasitas, a superfície que fica exposta com a queda da folha.

Na sua origem está o depósito nas paredes celulares e espaços intercelulares, das células desta camada, de suberina, gomas e por vezes lenhina. O processo inclui também a obturação dos feixes vasculares por tilos ou gomas para sua protecção.

Nalgumas espécies, como sejam a figueira *(Ficus carica)* e a oliveira *(Olea europaea)* esta camada protectora apenas se forma imediatamente após a queda da folha.

Esta camada é sempre substituída por uma periderme que se forma em continuidade com a periderme do ramo.

-a **camada de abcisão** ou **separação**, mais externa, na qual um conjunto de transformações histológicas possibilitam a separação da folha.

ESAU (2002) refere que as células que formam esta camada sofrem um dos três tipos de desintegração seguintes:

- 1) dissolução da lamela média;
- 2) dissolução da lamela média e da parede primária das células no todo ou em parte;
- 3) dissolução integral das células.

Nos primeiros dois casos a folha ficaria ainda presa ao ramo pelos feixes condutores, bastando assim a acção do vento ou de outros factores mecânicos para provocarem a sua queda.

A região de abcisão é por vezes perceptível externamente pela observação na base do pecíolo duma estreita constrição anelar.

Existe alguma evidência experimental de que o processo de abcisão foliar é controlado hormonalmente. Conforme refere FAHN (1990) foi possível demonstrar que em muitos casos a aplicação de auxinas inibe a abcisão foliar enquanto o etileno parece actuar em sentido inverso, promovendo a síntese das enzimas responsáveis pela degradação da parede das células da camada de abcisão.

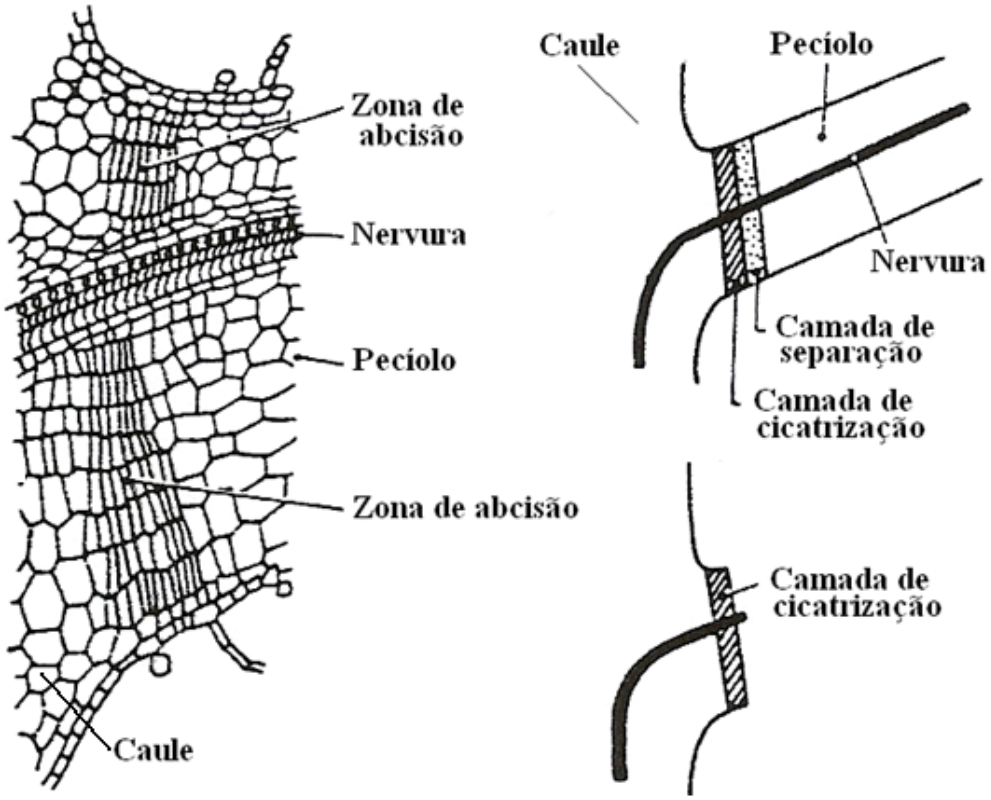



**FIGURA** 395 - À esquerda, zona de abcisão numa fase inicial de formação; à direita, diagrama da formação das camadas de separação e de cicatrização, e sua localização. CAMEFORT (1997).

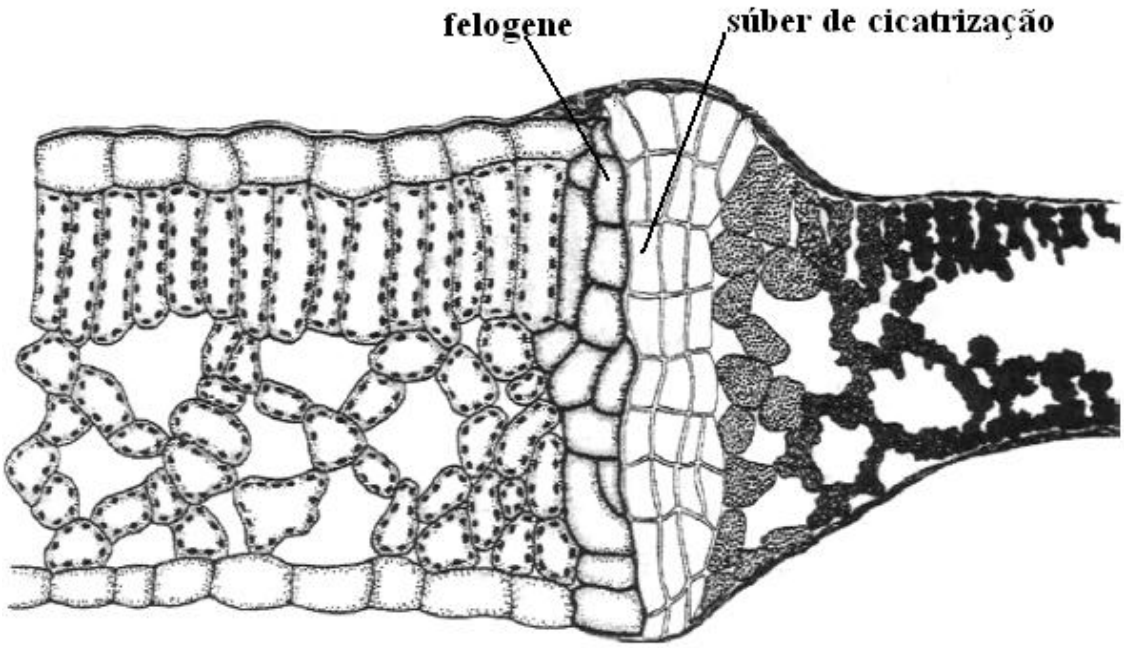



**FIGURA** 396 – Formação de uma camada de cicatrização - constituída por súber e que tem origem numa felogene - a separar a parte infectada de uma folha impedindo que a infecção alastre à parte do limbo ainda não atingida. CUTTER (1987).

As perfurações que se podem observar nas folhas fenestradas de *Monstera* e *Aponogeton*, têm origem na necrose de parte dos tecidos durante a sua ontogénese.

Os **cletrófilos**, ou seja, folhas que estiveram sujeitas ao processo de **fenestração**, apresentam um limbo com perfurações. Na origem destas, esteve geralmente a formação de anéis dispersos de tecido suberizado que isolam as várias porções centrais de tecido, que, morrendo, deixam espaços que passam a constituir as perfurações.
Os cletrófilos ou folhas cletradas ou fenestradas são bastante raros, apenas ocorrendo em algumas aráceas *(e.g., Monstera deliciosa),* e em *Aponogeton madagascariensis.* Esta última é notável pelo aspecto fenestrado em elevadíssimo grau das suas folhas.

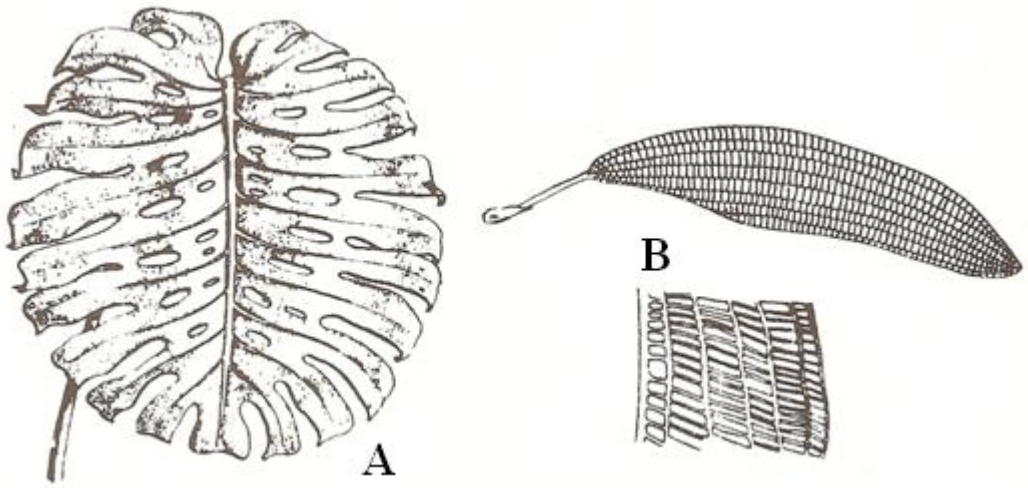



**FIGURA** 397 - A, Cletrófilo de *Monstera deliciosa;* B, cletrófilo de *Aponogeton madagascariensis,* aspecto geral e pormenor de parte duma das folhas em que é visível o seu aspecto altamente fenestrado. FONT QUER (1979).

# 9. A FLOR

## 9.1. INTRODUÇÃO

Vários factores ambientais, incluindo o comprimento do dia e a temperatura, estão envolvidos na indução da floração.

A flor tem como o caule ou raiz um meristema apical, mas que ao contrário daqueles e à semelhança do que acontece em relação à folha apresenta uma actividade muito mais limitada no tempo.

O desenvolvimento da flor ou da inflorescência põe termo à actividade do meristema apical caulinar.

Durante a transição para a floração, o ápice vegetativo caulinar passa por uma série de transformações estruturais e fisiológicas que levam à sua transformação em ápice reprodutor.

As plantas são normalmente agrupadas em: espécies de **dias curtos; dias longos** e **dias neutros.** As espécies de dias curtos florescem no início da primavera ou outono; elas devem passar por um fotoperíodo *menor* do que um comprimento crítico (*e.g.*, morangueiro). As plantas de dias longos, florescem principalmente no verão, ou seja, somente formarão flores se o período de luz for mais longo do que um comprimento crítico (*e.g.*, espinafre). As espécies de dias neutros florescem independentemente do comprimento do dia (*e.g*, girassol, ervilheira).

Visto que o ápice reprodutor exibe um padrão de crescimento determinado, a floração nas plantas anuais indica que estas estão-se aproximando do final do seu ciclo de vida. O mesmo acontece nas espécies monocárpicas plurianuais. Em contrapartida, na maioria das espécies perenes (pluricárpicas plurianuais) a floração é repetida periodicamente.

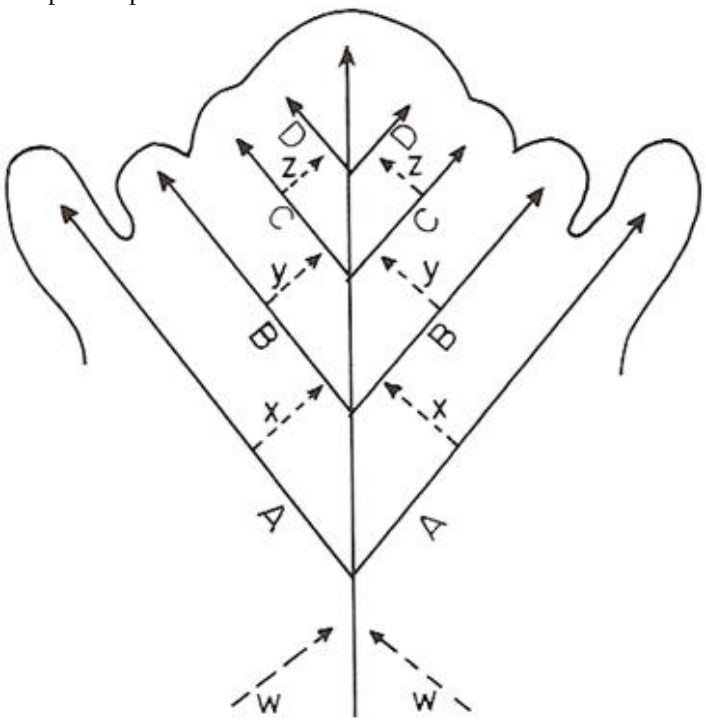



**FIGURA** 398 – Modelo que pretende ilustrar a sequência de eventos que ocorrem a seguir à indução floral e que explicam o desenvolvimento das diversas partes florais. O estímulo W dá início à transição floral activando o complexo de genes A, que controla a iniciação das sépalas e a produção de um indutor X, responsável pela activação do complexo de genes B, que controla a iniciação das pétalas, e assim por diante até estar concluída a formação da flor. STEEVES & SUSSEX (1989).

A transição do ápice vegetativo para o ápice floral é precedida pelo alongamento dos entrenós e pelo desenvolvimento precoce de gemas laterais abaixo do ápice. Verifica-se normalmente um aumento da actividade mitótica do ápice, acompanhado por mudanças nas suas dimensões e na sua organização. O ápice relativamente pequeno com o tipo de organização túnica-corpo torna-se bastante mais amplo e adquire uma forma semelhante a uma cúpula.

Os estádios iniciais do desenvolvimento das sépalas, pétalas, estames e carpelos são bastante similares aos das folhas. O desenvolvimento das diversas partes florais começa pelas sépalas, seguindo-se as pétalas, os estames e finalmente os carpelos. Esta ordem usual de desenvolvimento das diversas partes florais tem a mesma relação espacial relativa entre si. As partes florais podem permanecer separadas durante o seu desenvolvimento ou podem unir-se num mesmo verticilo (coalescência) ou entre peças de verticilos diferentes (adnação).

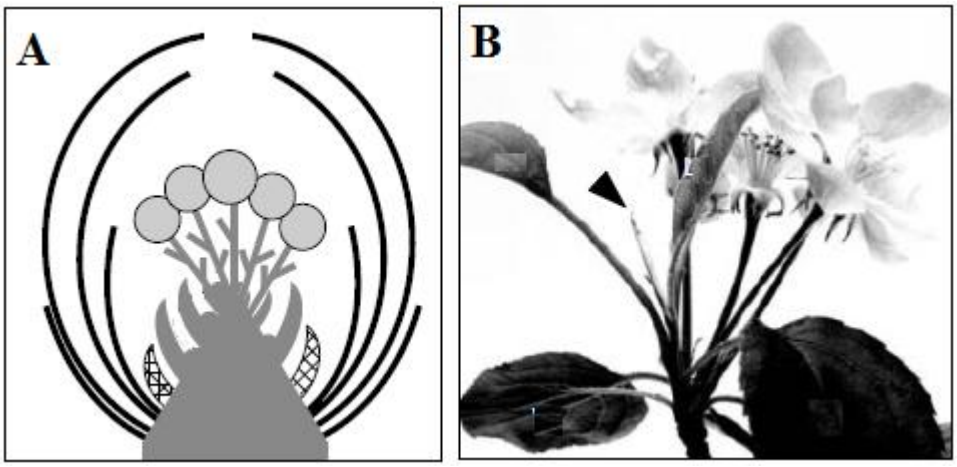



**FIGURA** 399 – Nas gemas mistas, de cuja evolução resultam não só flores mas também lançamentos folhosos, como acontece em muitas fruteiras a compreensão dos mecanismos de indução floral adquire maior complexidade. A-B, evolução de uma gema mista. LERSTEN (2006).

Existem basicamente duas teorias acerca da interpretação da natureza da flor:

## i) TEORIA DA METAMORFOSE (proposta por GOETHE em 1790)

A flor é interpretada como um ramo modificado, com nós excepcionalmente curtos, suportando folhas florais ou antófilos (sépalas, pétalas, estames e carpelos) que não são mais também do que folhas modificadas. De facto, no que diz respeito ao pedúnculo este tem inegavelmente a posição e a estrutura de um ramo e as peças que constituem o perianto as suas peças têm frequentemente uma estrutura anatómica muito semelhante á das folhas vegetativas. O próprio sistema vascular, embora mais condensado e reduzido nas peças florais não difere substancialmente do dos órgãos vegetativos. Apenas no que respeita aos designados antófilos férteis, estames e carpelos esta homologia não parece tão evidente, sendo por isso mesmo, passível de alguma discussão.

Os defensores desta teoria apontam como factos relevantes a existência nalgumas espécies de formas intermédias entre estames e carpelos por um lado e folhas vegetativas por outro, além do aspecto foliáceo de certos estames e carpelos. Assim:

- Em *Nymphaea alba*, entre pétalas e estames encontram-se formas graduais de transição.
- Em *Degeneria* os estames são foliáceos, providos de 4 sacos polínicos na sua face ventral, e portanto, sem qualquer diferenciação em filete e antera.
- Em *Drimys* e mesmo em *Degeneria*, o gineceu tem a forma duma lâmina com os bordos aproximados, mas desprovida de estilete e estigma. O ovário torna-se perfeitamente fechado apenas depois da fecundação.

A teoria da metamorfose encontra ainda algum apoio no facto de excepcionalmente em certas flores, ditas prolíferas, como acontece por vezes em *Rosa*, o meristema terminal, após ter sofrido a indução floral e iniciado a formação de um ou mais verticilos de peças florais, poder retomar a natureza vegetativa, prolongando-se de novo num caule folhoso. O estudo de outras anomalias florais, como sejam, as metamorfoses, progressiva e regressiva, parece também ter dado algum apoio e esta teoria.

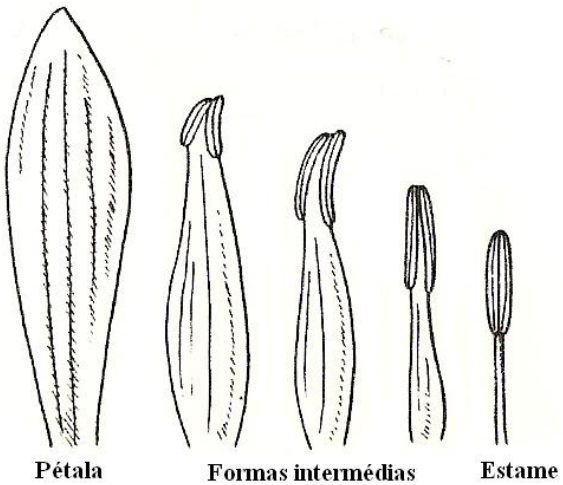



**FIGURA** 400 - Formas intermédias entre o estame e a pétala, que podem encontrar-se numa mesma flor de *Nymphaea alba*. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

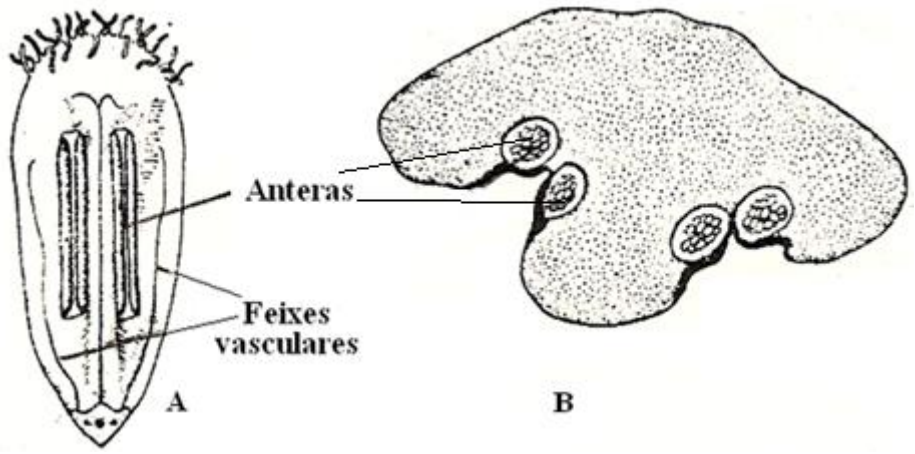



**FIGURA** 401 - Estame foliáceo de *Degeneria* sp, com quatro anteras sésseis, ou seja, quatro sacos polínicos na sua face ventral, e sem qualquer diferenciação em filete e antera. A, aspecto geral; B, corte transversal. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

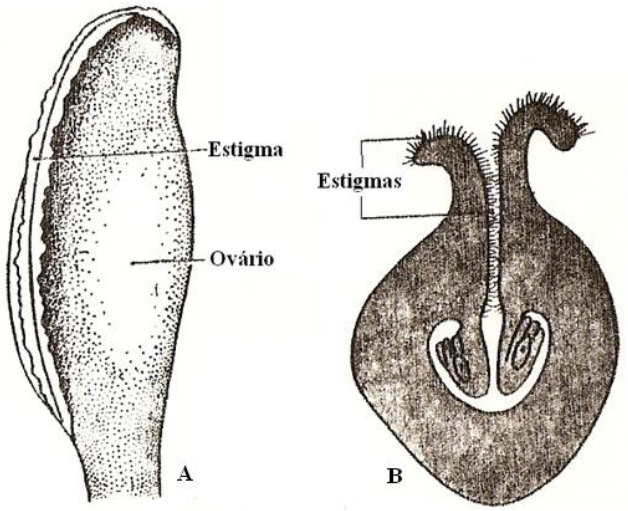



**FIGURA** 402 - Carpelo parcialmente aberto de uma eudicotiledónea considerada muito primitiva. O gineceu tem a forma de uma lâmina com os bordos aproximados, e é desprovido de estilete, tornando-se perfeitamente fechado apenas depois da fecundação. A, aspecto geral; B, corte transversal. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

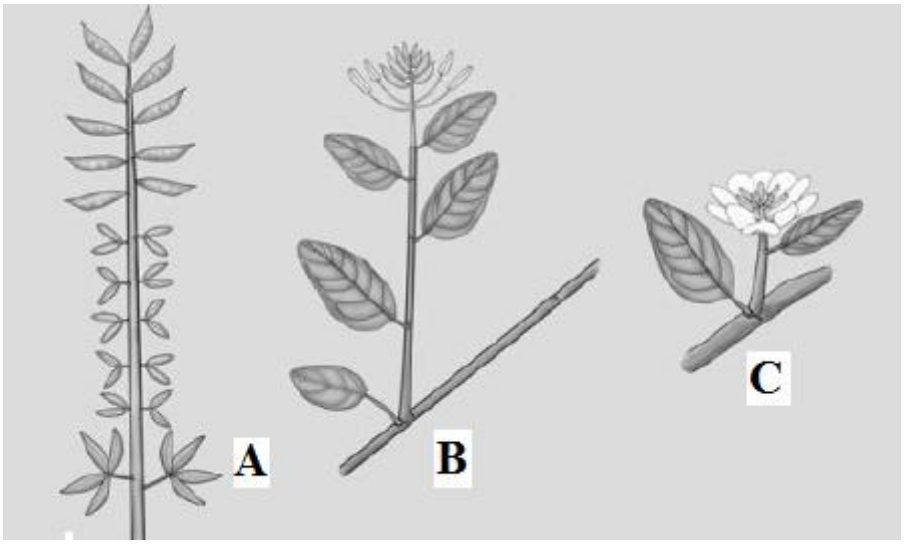



**FIGURA** 403 – Reconstituição das fases intermédias evolutivas até ao desenvolvimento de flores condensadas hermafroditas: A, a flor como um eixo indeterminado, com flores unissexuais femininas, masculinas e folhas vegetativas na base; B, a flor como um eixo com crescimento determinado e condensado, ou seja, com entrenós florais muito curtos; C, a flor com um perianto desenvolvido. AINSWORTH (2006).

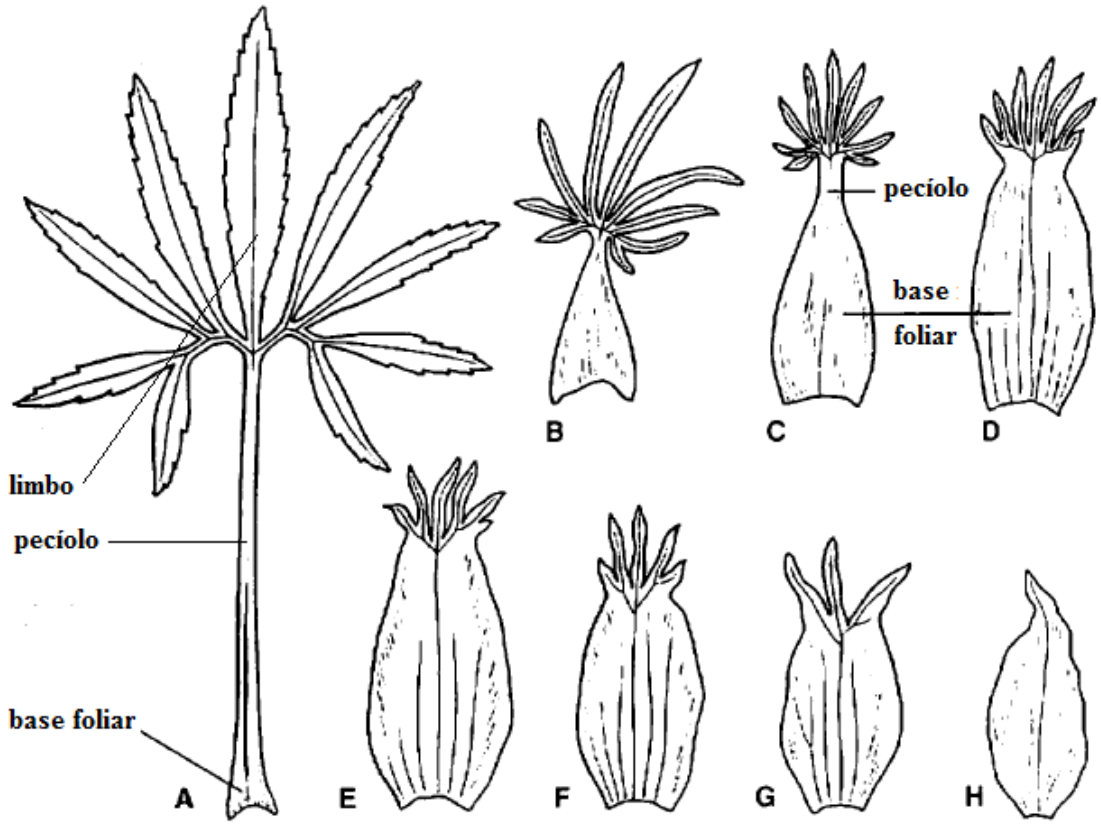



**FIGURA** 404 – Série homóloga entre a folha vegetativa (A) e uma sucessão de brácteas com formas intermédias (B-H). Verifica-se uma progressiva redução do limbo e em contrapartida a base foliar ganha cada vez mais importância. GIFFORD & FOSTER (1989).

## ii) A FLOR COMO ÓRGÃO "SUI GENERIS"

(Esta teoria proposta inicialmente por PLANTEFOL e BUVAT, veio a conseguir enorme aceitação).

O surgimento desta teoria e posteriormente o seu aprofundamento tem tido por base inúmeros estudos anatómicos dos meristemas apicais antes e depois da indução floral e em variadíssimas fases. Segundo esta teoria, a flor tem uma origem substancialmente diferente de um eixo vegetativo, dado que por via da indução floral importantes transformações ocorrem no meristema apical. A apresentação desta teoria aparece substancialmente desenvolvida em CAMEFORT & BOUÉ (1980).

…

Acerca das funções da flor deve dizer-se, em síntese, que esta é a sede das estruturas de reprodução sexuada. Na flor inicia-se e completa-se todo o desenvolvimento da geração sexuada haplóide, gametófita, que como se sabe se inicia no micrósporo (no interior das anteras) e nos macrósporos (no seio dos óvulos), prossegue depois com o microprotalo (tubo polínico) e com o macroprotalo (saco embrionário) e termina com a fecundação sifonogâmica da oosfera pelo núcleo gamético masculino, desprovido de flagelo e que é transportado até à oosfera pelo tubo polínico. Nas angiospérmicas (Magnoliophyta), o processo de fecundação envolve ainda a fusão de um segundo núcleo gamético masculino com os dois núcleos polares do saco embrionário, formando-se por este processo de dupla fecundação, um zigoto secundário (triplóide, célula-mãe do albúmen) de cuja evolução resulta um tecido triplóide que é o albúmen ou endosperma secundário, tecido de reserva das sementes da generalidade das angiospérmicas. Porque o tecido de reserva das gimnospérmicas (Pinophyta), mais primitivas, tem origem anterior à fecundação deve-se designá-lo por endosperma ou endosperma primário.

No caso de maior diferenciação a flor apresenta-se constituída por:

- um **pedicelo** ou **pedúnculo floral** (eixo de dimensão variável por onde a flor se liga ao caule ou ao eixo da inflorescência) e que termina, na sua parte superior, numa região mais alargada, o **receptáculo**, onde se inserem as peças florais.
- **peças florais estéreis** com a função de protecção e que no seu conjunto constituem o perianto. São, no caso de maior diferenciação, **sépalas** (cujo conjunto constitui o **cálice**) e **pétalas** (cujo conjunto constitui a **corola**).

- **peças florais férteis**, que têm uma acção directa na reprodução sexuada já que é aí que são formados os gâmetas. Trata-se dos **estames** (cujo conjunto constitui o **androceu**) e os **carpelos** (cujo conjunto constitui o **gineceu**).

As flores com perianto duplo (diferenciado ou não, androceu e gineceu férteis, dizem-se **flores completas**.

Na maioria das angiospérmicas, os diversos entrenós florais são muito curtos. No entanto, nalguns casos, um ou mais entrenós alongam-se em relação aos outros constituindo um antóforo, um andróforo, um ginóforo ou um androginóforo.

A diferente inserção das peças florais no receptáculo permite distinguir, flores acíclicas, hemicíclicas e cíclicas.

A maioria das angiospérmicas apresenta flores hermafroditas. Situação inversa ocorre com as gimnospérmicas em que a maioria das espécies apresenta flores unissexuais masculinas ou femininas. Algumas flores unissexuais têm férteis os órgãos de apenas um dos sexos, embora possam apresentar os órgãos do sexo oposto, mas estes são estéreis ou rudimentares. Por vezes as flores são totalmente estéreis por redução ou ausência do androceu e do gineceu.

Atendendo ao(s) tipo(s) de flores que apresentam, as plantas, por sua vez, dividem-se em monoclinas (hermafroditas e monóicas), diclinas ou dióicas e poligâmicas.

As espécies monóicas e as poligâmicas apresentam heterantia, ou seja produção de dois (ou mesmo três, no caso das espécies polígamo-monóicas) tipos diferentes de flores no mesmo indivíduo. O mesmo acontece com muitas compostas cujos capítulos apresentam corolas liguladas e corolas tubulosas.

As espécies anuais produzem flores uma única vez durante o seu ciclo de vida, e as bienais apenas no segundo ano do seu ciclo de vida. As espécies perenes produzem flores e frutos vários anos, mas um grupo muito restrito destas, as espécies monocárpicas plurianuais, como sejam, por exemplo, as piteiras (*Agave* spp.), apenas produzem flores e frutos uma única vez, morrendo pouco tempo depois.

O perianto das flores pode ser indiferenciado (homoclamídeo; caso dos perigónios petalóide e sepalóide), diferenciado (heteroclamídeo) e inexistente (flores nuas ou aclamídeas). O perianto pode apresentar-se constituído por um ou dois verticilos de peças dizendo-se monoclamídeo (haploclamídeo) e diploclamídeo.

Os elementos do perianto podem ter uma duração muito variável, apresentando-se desde caducos até acrescentes.

As peças que constituem o perianto tanto se podem apresentar livres como mais ou menos concrescentes entre si.

Relativamente à simetria, existem dois grandes tipos de flores; actinomórficas ou regulares (com 1 eixo de simetria) e zigomórficas ou irregulares (com 1 só plano de simetria). Os casos de flores assimétricas e bilaterais, são muito raros.

O androceu é constituído normalmente por um ou mais estames formados cada um deles, no caso de maior diferenciação, por filete e antera.

Em certas flores o filete apresenta-se ramificado e as anteras podem apresentar conectivos com um grau de desenvolvimento e apêndices muito variáveis.

Os estames tanto se podem apresentar livres como concrescentes entre si: 1) pelos filetes, num ou em vários grupos 2) pelas anteras (**sinantéricos**); 3) pelos filetes e pelas anteras (estames **singenésicos**, androceu **sinfiandro**).

A deiscência da antera pode apresentar inúmeros aspectos.

O gineceu constitui a parte feminina da flor e é formado por um ou vários pistilos.

Cada pistilo é, por sua vez, formado por um ou mais carpelos. O carpelo, ou folha carpelar, é a unidade elementar que compreende uma porção dilatada basal que faz parte do ovário, uma porção alongada fazendo parte do estilete e uma parte terminal constitutiva do estigma. Isto no caso de maior diferenciação, pois certos pistilos são desprovidos de estilete (caso das papoilas, *Papaver* spp.).

Considerando o número de pistilos da flor, o número de carpelos de cada um destes pistilos e o tipo de concrescência entre os carpelos, o gineceu pode ser:

- 1) **unipistilado**, monocarpelar e pluricarpelar ou cenocárpico. Neste último caso importa ainda distinguir o gineceu **sincárpico** do gineceu **paracárpico**;
- 2) **multipistilado** ou **apocárpico**, em que existem dois ou mais pistilos (cada um dos quais pode por sua vez ser mono ou pluricarpelar... etc.).

Tendo em conta o grau de concrescência dos carpelos ao longo do seu comprimento, podem distinguir-se basicamente pistilos com 1 ovário, 1 estilete e 1 estigma; pistilos com 1 ovário e vários estiletes e estigmas.

Tendo em conta a posição relativa do ovário em relação às restantes peças florais é muito importante saber distinguir, flores hipogínicas (ovário súpero), flores epigínicas (ovário ínfero) e flores perigínicas (ovário súpero ou semi-ínfero). Em todo o caso é discutível a natureza do hipanto.

O tipo de óvulos pode ser bastante diverso, assim como a sua **placentação**, ou seja, inserção no ovário.

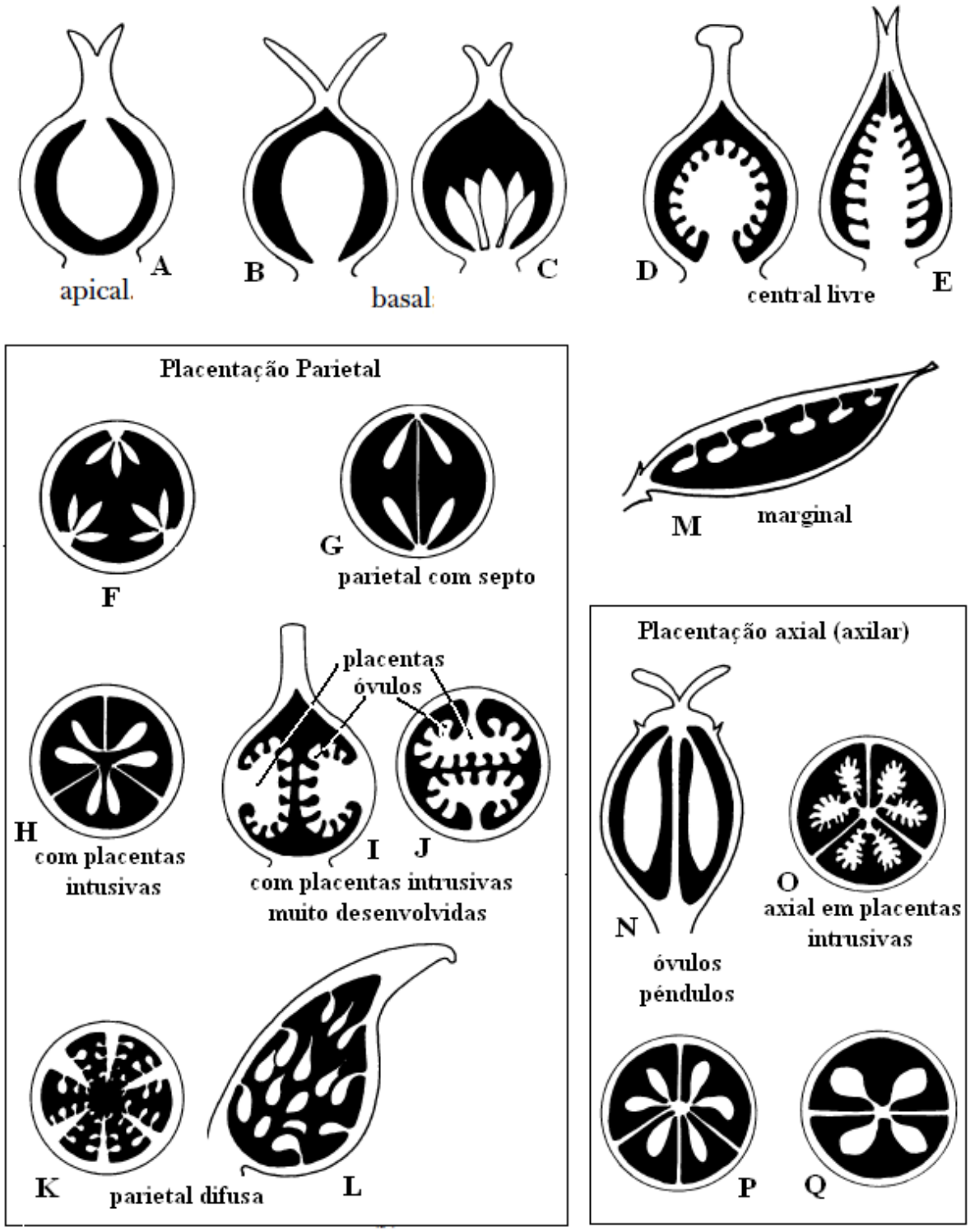



**FIGURA** 405 – Principais tipos de placentação: A, apical; B-C, basal; F, parietal; G, parietal com septo; H, parietal com placentas intrusivas; I-J, parietal com placentas intrusivas muito desenvolvidas; K-L, parietal difusa; N, axial, óvulos pêndulos; O, axial em placentas intrusivas; P-Q, axial.

Tanto os estiletes como os estigmas podem apresentar os mais variados aspectos.

As flores de algumas espécies apresentam heterostilia ou dicogamia, como forma de promover a polinização cruzada.

Nalgumas angiospérmicas o androceu encontra-se fundido com o gineceu constituindo-se um **ginandro** ou **ginostémio**.

Inúmeras são as adaptações das diversas partes florais tendo em vista várias estratégias de polinização. A este respeito, consultar entre outros CAMEFORT & BOUÉ (1980), GIFFORD & FOSTER (1988) e OLIVEIRA (1991), RAVEN *et al.* (2004), CAMPBELL & RECCE (2005), STERN *et al.* (2010).

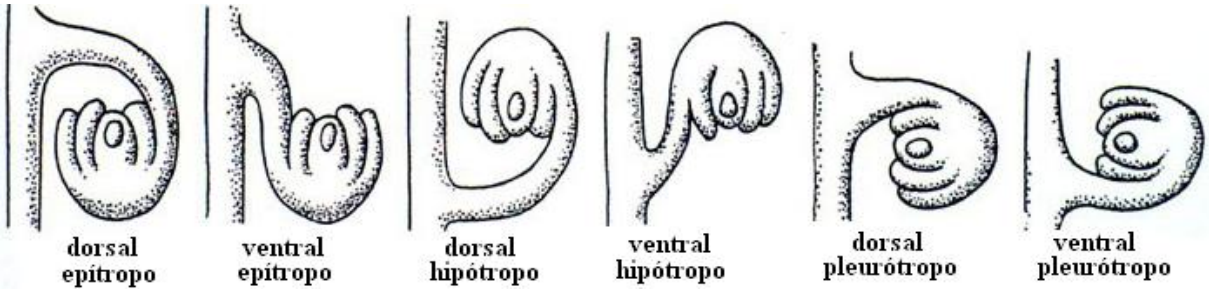



**FIGURA** 406 – Principais tipos de óvulos no que respeita à forma como se faz a sua inserção na placenta.

Muito embora as flores possam ocorrer isoladas, e inseridas quer em posição terminal no caule quer nas axilas das folhas, é também muito frequente o caso em que as flores aparecem agrupadas em inflorescências.

Existem dois grandes tipos de inflorescências, as cimeiras ou inflorescências definidas (uníparas, bíparas e multíparas) e as inflorescências indefinidas (espiga, umbela, cacho, capítulo).

Com muita frequência as inflorescências apresentam-se protegidas por folhas modificadas, as brácteas, que podem ter os mais variados aspectos.

O conjunto das flores e das brácteas pode, pela sua disposição e aspecto fazer com que toda a inflorescência pareça uma única flor, caso dos pseudantos (*e.g.*, capítulos das Asteraceae).

Para um aprofundamento das questões respeitantes à morfologia e biologia florais consultar GIFFORD & FOSTER (1989) OLIVEIRA (1991), RAVEN *et al.* (2004), CAMPBELL & RECCE (2005), STERN *et al.* (2010).

# 9.2. ANATOMIA DAS PEÇAS FLORAIS

## A) PERIANTO

O perianto pode apresentar-se constituído por peças diferentes na forma, cor e/ou tamanho, ou seja, sépalas e pétalas ou tal não acontecer e estar-se perante um perigónio de tépalas. Este pode ser sepalóide ou petalóide consoante as peças que o constituem são semelhantes a sépalas ou a pétalas.

Mais raramente, o perianto pode faltar (flores nuas ou aclamídeas), pode constar de um só verticilo de peças (flores haploclamídeas) ou inversamente, constituir a quase totalidade da flor já que esta apresenta os órgãos sexuais estéreis e rudimentares ou nulos (flores estéreis de algumas Gramineae e Compositae).

As brácteas e bractéolas, consoante os casos apresentam-se, do ponto de vista anatómico e morfológico semelhantes às sépalas ou às pétalas.

Da estrutura anatómica das sépalas e das pétalas pode dizer-se que não difere muito, como regra, da das folhas. As principais diferenças dizem respeito a que no perianto o sistema vascular se encontra muito menos desenvolvido (aos feixes geralmente nem aparece associado qualquer esclerênquima), e ao facto da epiderme, quer de sépalas, quer de pétalas, normalmente apresentar poucos ou nenhuns estomas, não funcionais. Por outro lado, o mesófilo é quase sempre simétrico (mesmo as sépalas verdes apresentam geralmente mesófilo homogéneo e simétrico), consistindo apenas de parênquima lacunoso.

As sépalas são normalmente verdes e apresentam um mesófilo com parênquima clorofilino. As pétalas são normalmente coradas e apresentam-se frequentemente providas de células epidérmicas com variadíssimos pigmentos (carotenóides, antocianinas) contidos em cromoplastos ou dispersos no citoplasma.

A epiderme das sépalas e das pétalas pode apresentar uma cutícula com espessura bastante variável, tricomas e estruturas produtoras de óleos voláteis que são responsáveis pelo odor característico das flores. Os óleos essenciais responsáveis pelos aromas podem ser produzidos: a) na própria epiderme das peças do perianto, caso da existência de uma **epiderme glandular**; b) em **pêlos glandulares**; c) em estruturas mais complexas, os **osmóforos** em que o tecido secretor inclui algumas camadas de células subjacentes à epiderme.

No mesófilo podem nalguns casos observar-se células com cristais, laticíferos, células produtoras de taninos (sobretudo nas sépalas) ou outros idioblastos.

Sépalas e/ou pétalas consideradas primitivas podem apresentar estrutura muito semelhantes à das folhas, ou seja, nervuras bem desenvolvidas, mesófilo heterogéneo (parênquima esponjoso e em paliçada) e epiderme com muitos estomas.

Sobretudo as brácteas, mas também as sépalas, podem apresentar-se menos frequentemente, muito endurecidas pela presença no mesófilo de colênquima (subepidermicamente) ou mesmo esclerênquima (por exemplo nas brácteas lenhosas das palmeiras).

As peças do perianto podem apresentar-se concrescentes entre si. Na região de sutura tanto pode existir apenas parênquima como igualmente ramificações das nervuras laterais.

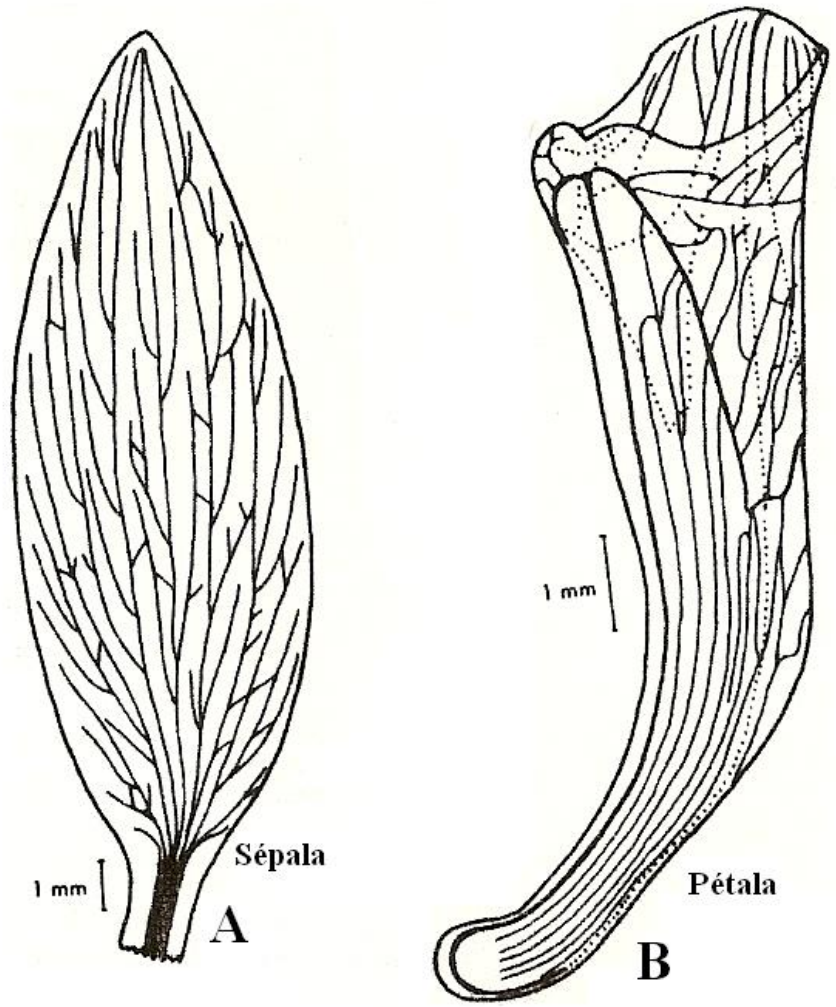



**FIGURA** 407 - Aspecto geral da nervação das peças do perianto em *Aquilegia*. ESAU (2002).

## B) ANDROCEU

O androceu compreende um ou mais estames, que no caso de maior diferenciação se apresentam constituídos por filete e antera.

Nas Cannaceae e Marantaceae, o androceu compreende até 6 estames, todos eles estéreis e transformados em estaminódios petalóides, à excepção geralmente de um deles que é **semi-fértil.** Este estame semi-fértil é também petalóide mas apresenta, como regra na sua extremidade, metade de uma antera normal ou seja uma teca com dois lóculos polínicos. Ele, constitui na maioria dos representantes destas famílias a totalidade do androceu.

Em certos casos *(e.g.*, Commelinaeeae*),* os estames são manifestamente heteromorfos, existindo **heterandria** acentuada. No entanto, é sem dúvida em *Heterostemon* que é possível observar os casos de maior diversidade morfológica e funcional a nível do androceu, sendo possível distinguir os seguintes tipos de anteras: a) **gonantera**, produtora de pólen destinado à polinização; b) **haptoantera**, antera estéril mas sobre a qual devem pousar os insectos, para uma maior eficácia da polinização; c) **idioantera**, produtora de pólen para recurso à polinização autogâmica, no caso de falhar a alogâmica; **trofantera**, produtora de pólen destinado exclusivamente à alimentação dos insectos polinizadores. Esta antera desempenha também, pelo seu aspecto, cor e tamanho, a função de atrair os insectos vectores.

Nectários podem estar presentes tanto no filete como na antera.

### i) Filete

Apresenta normalmente uma estrutura bastante simples: uma epiderme cutinizada, por vezes com estomas; um parênquima homogéneo, de células com vacúolos bem desenvolvidos e deixando entre si pequenos espaços intercelulares; um único feixe condutor, normalmente concêntrico (anficrival ou anfivasal), que termina cegamente no conectivo (tecido parenquimatoso localizado entre as duas tecas da antera).

Algumas eudicotiledóneas primitivas (*Degeneria, Drimys* ) têm estames foliáceos que apresentam não um mas três feixes vasculares.

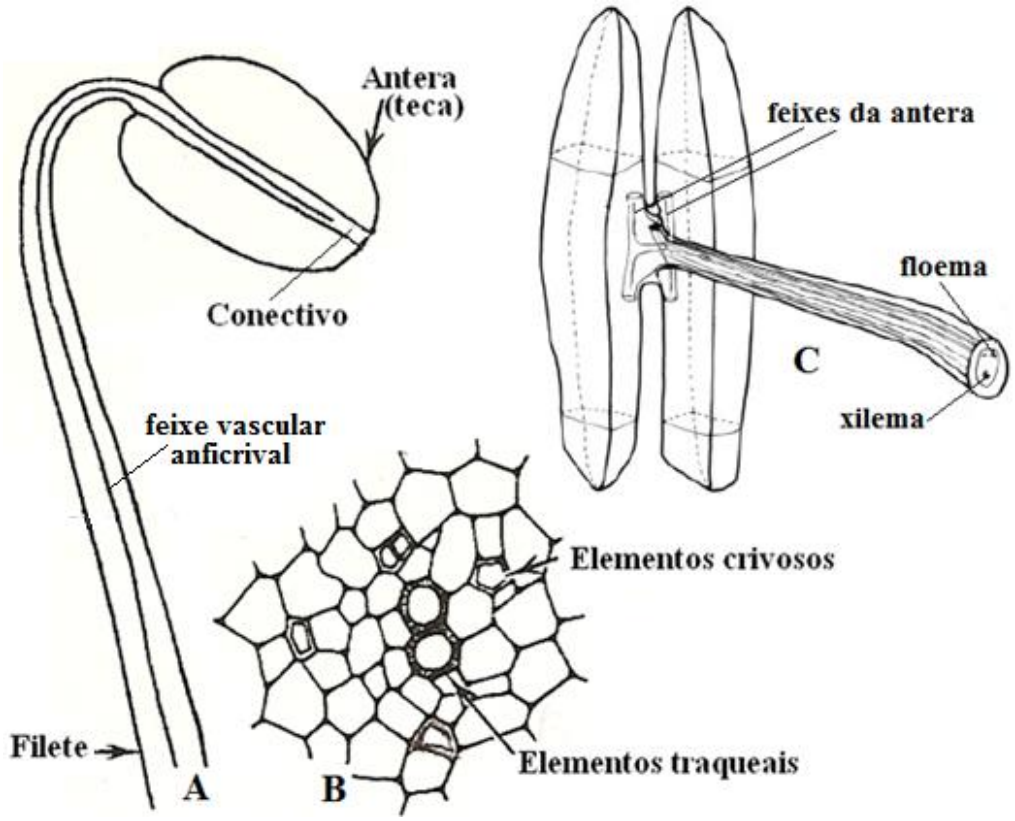



**FIGURA** 408 – A, aspecto geral da vascularização do estame (filete e antera); B, pormenor da organização do feixe concêntrico do filete; C, estame de *Prunus virginiana*, em que se pode verificar que apenas o floema se mantém nos 4 feixes da antera que alimentam os sacos polínicos. Adap. CAMEFORT (1997).

## ii) Antera

No caso mais geral, cada antera apresenta duas **tecas** e quatro lóculos ou **sacos polínicos** (dois por teca). Ligando as tecas existe tecido parenquimatoso, que recebe a designação de conectivo e que normalmente compreende apenas uma estreita faixa entre as tecas. Na maturação, os sacos polínicos reduzem-se geralmente a dois, pela confluência em cada teca dos lóculos respectivos.

Anatomicamente, a parede da antera madura compreende normalmente, do exterior para o interior:

- uma epiderme cutinizada;
- uma camada subepidérmica, o **endotécio**, cujas células têm paredes desigualmente espessadas com lenhina e que é responsável pela deiscência da antera já que a linha de deiscência se forma em resultado da contracção diferencial das suas células;
- nalguns casos, por dentro do endotécio existe ainda remanescente um tecido, que é designado por **tapete** ou **tecido nutritivo**, e que com maior frequência degenera sendo o conteúdo das suas células utilizado para ajudar à maturação dos **micrósporos**.

# C) GINECEU

A unidade estrutural do gineceu é o carpelo ou folha carpelar.

Os gineceus unicarpelares são constituídos por um único carpelo fechado sobre si próprio. No caso dos gineceus pluricarpelares, os carpelos podem encontrar-se todos unidos (**gineceu cenocárpico**) ou livres (**gineceu apocárpico**). Neste último caso (*e.g. Rubus* ) porque resulta numa mesma flor haver vários pistilos (ou seja, vários ovários, estiletes e estigmas), também se diz que o gineceu é **multipistilado**. Por oposição, os gineceus cenocárpicos dizem-se **unipistilados**.

No caso dos gineceus cenocárpicos duas situações podem ainda ser observadas; os carpelos serem fechados cada qual sobre si próprio (**sincarpia**) ou serem abertos (paracarpia). Apenas no primeiro caso resulta obrigatoriamente um gineceu com dois ou mais lóculos, já que no gineceu paracárpico ocorrendo, excepcionalmente, lóculos estes se ficam a dever a um septo de origem extracarpelar (caso das silíquas das Cruciferae). Todos estes aspectos associados ao facto do ovário poder ser súpero, ínfero ou semi-ínfero levam a que haja uma grande diversidade de tipos estruturais. Na impossibilidade de os abordar todos referir-nos-emos apenas aos casos mais gerais.

No caso mais frequente, o gineceu apresenta-se diferenciado num porção basal fértil (ovário), numa porção superior estéril (estilete) e numa porção terminal particularmente adaptada a receber e fazes germinar os grãos de pólen (estigma). Anatomicamente qualquer destas partes é bastante simples por altura da ântese, compreendendo do exterior para o interior: epiderme externa cutinizada e por vezes com estomas; parênquima fundamental; feixes vasculares, normalmente em número de três por carpelo (um dorsal ou mediano e dois ventrais ou laterais, sendo estes últimos que alimentam os óvulos); uma epiderme interna que em determinados locais se encontra recoberta por uma placenta.

Nos ovários ínferos (e semi-ínferos) a delimitação entre os carpelos e os tecidos extracarpelares (hipanto) não é normalmente muito perceptível.

Tanto nos gineceus paracárpicos como nos sincárpicos, os feixes laterais dos carpelos apresentam-se frequentemente fundidos em maior ou menor grau.

Na parede interna do ovário, mais concretamente sobre as placentas, formam-se os óvulos. A sua origem é assunto ainda não perfeitamente esclarecido e que está por isso mesmo sujeito a interpretações bastante diversas, sobretudo no caso dos ovários ínferos e semi-ínferos (STEEVES & SUSSEX, 1989; FAHN, 1990; ESAU, 2002). O processo de origem e maturação dos óvulos será sucintamente referido mais adiante.

Após a fecundação dos óvulos, quando se iniciam as alterações conducentes à transformação em fruto do ovário este é sujeito como regra a importantes alterações anatómicas.

O **estilete** é **maciço** (**cheio**) na maioria das angiospérmicas e caracteriza-se por apresentar um tecido especializado que alimenta o tubo polínico no seu crescimento intercelular (intrusivo) da superfície do estigma até aos óvulos, e que é designado por **tecido de transmissão, tecido estigmóide** ou **tecido transmissor**. Este caracteriza-se por ser constituído por células de parede primária delgada e ricas em organitos (ribossomas, aparelho de Golgi, retículo endoplasmático, ... etc.) assim como por conter abundantes corpúsculos plurivesiculares, secretores.

Frequentemente nos gineceus cenocárpicos formam-se internamente vários cordões de tecido de transmissão que se encontram em ligação com diferentes placentas do ovário.

Alguns estiletes inicialmente maciços tornam-se **fistulosos** (**ocos**) na maturação devido ao desenvolvimento de um ou vários canais geralmente de origem lisigénea.

Os estiletes fistulosos apresentam o(s) canal(ais) revestido(s) de tecido de transmissão e o tubo polínico desenvolve-se geralmente entre as papilas do tecido de transfusão ou no caso deste as não apresentar, por sobre a epiderme que é contígua ao tecido de transfusão.

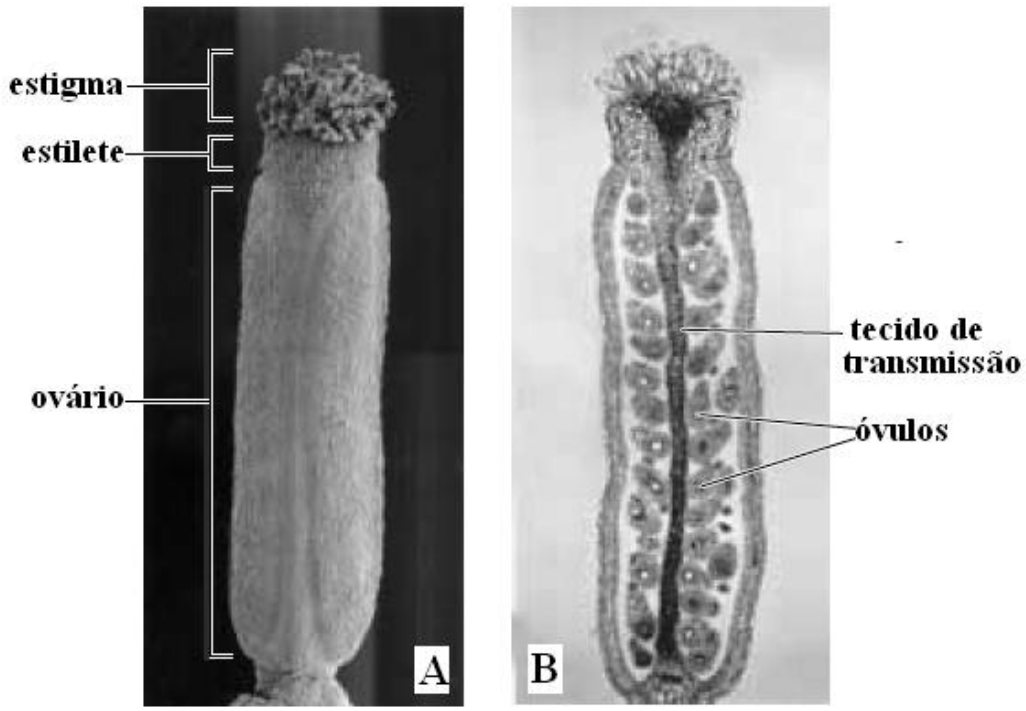



**FIGURA** 409 – Gineceu de *Arabidopsis* sp.: A, aspecto externo, observando-se um estilete muito curto; B, corte longitudinal em que é possível observar o tecido de transmissão, altamente especializado que alimenta o tubo polínico no seu crescimento intercelular (intrusivo) da superfície do estigma até aos óvulos. RUDALL (2007)

O estigma é constituído normalmente por tecido glanduloso que segrega produtos (fundamentalmente óleos, açucares e aminoácidos) que favorecem, por um lado, a adesão dos grãos de pólen e, por outro, a sua germinação. A libertação desses produtos de secreção pelas células epidérmicas, frequentemente, ocorre após ruptura da cutícula, quando essas células atingem a maturidade. A secreção produzida pode ter composição

bastante variada. Em *Petunia*, por exemplo, consiste em lípidos, hidratos de carbono e aminoácidos e em *Nicotiana tabacum*, encontram-se referenciados, lípidos e fenóis. As proteínas têm importante papel na interacção do pólen com o estigma, nomeadamente na mediação das reacções de compatibilidade e/ou incompatibilidade. É provável que o exsudado estigmático não contribua tanto para a nutrição do tubo polínico como inicialmente se suponha.

Na fase inicial o crescimento do tubo polínico faz-se sobretudo a expensas das reservas próprias do grão de pólen e mais tarde com a ajuda do tecido de transmissão do estilete.

As células da epiderme do estigma apresentam frequentemente papilas, glândulas ou pêlos. Internamente, o estigma compreende tecido de transfusão em continuidade com o do estilete. No estigma os feixes vasculares expandem-se anastomosando-se.

JOHRI (1984) reconhece dois grandes tipos de estigmas na maturação:

- os **estigmas secos**, não revestidos por um película líquida embora as células da camada superficial se apresentem normalmente bastante hidratadas. Estigmas frequentemente revestidos por pêlos ou papilas uni ou multicelulares (*e.g.*, maioria das gramíneas e liliáceas);

- os **estigmas húmidos**, revestidos por um película líquida e apresentando papilas ou pêlos *(e.g., Canna, Epipactis, Ophrys)* ou completamente glabros *(e.g., Dracaena, Alpinia).*

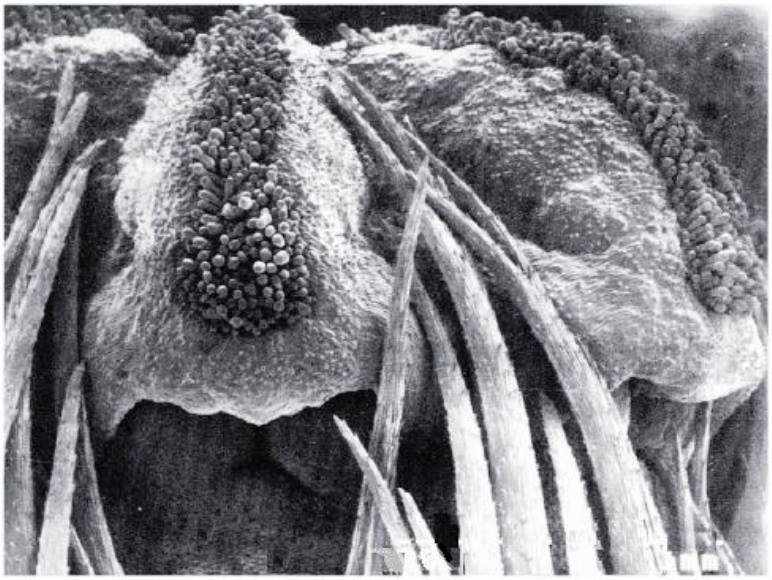


**FIGURA** 410 – Aspecto externo de pormenor dos estigmas radiais papilosos de *Papaver rhoeas*. LERSTEN (2006).

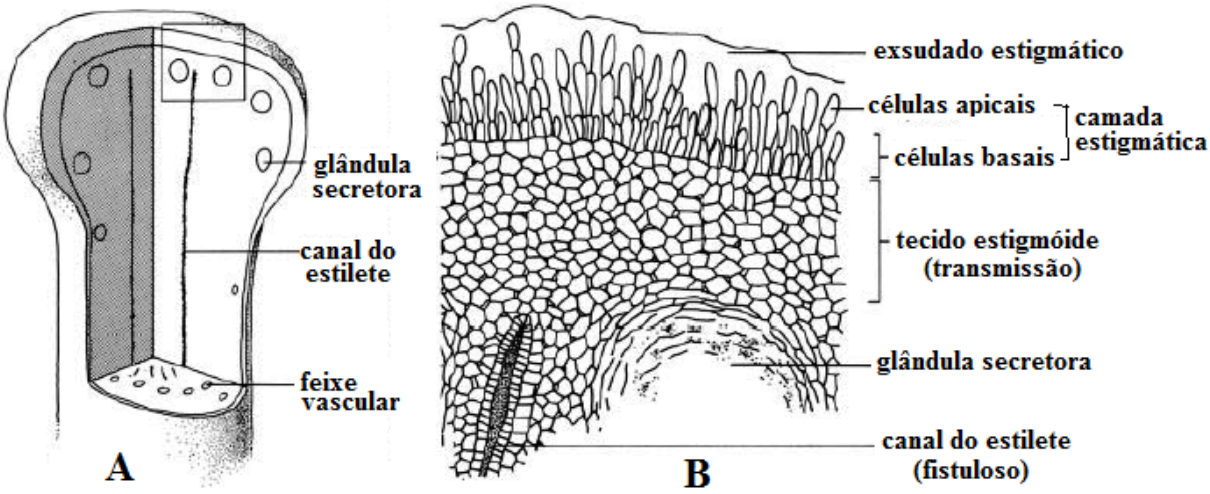



**FIGURA** 411 – Estigma húmido de *Citrus limon*: A, diagrama da estrutura da extremidade do estilete e estigma; B, pormenor de um corte longitudinal do estigma. LERSTEN (2006).

As interacções da esporoderme com o estigma, tem a ver sobretudo com o papel: a) das **proteínas enzimáticas** envolvidas na degradação das camadas superiores do estigma, facilitando a penetração e nutrição do tubo polínico; b) das **proteínas de reconhecimento** envolvidas em fenómenos de reconhecimento pólen-estigma.

Não só ao gineceu mas também quaisquer outras partes florais, como seja sépalas, pétalas e inclusive estames modificados (estaminódios) podem apresentar **nectários florais**.

Quanto à função dos nectários, costuma fazer-se a distinção entre; a) **nectários nupciais**, cujo néctar é um recurso destinado a atrair e recompensar os agentes polinizadores; b) **nectários extranupciais**, que não apresentam uma ligação directa com a polinização. É o caso, por exemplo, de certas espécies do género *Acacia*, que produzem néctar destinado a formigas agressivas que protegem a planta da acção de herbívoros predadores, estabelecendo uma relação mutualista.

Não existe uma correlação directa entre a posição ocupada pelos nectários e a sua função. Em *Acacia terminalis*, por exemplo, os nectários são extraflorais, mas nupciais, pois embora estejam presentes no pecíolo das folhas, são visitados por pássaros, que efectivamente polinizam as flores.

Em algumas espécies xerofíticas que ocorrem em regiões desérticas (e.g., *Ferocactus acanthodes)* as formigas procuram o néctar sobretudo no período do ano em que este se apresenta mais diluído, o que parece indicar que o recurso que está sendo procurado é a água contida no néctar e não tanto os açúcares.

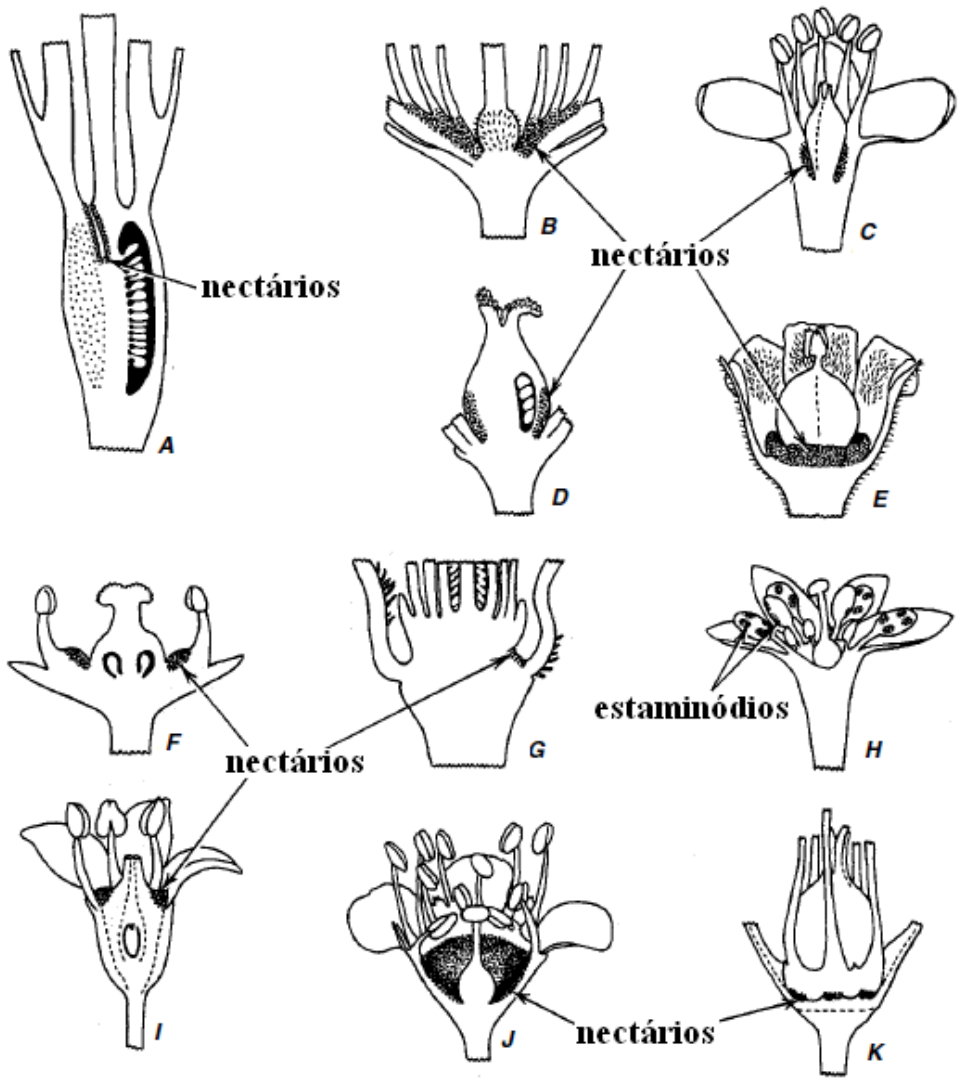



**FIGURA** 412 – Cortes longitudinais de flores para ilustrar a localização de nectários florais: A, dispostos ao longo de um septo, *Narcissus*; B, nectários na base dos estames, *Thea*; C, num anel abaixo dos estames (no cimo do hipanto), *Coccoloba*; D, num anel, na base do ovário, *Euyra*; E, num disco à volta do ovário, na sua base, onde se encontra inserido no receptáculo, *Jathropa*; F, num disco localizado entre o ovário e os estames, *Perrottetia*; G, pêlos produtores de néctar na base das sépalas, *Corchorus*; H, nectários localizados em estaminódios (estames modificados, estéreis), *Cinnamomum*; I, num disco no cimo do hipanto de um ovário ínfero, *Mastixia*; J, forrando internamente o hipanto numa flor perigínica, *Prunus*; K, glândulas nectaríferas na base dos estames, *Linum*. Adap. RUDALL (2007).

Enquanto os nectários, que segregam uma solução relativamente concentrada de açúcar, estão normalmente associados às últimas ramificações do floema, os nectários responsáveis pela produção dum líquido açucarado

mais diluído ocorrem normalmente associados às terminações de feixes libero-lenhosos, podendo existir ainda entre estas e a epiderme secretora, tecido de transfusão. Em todo o caso, o néctar é lançado para o exterior:

a) por difusão através da parede;
b) por rotura da cutícula;
c) através de estomas modificados existentes na epiderme do nectário.

Alguns nectários responsáveis pela produção dum líquido açucarado bastante diluído têm sido confundidos com hidátodos. No entanto, como refere FAHN (1990) é possível distinguir as duas situações pois apenas no caso dos hidátodos as terminações do feixe que contactam com estes, são constituídos unicamente por elementos traqueais.

Alguns estudos mostraram que as células nectaríferas são capazes de reabsorver o néctar não aproveitado por eventuais agentes polinizadores.

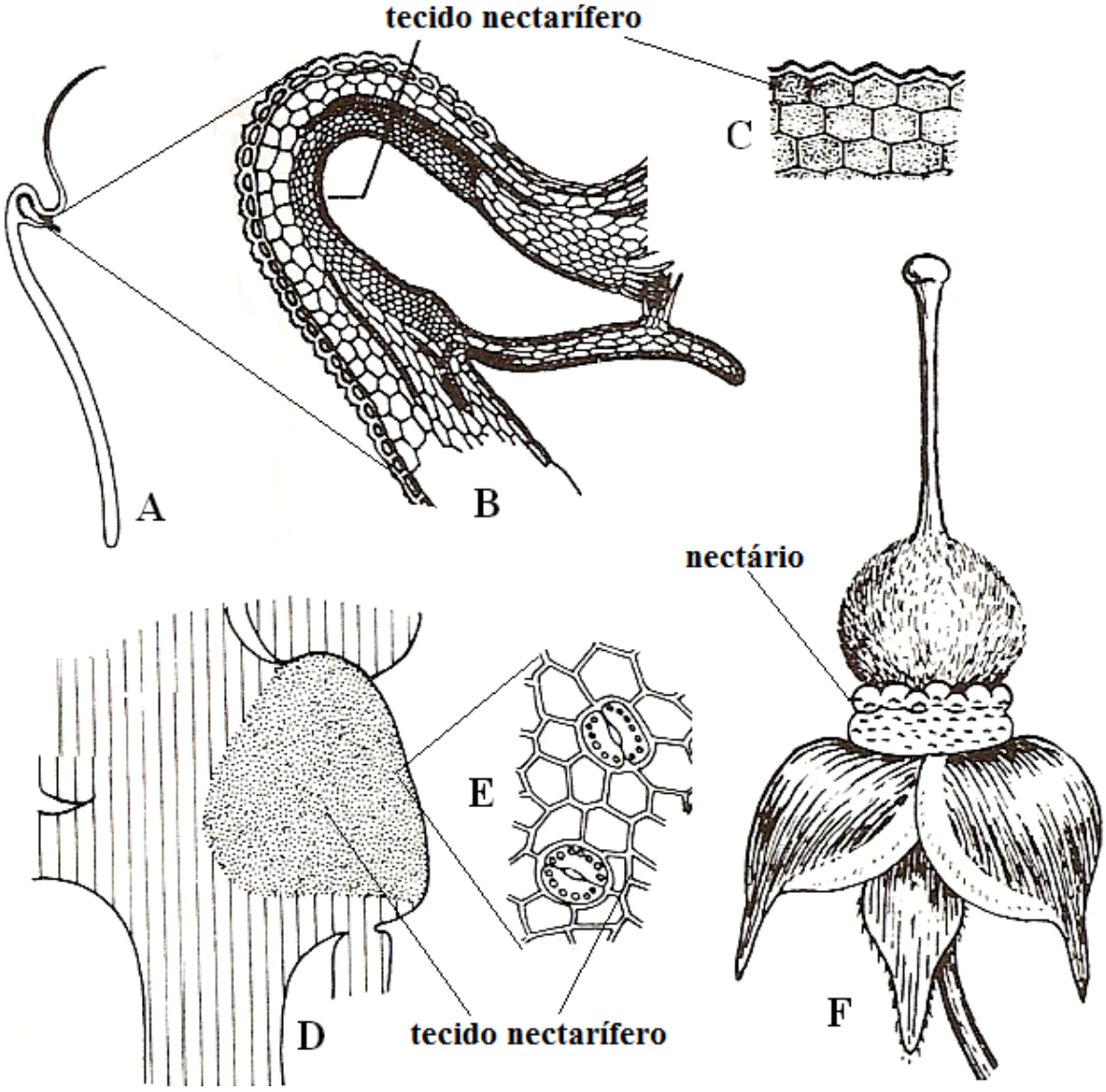



**FIGURA** 413 – Nectários: A-C, *Garindella ungicularis*; A, uma das pétalas em corte transversal; B, pormenor da região onde se localiza o tecido nectarífero; C, pormenor do tecido nectarífero observando-se uma epiderme cutinizada; D-E, *Capparis sicula*; D., pormenor do receptáculo da flor na região do tecido nectarífero; E, parte do tecido nectarífero observando-se **estomas modificados através dos quais o néctar é libertado**; F, *Cistus villosus*, flor à qual foi retirado o perianto para melhor serem observáveis os nectários. Adap. FAHN (1990)

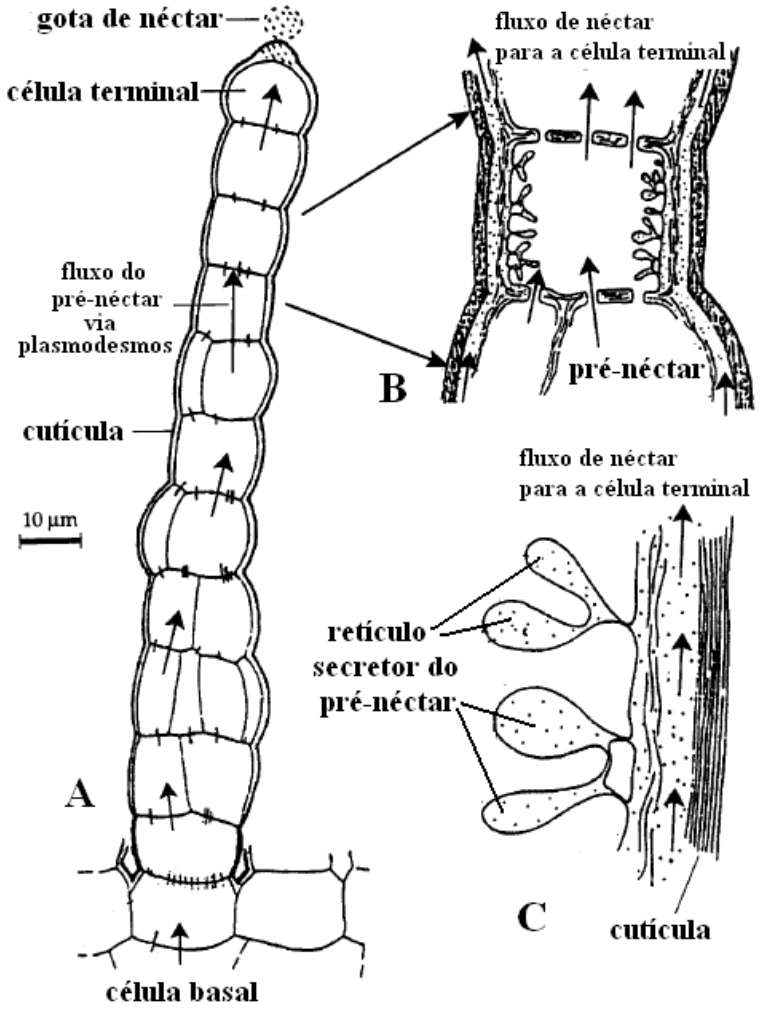



**FIGURA** 414 – A, pêlo secretor de néctar de *Abutilon* sp. em corte longitudinal; B, pormenor ilustrando o fluxo do pré-néctar em direcção à célula terminal onde ocorre a libertação do néctar para o exterior; C, pormenor do retículo secretor do pré-néctar. HALLAHAN & GRAY (2000).

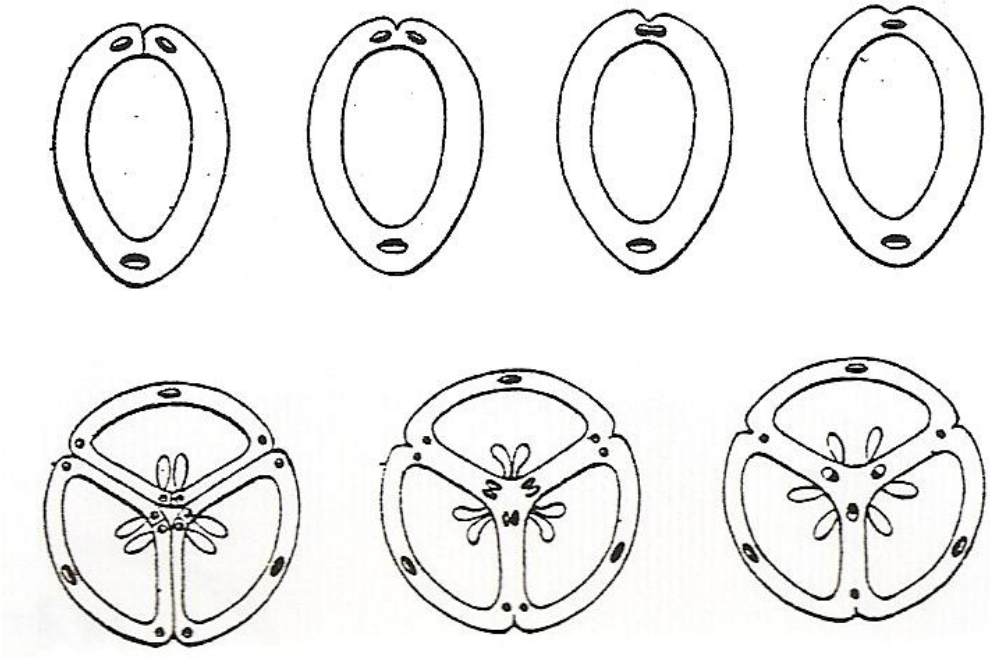


**FIGURA** 415 - Em cima; da esquerda para a direita, aspectos progressivos da **concrescência** dos carpelos, muito em particular dos **feixes vasculares**, num **gineceu paracárpico**. Em baixo; da esquerda para a direita, aspectos progressivos da concrescência dos carpelos dum **gineceu sincárpico**. FAHN (1990).

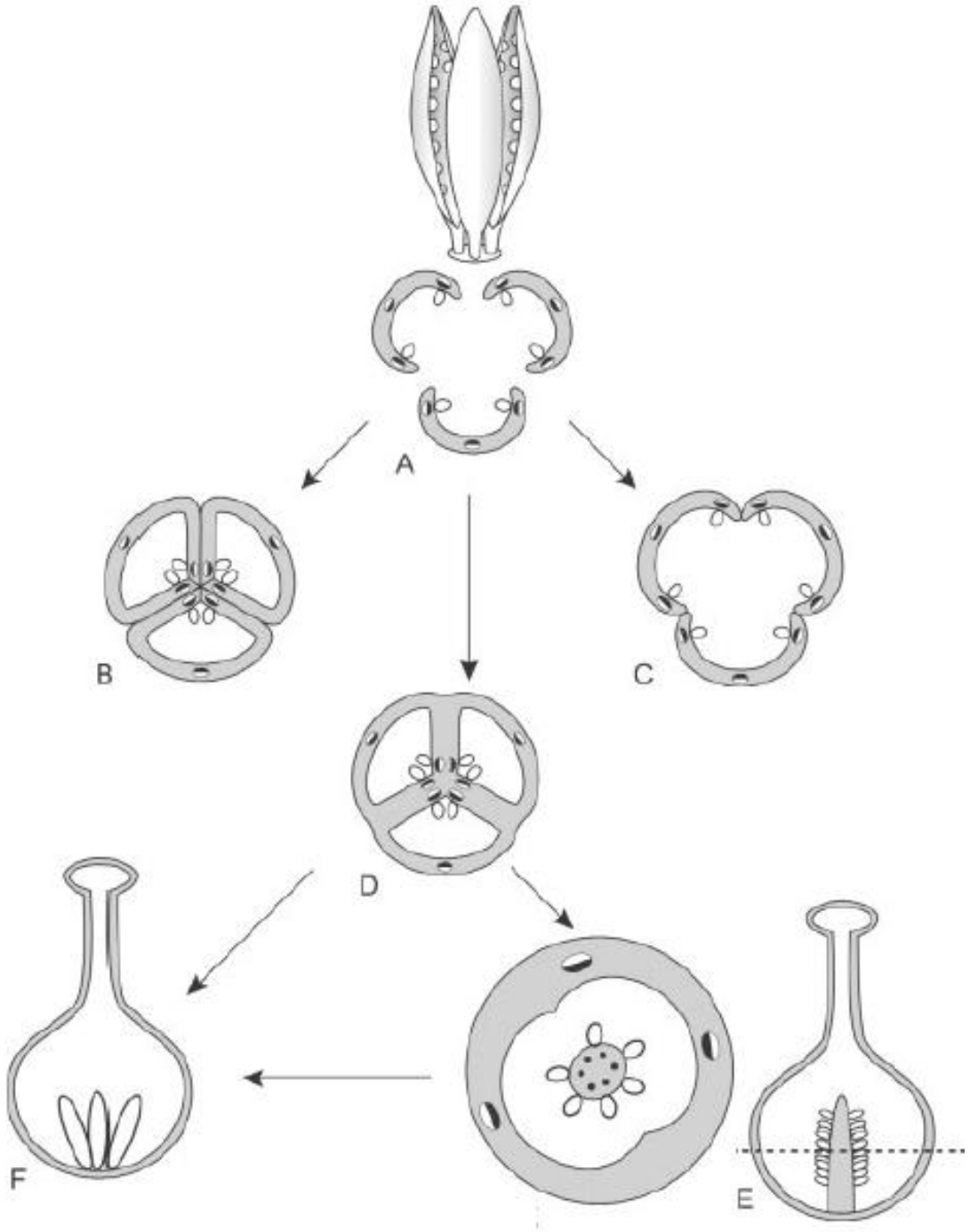



**FIGURA** 416 – Várias hipóteses acerca do desenvolvimento da sincarpia. A, gineceu constituído por três carpelos abertos; B, Cada um dos carpelos se fecha sobre si próprio numa aparente sincarpia. Os óvulos de cada um dos carpelos independentes aproximam-se uns dos outros tomando o aspecto da placentação axilar; C, gineceu cujos bordos carpelares se aproximam lado a lado, em vez de se fecharem sobre si próprios o que origina um ovário unilocular com placentacão parietal; D, gineceu cujos carpelos se fecham cada um sobre si próprio e em que se verifica a fusão das paredes em contacto originando-se um ovário verdadeiramente sincárpico, plurilocular, com placentação axilar; E, gineceu em que se verificou a degenerescência dos septos originando-se um ovário unilocular com placentação central livre; F, gineceu cujo ovário apresenta degenerescência do pilar central e a redução no número de óvulos levando ao desenvolvimento de um ovário com placentação basilar. LERSTEN (2006).

# 9.3. VASCULARIZAÇÃO GERAL DA FLOR

Na flor, o pedúnculo; e na inflorescência o eixo floral (ráquis), como adaptações do caule que são, têm normalmente uma estrutura interna muito semelhante à do caule em que o cilindro vascular tanto se pode apresentar inteiro, como dividido em feixes.

Na sua porção terminal o pedúnculo alarga-se para formar o receptáculo floral onde se inserem as várias peças (sépalas, pétalas, estames e carpelos no caso das flores completas). É pois no receptáculo que a estrutura vascular da flor é mais complexa já que existe aí uma rede intricada de rastros provenientes dos feixes das peças florais que se vêm ligar aos vários feixes do pedúnculo floral.

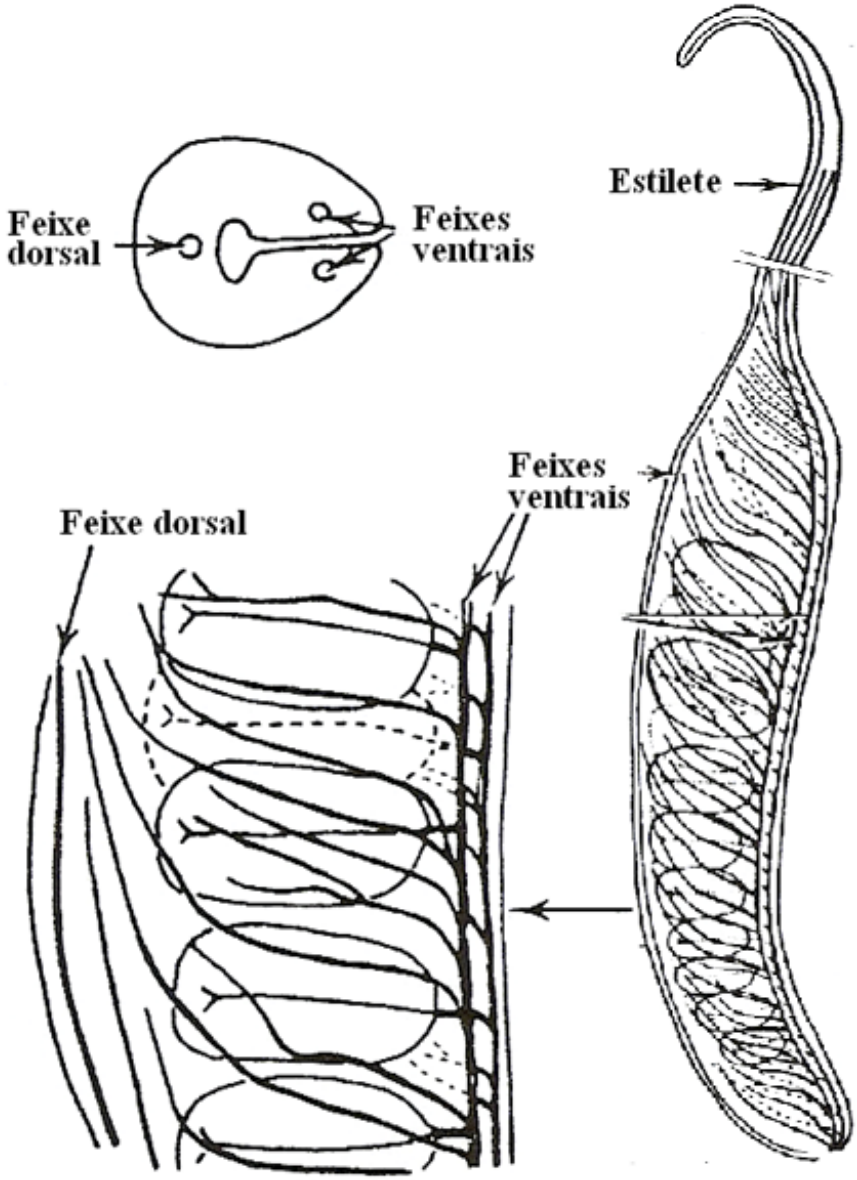



**FIGURA** 417 - Aspectos diversos da vascularização do gineceu em *Aquilegia*; (cortes longitudinais e transversal). ESAU (2002).

Convém lembrar que o receptáculo floral é um eixo adaptado, com nós e entrenós nos quais se inserem as peças florais férteis e estéreis e que é em grande parte pelo facto dos entrenós serem normalmente extraordinariamente curtos que toda a estrutura anatómica se torna muito complexa.

O tipo de inserção das peças florais no receptáculo (flores cíclicas, acíclicas e hemicíclicas) bem como o número de rastros com que cada peça se liga ao receptáculo, são as principais variáveis que condicionam o padrão de vascularização a nível do receptáculo. No caso mais geral:

- as sépalas apresentam o mesmo número de rastros que as folhas da mesma planta;

- as pétalas têm um único rastro (eudicotiledóneas), ou um ou mais rastros (monocotiledóneas);
- cada estame apresenta um traço. Raramente, podem ocorrer até três rastros (*e.g.*, Ranales, Lauraceae, Musaceae);
- cada carpelo apresenta três rastros, menos frequentemente cinco (ou raramente um ou mais de cinco).

Com alguma frequência pode ocorrer a fusão dos feixes condutores, sobretudo a nível dos carpelos, ou pelo contrário a sua ramificação, isto a níveis diferentes, o que torna a estrutura vascular da flor ainda mais complexa.

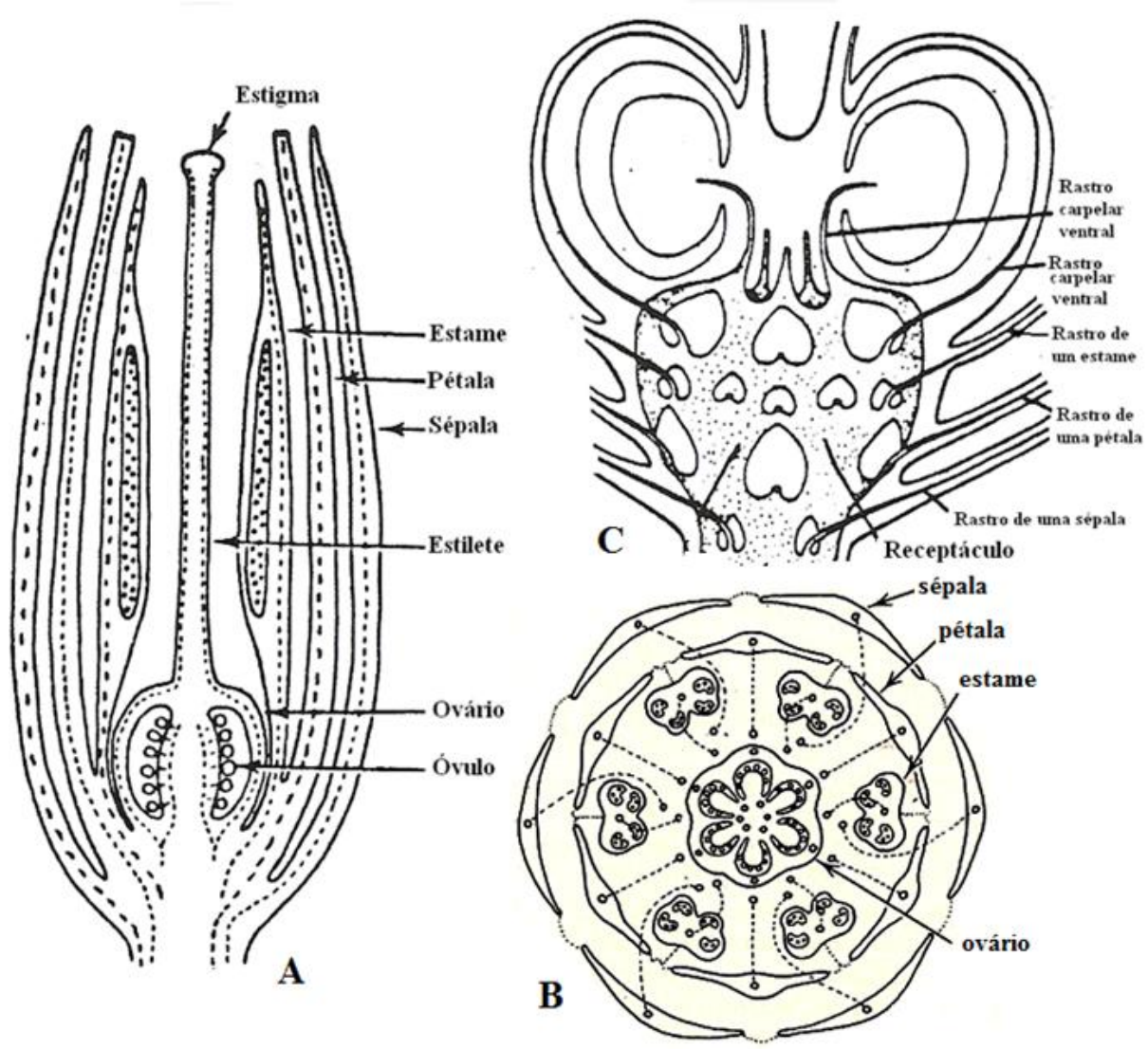



**FIGURA** 418 – Aspectos gerais da vacularização de flores: A-B, flor do tomateiro (*Lycopersicon esculen*tum) em corte longitudinal (A) e transversal (B). Os feixes vasculares estão representados a tracejado; C, *Pyrola* sp., corte longitudinal da flor observando-se os vários rastros que partem do receptáculo floral em direcção às várias peças florais. Adap. FAHN (1990).

Nas flores dos ovários ínfero e semi-ínfero, desde sempre se tem posto o problema de saber qual a origem dos tecidos extracarpelares, que elevam sépalas, pétalas e estames, acima do nível de inserção do ovário, ou seja qual a **origem do hipanto**. Existem fundamentalmente, neste particular, duas teorias (FAHN, 1990):

- a **teoria axial**, que diz ter o hipanto origem axial, no receptáculo, pelo que o gineceu em virtude de um processo de invaginação se apresenta rodeado e fundido com tecidos do receptáculo (extremidade alargada do pedúnculo)
- a **teoria apendicular**, segundo a qual o hipanto resulta da concrescência das partes inferiores do perianto e do androceu.

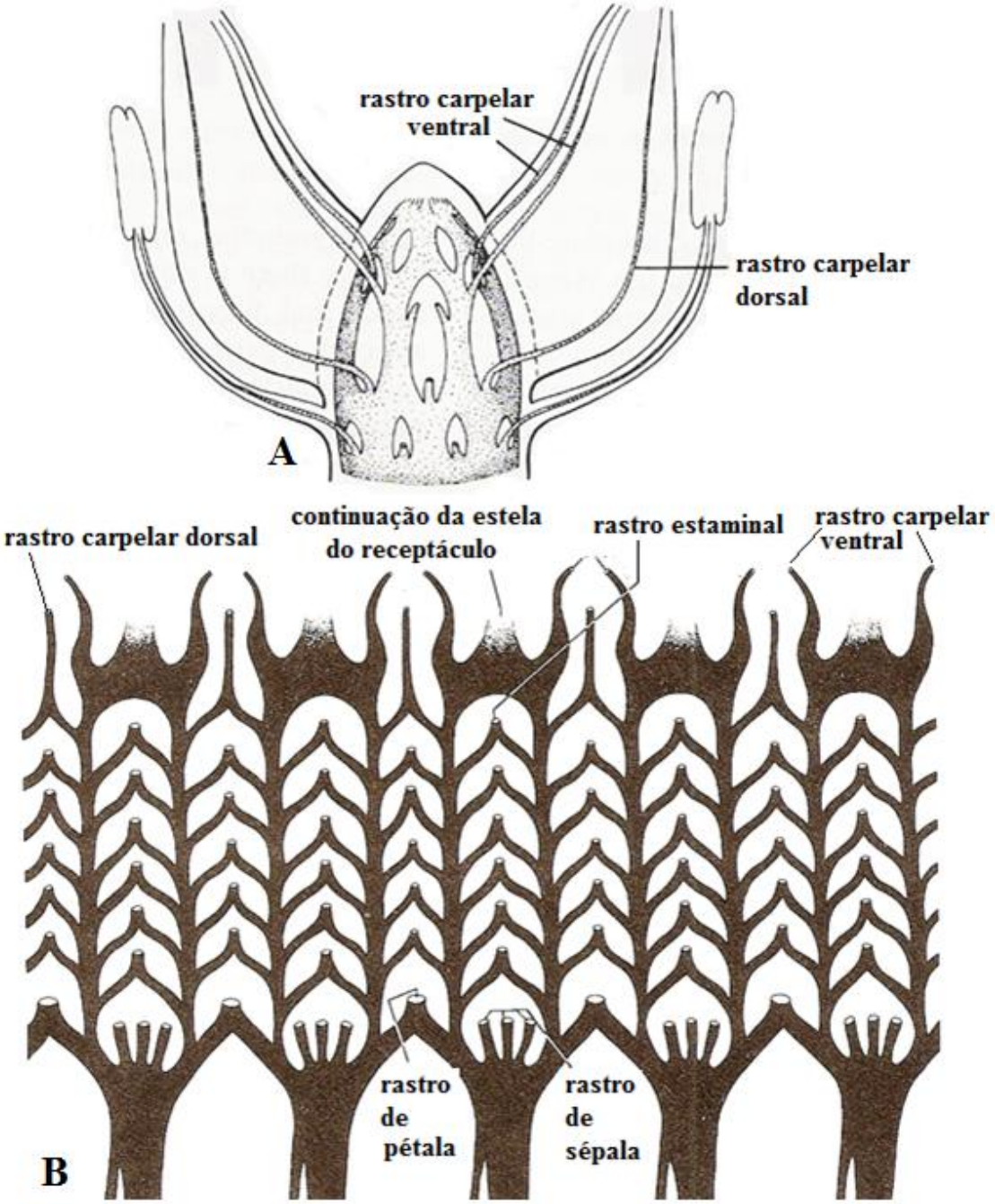



**FIGURA** 419 – Aspectos gerais da vacularização de uma flor de *Aquilegia* sp., com particular destaque para os rastros das diversas peças florais, sépalas, pétalas, estames, carpelos (rastro dorsal e ventral); A, representação tridimensional; B, representação da estrutura num plano. Adap. FAHN (1990).

Alguns autores na dificuldade em optarem fundamentadamente por uma destas teorias, têm advogado para o hipanto uma natureza mista (receptáculo e peças florais).

No entanto os estudos da vascularização da parede do ovário a partir de cortes transversais a diferentes níveis e utilizando também cortes longitudinais, têm permitido, em muitos casos, esclarecer a natureza do hipanto. Duas situações têm sido observadas:

- casos em que, na parede do ovário ínfero se pode observar a fusão, a diferentes níveis dos rastros de órgãos florais distintos e em que a **natureza apendicular** do hipanto parece irrefutável (*e.g., Hedera* e *Juglans)*

- casos em que na parede do ovário ínfero se podem observar feixes "invertidos" ou seja com o xilema para a periferia e floema para dentro, a toda a volta do ovário, a par de outros feixes normais. Tal facto tem sido interpretado como sendo derivado de se ter dado uma invaginação do receptáculo para envolver o ovário, o que implicaria um pregueamento daquele (conforme a **FIGURA** 420), e apontaria para a **natureza axial** do hipanto (*e.g., Rosa* , certas Cactaceae e Santalaceae).

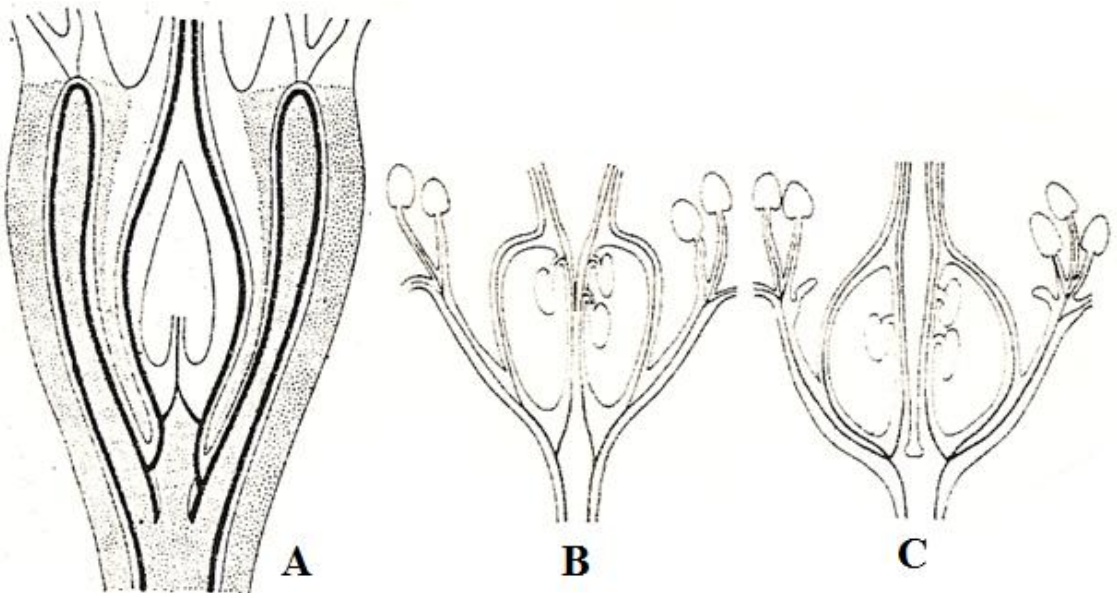



**FIGURA** 420 - A, Corte transversal do ovário ínfero do *Darbya* sp., em que é evidente a natureza axial do hipanto (xilema representado a negro e floema a branco); B-C, diagramas de cortes longitudinais de flores epigínicas em que parece evidente a natureza apendicular do hipanto. Adap. FAHN (1990).

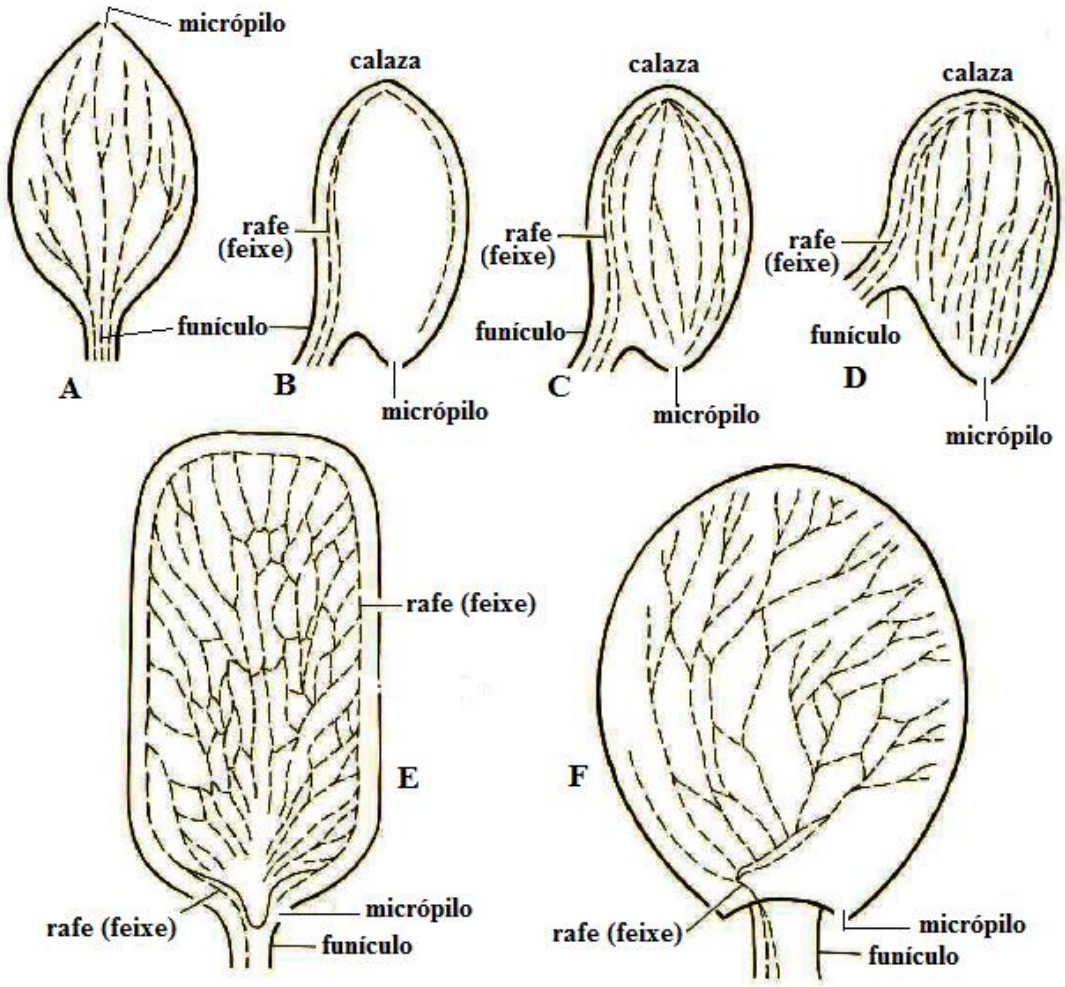



**FIGURA** 421 – Alguns tipos de nervação do tegumento do óvulo nas angiospérmicas: A, nervação palminérvea; B, nervação simples constituída por um único feixe; C-D, nervação dicotómica; E, nervação reticulada; F, nervação dicotómica, tomando um aspecto geral reticulado. GIFFORD & FOSTER (1989).

# 9.4. ONTOGÉNSE FLORAL

Segundo os estudos mais recentes cada ápice caulinar compreende pelas suas características citológicas e pelas actividades organogéneas e histogéneas, três sub-regiões meristemáticas distintas:

- uma região apical (terminal), designada meristema de espera ou centro quiescente, cujas células como vimos anteriormente, apresentam fraca actividade meristemática.
- um cilindro oco periférico, subjacente ao ápice, designado por anel inicial, em que a actividade mitótica é muito elevada durante a fase vegetativa da planta.
- uma região medular, de cuja actividade resultam os tecidos centrais do caule.

Desde que numa planta, como resposta ao fotoperíodo, ao frio, ou a quaisquer outros factores é iniciado o processo de indução floral, do ponto de vista anatómico podem observar-se muito cedo modificações na forma e dimensões do meristema terminal. Inicialmente dá-se uma dilatação do ápice, ou seja, da massa de tecido meristemático potencialmente capaz de originar a flor. Esta proliferação celular que abrange todo o ápice compreende também uma maior participação do meristema de espera, até aí muito pouco activo (CAMEFORT & BOUÉ, 1980; STEEVES & SUSSEX, 1989).

Mais tarde começam a diferenciar-se duas áreas citologicamente distintas:

- uma **região central** parenquimatosa, que se situa no prolongamento do caule e de cuja diferenciação resulta o **receptáculo floral.**
- uma **região periférica**, compreendendo toda uma superfície envolvente de células meristemáticas e que estará na origem de todas as **peças florais**. Para a formação desta região dilatada contribuem tanto o centro quiescente como o anel inicial.

Relativamente ao estabelecimento de etapas de ontogénese floral, pode dizer-se que as sépalas são as peças que primeiro se diferenciam, aliás bastante cedo e resultam assim como mais tarde as pétalas da actividade do anel inicial, o mesmo que havia originado as folhas vegetativas.

Consumido que foi o anel inicial na formação de sépalas e pétalas é da actividade do meristema de espera (centro quiescente) que irão resultar os estames e os carpelos.

Segundo esta teoria as flores teriam assim uma origem mista, no sentido em que estariam presentes dois meristemas (melhor, duas sub-regiões meristemáticas distintas) actuando sucessivamente. Apenas os elementos do perianto se podem considerar homólogos das folhas porquanto têm a mesma origem, os estames e os carpelos não seriam homólogos daquelas, dado que teriam sido originados numa área meristemática distinta.

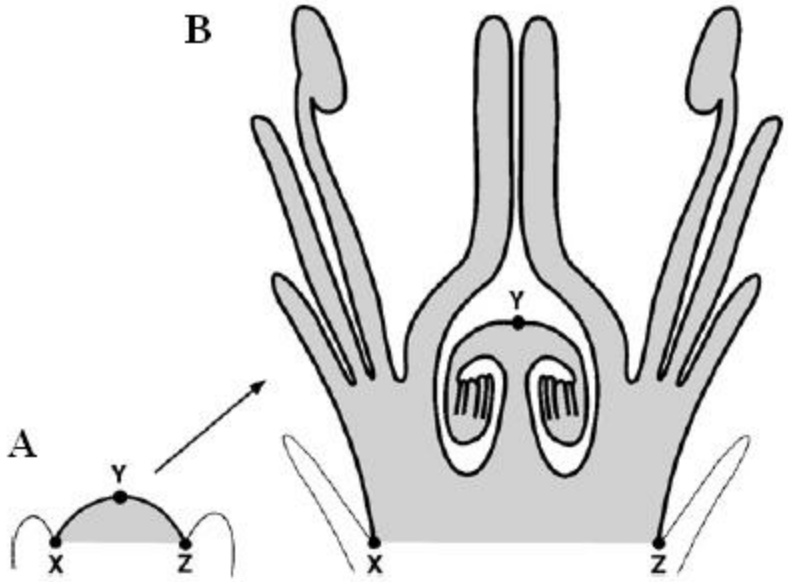



**FIGURA** 422 – Diagrama de um primórdio floral (A) que se desenvolve numa flor completamente diferenciada (B). O tecido meristemático do primórdio floral (representado a cinzento) é responsável pela formação de todos os tecidos e órgãos presentes na flor diferenciada. A topologia representada pelos pontos X, Y e Z mantém-se, embora se transforme numa linha altamente convoluta. Aquelas que eram as células da extremidade do ápice floral, representadas pelo ponto Y, vão localizar-se no interior do ovário, depois de estar concluído o desenvolvimento da flor. SOLTIS *et al.* (2006).

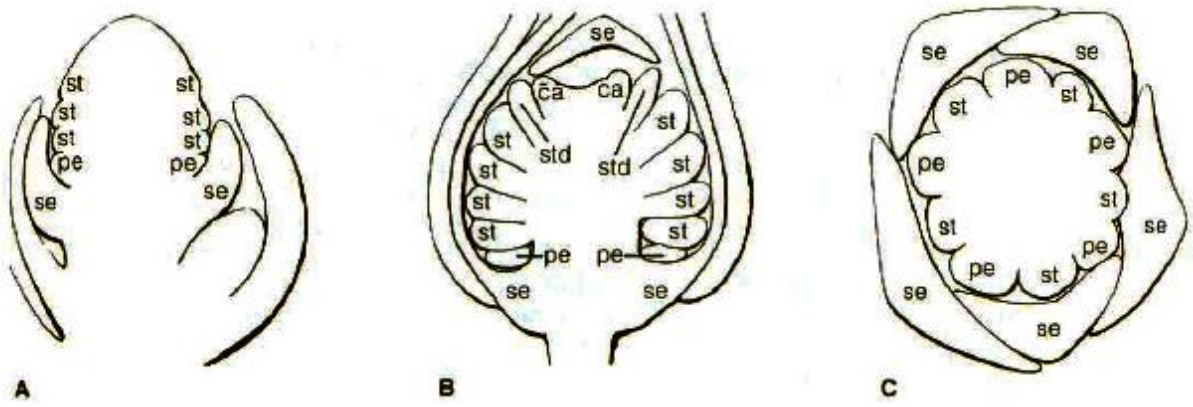



**FIGURA** 423 – Organogénese floral em *Aquilegia formosa*: A-B, cortes longitudinais do ápice floral, ilustrando o desenvolvimento acrópeto de sépalas (se), pétalas (pe), estames (st), estaminódios (std) e carpelos (ca); C, corte transversal em que estão igualmente representados os primórdios de sépalas, pétalas e estames. GIFFORD & FOSTER (1989).

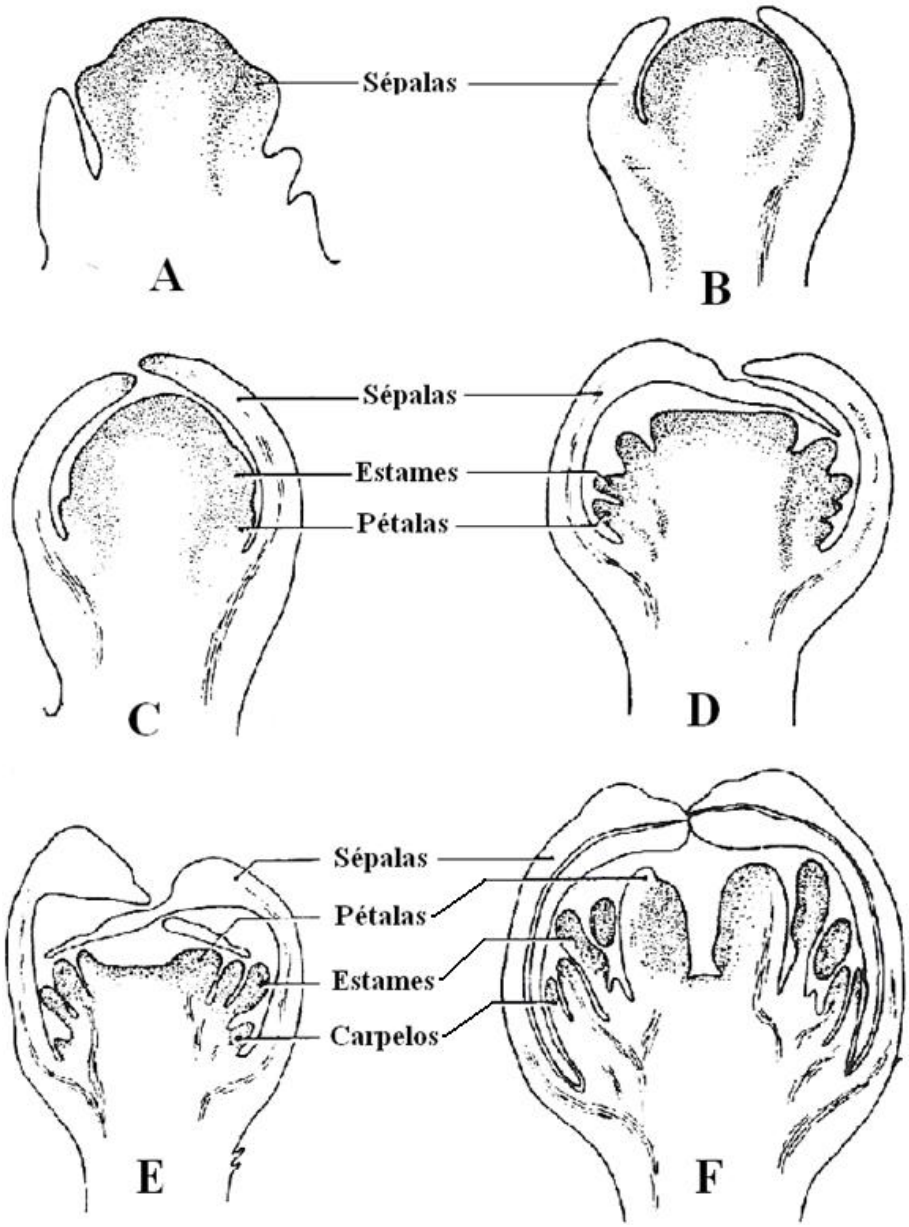



**FIGURA** 424 - Fases sucessivas do desenvolvimento da flor de *Papaver rhoeas*. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

É importante referir que mais recentemente autores como CUTTER (1987), RAJAN (2000), SRIVASTAVA (2002) e muitos outros, vão mais longe no sentido de considerar a flor como um órgão inteiramente *"sui generis"*, sem qualquer homologia com outros órgãos. Defendem que o ápice vegetativo passa ao longo da vida da planta por inúmeras fases fisiológicas distintas, só assim sendo possível explicar que um mesmo ápice produza estruturas tão diversas como; cotilédones, folhas, escamas, brácteas, sépalas, pétalas, estames e carpelos. Deste ponto de vista, o meristema que origina as peças florais embora oriundo por sucessivas transformações de um meristema produtor de lançamentos folhosos, poucas ou nenhumas afinidades teria já com aquele, pelo que a flor se deve considerar um órgão inteiramente *"sui generis"*.

O desenvolvimento das várias partes florais segue normalmente uma ordem **acrópeta**, ou seja, é centrípeto, pois os órgãos com menor grau de desenvolvimento localizam-se mais próximo da região central do ápice meristemático. No entanto, é certo que em certos casos o desenvolvimento floral é, pelo menos em parte, centrífugo completando-se, por exemplo, a formação dos carpelos antes do androceu, como acontece nas espécies protogínicas. Como é sabido, a protoginía faz parte conjuntamente com a protandria de um fenómeno mais vasto, a dicogamia, que visa contrariar a autopolinização promovendo a polinização cruzada.

Outra situação é, por exemplo, o caso das espécies com corola acrescente em que o desenvolvimento das pétalas apenas fica concluído bastante depois de ter terminado o crescimento das sépalas.

# DETERMINISMO SEXUAL

A maioria das angiospérmicas apresenta flores **hermafroditas**. Situação inversa ocorre com as gimnospérmicas em que a generalidade das espécies apresenta flores **unissexuais** masculinas (**estaminadas**) ou femininas (**pistiladas**). São consideradas unissexuais as flores que apenas têm férteis os órgãos de um dos sexos, embora possam apresentar os órgãos do sexo oposto mas estes sejam estéreis ou rudimentares. Por vezes, as flores são totalmente **estéreis** por redução ou ausência do androceu e do gineceu.

Atendendo ao(s) tipo(s) de flores que apresentam, as plantas, dividem-se, por sua vez, em:

1. **monoclinas**, em que os 2 sexos estão na mesma flor (**plantas hermafroditas**) ou em flores distintas, unissexuais masculinas ou femininas, mas no mesmo indivíduo (**plantas monóicas**);
2. **diclinas** ou dióicas, em que há separação de sexos ocorrendo portanto indivíduos masculinos e outros femininos.
3. **poligâmicas** com duas situações, espécies **polígamo-monóicas** e **polígamo-dióicas**, em que num mesmo indivíduo, como acontece, por exemplo, na alfarrobeira *(Ceratonia siliqua)*, ocorrem lado a lado flores hermafroditas e outras unissexuais masculinas e femininas. Na papaia, *Carica papaya*, existem mesmo três tipos de plantas: masculinas, femininas e poligâmicas.

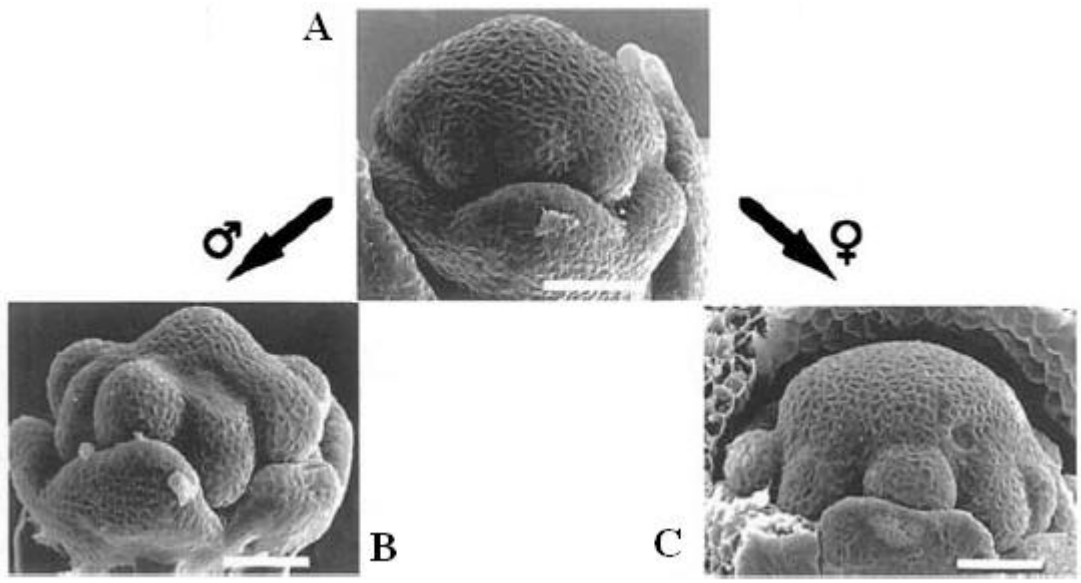



**FIGURA** 425 – *Rumex* sp. A-C, microfotografias que ilustram que a determinação do sexo da flor é visível nas primeiras fases da sua formação. A, meristema floral numa fase muito inicial em que se nota apenas uma ligeira iniciação da formação dos estames mas em que ainda não é possível conhecer nada sobre o determinismo sexual, já que este meristema floral ainda pode evoluir quer no sentido da formação de uma flor masculina quer feminina; B, primórdio floral que está a evoluir no sentido da formação de uma flor masculina. Os primórdios estaminais estão a desenvolver-se e em contrapartida verifica-se uma paragem no desenvolvimento dos carpelos (região central do primórdio); C, primórdio floral que está a evoluir no sentido da formação de uma flor feminina. Os primórdios carpelares (região central do primórdio) estão a desenvolver-se e em contrapartida verifica-se uma paragem no desenvolvimento dos primórdios estaminais. AINSWORTH (2005).

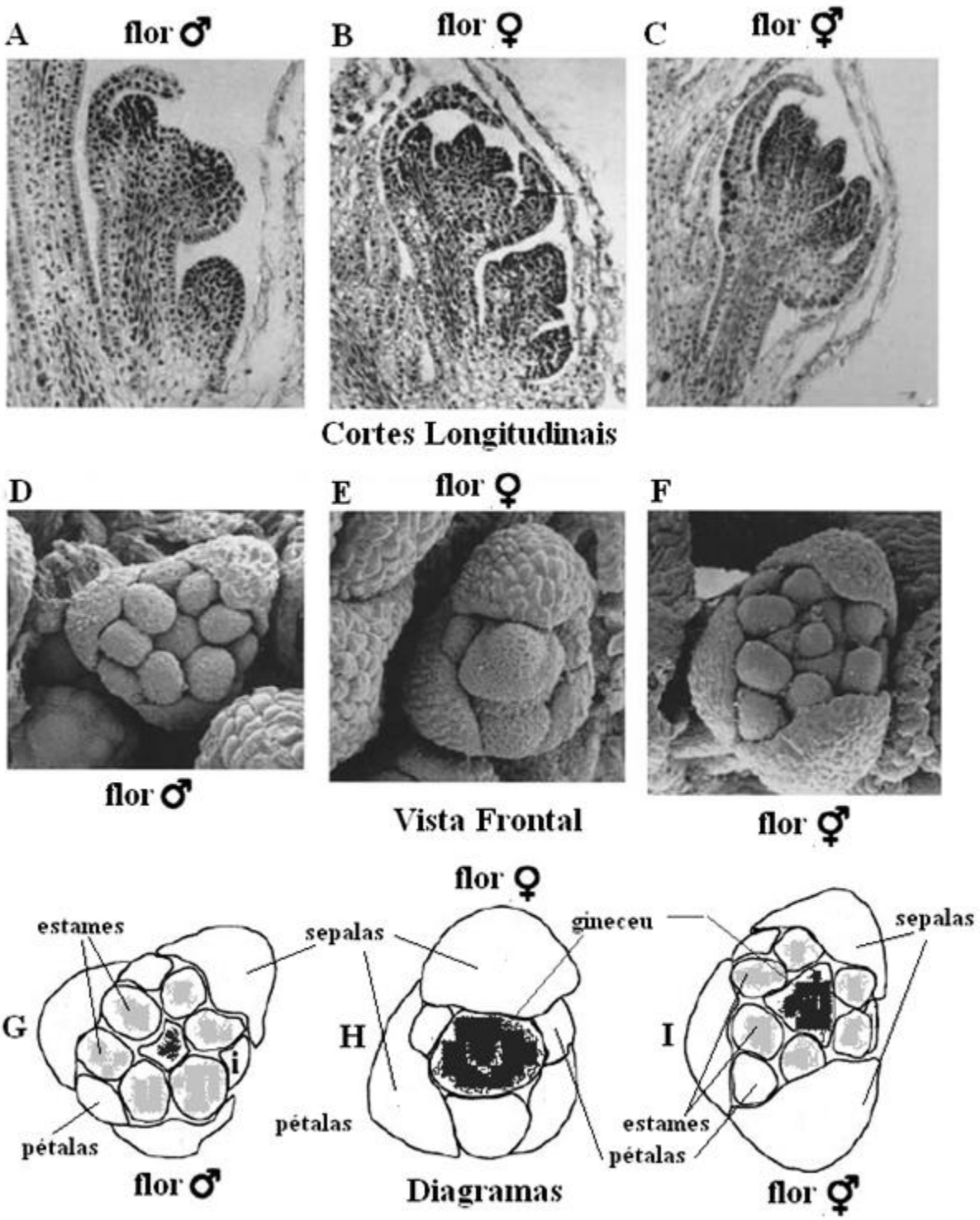



**FIGURA** 426 – Comparação do desenvolvimento de primórdios florais em flores masculina (A, D), feminina (B, E) e hermafrodita (C, F) em *Rumex acetosa*. A-C, cortes longitudinais; A-F, microfotografias com vista frontal dos primórdios florais; G-I, diagramas. AINSWORTH (2005).

Em certas espécies tem sido possível controlar os mecanismos inerentes ao determinismo da condição sexual das flores (AINSWORTH, 2005).

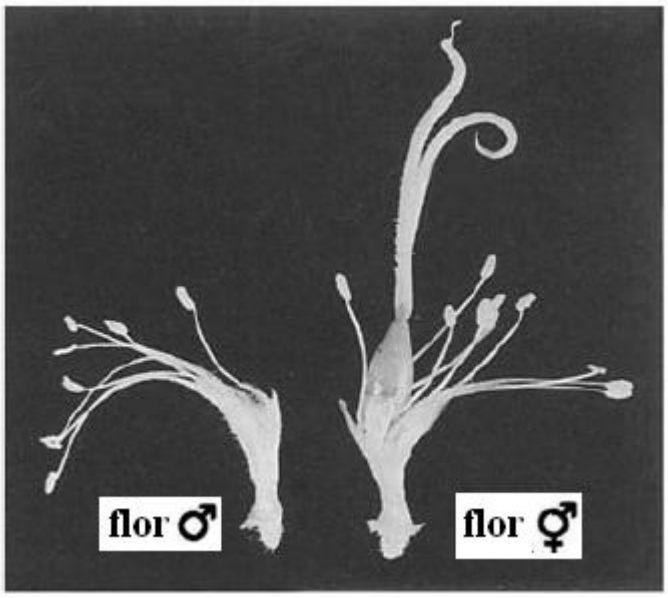



**FIGURA** 427 – Dois tipos de flores de *Melandrium album*, cujo controlo do desenvolvimento no que respeita ao sexo foi induzido pela aplicação de 5-azac. AINSWORTH (2005).

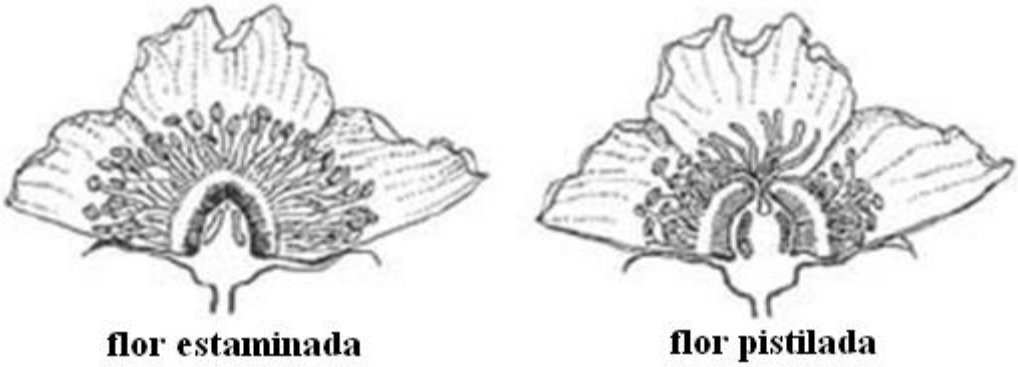



**FIGURA** 428 – Dois tipos de flores de *Actinidia deliciosa*. A flor estaminada (masculina) apresenta um ovário rudimentar desprovido de estilete, cuja formação foi iniciada pelo meristema floral mas não foi concluída. O mesmo não aconteceu com o androceu. A flor pistilada (feminina) tem toda a aparência de uma flor hermafrodita, mas na realidade, dado que as anteras são incapazes de produzir pólen viável, comporta-se como uma flor feminina. AINSWORTH (2005).

# 9.4.1. DESENVOLVIMENTO DAS PEÇAS FLORAIS

O ápice vegetativo apresenta crescimento indeterminado. A flor, pelo contrário, apresenta crescimento determinado, pois o meristema que a origina cessa a actividade depois de produzir todas as peças florais, daí que se considerem flores primitivas, aquelas cujo meristema floral tem um período de actividade mais prolongado e produz maior número de peças florais.

Em termos gerais os órgãos florais iniciam-se como as folhas, por divisões periclinais a que se seguem outras anticlinais das células da protoderme ou mais frequentemente de células aprofundadas em relação a esta. Os primórdios tomam assim relativamente cedo a configuração de uma protuberância que cresce em comprimento (crescimento apical) e em largura (crescimento marginal) de modo semelhante às folhas. Muitas vezes as peças florais apresentam na sua formação também crescimento intercalar. Nos estames o padrão de crescimento é no entanto diferente já que o filete não apresenta crescimento marginal.

## i) PERIANTO

Sépalas e pétalas têm um padrão de desenvolvimento semelhante ao das folhas, embora como regra o crescimento seja muito mais reduzido em extensão.

## ii) ANDROCEU

O primórdio estaminal surge normalmente como uma projecção arredondada que emerge do receptáculo floral, após a formação dos primórdios das sépalas e das pétalas. Os primórdios estaminais apresentam uma estrutura de túnica e corpo, constituída por uma camada de células da protoderme que recobre um tecido em forma de cúpula. À semelhança do que acontece nos primórdios foliares e segmentos do perianto, a formação dos estames prossegue por ciclos repetitivos de expansão e alongamento e divisões periclinais de células subepidérmicas.
Inicialmente os estames são estruturas curtas, diferenciando-se o filete mais tarde por crescimento intercalar. A antera começa por apresentar-se constituída por parênquima homogéneo e revestida por uma epiderme com estomas. Entretanto já o feixe do filete iniciou a sua diferenciação. Começam então a dar-se importantes transformações na antera que levarão à formação dos sacos polínicos. As células do parênquima após inúmeras divisões dispõem-se em três camadas subepidérmicas e num agregado central de células. As três camadas periféricas são:

a) uma camada mais externa, geralmente unisseriada, em contacto com a epiderme que se diferencia nas angiospérmicas na **camada fibrosa (endotécio),** que irá ter importância vital no processo de deiscência da antera pois apresenta espessamentos parietais especializados, ou seja, que predominam nas paredes tangenciais internas e nas anticlinais Nas gimnospérmicas esta camada por ser originada a partir da epiderme recebe a designação de **exotécio**. Os espessamentos são, em geral, celulósicos, podendo haver também pequena quantidade de material péctico e lenhina. Normalmente, o espessamento está limitado à parte protuberante do esporângio, porém o conectivo também pode desenvolver, numa ou mais camadas de células, esse tipo de espessamento.
b) a **camada intermédia, média** ou **transitória** que é geralmente destruída mais tarde. A camada média pode ser formada ou não durante a ontogénese da parede do esporângio, dependendo do número de estratos parietais diferenciados. Quando presente, o número de camadas é variável, podendo ocorrer uma a duas camadas de células, excepcionalmente até cinco estratos. Em geral são camadas transitórias (efémeras). Em algumas espécies persistem até à deiscência da antera. Por vezes, a camada média desenvolve espessamentos semelhantes ao endotécio.
c) o estrato interno, designado por **tapete** ou **tecido nutritivo,** cujo conteúdo celular é normalmente utilizado numa fase tardia para a formação da parede (exina e intina) dos esporos.
   O tapete apresenta as seguintes funções: a) nutrição do **tecido esporogéneo** (**arquespório**) e dos **microsporócitos**; b) secreção de calose durante a separação das tétradas; c) síntese de esporopolenina para a formação da parede dos grãos de pólen (esporoderme); d) síntese de materiais diversos (lípidos, flavonóides, carotenóides e material protéico) que se vão depositar sobre a parede do grão de pólen.
   As células do tapete são inicialmente uninucleadas, mas geralmente vêem a tornam-se multinucleadas.
   Existem **3 tipos de tapete**: a) **secretor ou glandular**, quando as suas células permanecem circundando o lóculo, adjacentes aos demais estratos parietais, podendo ocorrer a eliminação de remanescentes dos seus protoplastos por degenerescência dentro da cavidade locular, durante a gametogénese; b) **plasmodial**, quando ocorre a protrusão das células para o interior do lóculo, com consequente fusão dos protoplastos, formando um plasmódio cenocítico; c) **invasivo**, quando os protoplastos de um tapete multisseriado invadem a cavidade locular sem contudo se fundirem formando uma estrutura cenocítica.
   As células do tapete degeneram após a formação da esporoderme e não estão presentes na antera madura aquando da deiscência.

O conjunto central de células, após sucessivas divisões origina um **tecido esporogéneo ou arquespório** cujas células continuam a dividir-se até estarem formadas as **células-mãe dos micrósporos** ou **microsporócitos,** últimas células diplóides, ou seja, últimas entidades da geração esporófita. Cada uma destas células, vai originar por meiose quatro **micrósporos** haplóides (grãos de pólen).

Em geral, a histogénese da antera começa com a formação de um **tecido fértil** e de uma camada estéril subepidérmica, a **camada parietal primária**, que origina (por divisão periclinal), dois novos estratos: o estrato parietal secundário externo e o secundário interno. Esses dois estratos originam todos os demais estratos parietais da antera: o **endotécio**, a **camada média** e o **tapete**. Existem 4 tipos de formação dos estratos parietais: a) **básico**, em que as camadas parietais secundárias, externa e interna dividem-se periclinalmente; a primeira dá origem ao endotécio e à camada média externa, e a segunda, à camada média interna e ao tapete; b) **dicotiledóneo**, em que a camada parietal secundária externa se divide dando origem ao endotécio e à camada média, enquanto a camada interna se diferencia no tapete; c) **monocotiledóneo**, em que a camada parietal secundária interna se divide e produz a camada média e o tapete, enquanto a externa forma o endotécio; e) **reduzido** – em que as camadas parietais, externa e interna, se transformam respectivamente em endotécio e tapete, e a camada média está ausente.

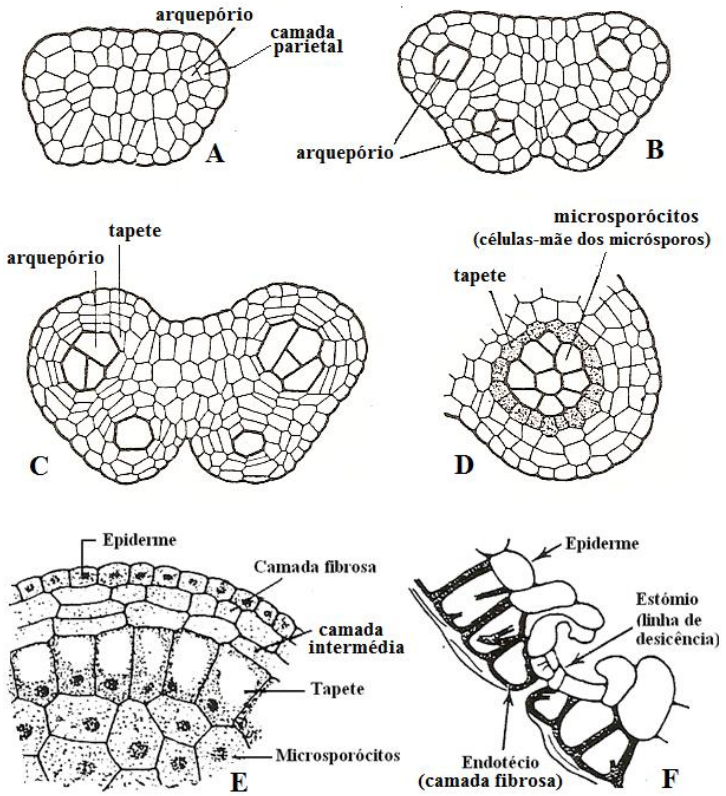



**FIGURA** 429 - Cortes transversais de anteras para ilustrar o desenvolvimento dos sacos polínicos nas angiospérmicas: A-C, fase iniciais da diferenciação dos tecidos da antera; D-E, fase intermédia; F, fase muito adiantada da maturação da antera em que está eminente a sua deiscência. Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

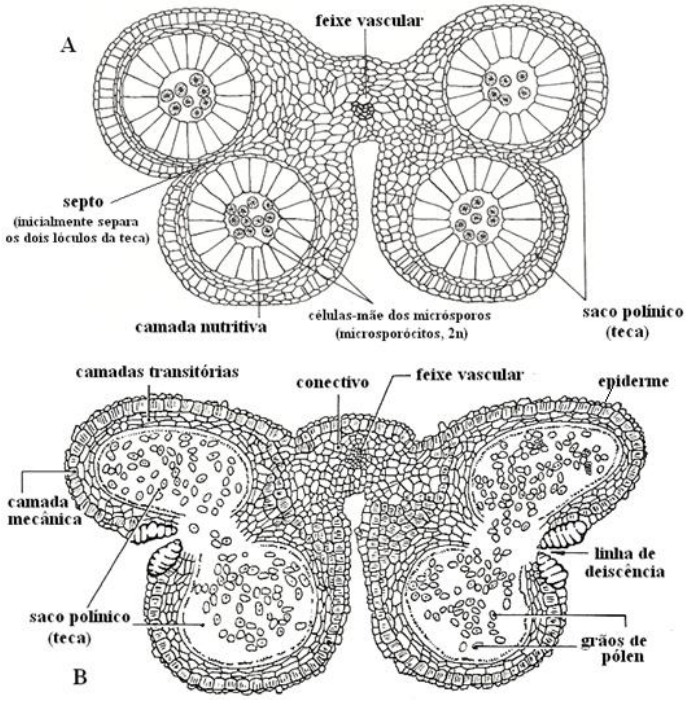



**FIGURA** 430 - Corte transversal de uma antera do trigo (*Triticum aestivum*): A, antes da rotura do septo que separa os dois lóculos da teca; B, depois da rotura do septo. Na maioria das angiospérmicas, a antera é constituída por **quatro esporângios**. Em algumas espécies as anteras apresentam 1, 2, 4, 8 ou mesmo mais esporângios (*e.g.*, *Bombycidendron*, *Garcinia)*. A antera tetrasporangiada apresenta uma simetria bilateral, sendo constituída por duas **tecas**, cada uma com dois lóculos ou **sacos polínicos** que estão separados por uma região de tecido estéril, o **septo**, normalmente ausente na antera madura. As tecas da antera estão ligadas entre si e com o filete através de um tecido estéril, parenquimatoso, atravessado por um feixe vascular, e que é denominado **conectivo**. Em particular nas Melastomataceae, o conectivo pode expandir-se originando apêndices com forma muito diversa. LERSTEN (2006).

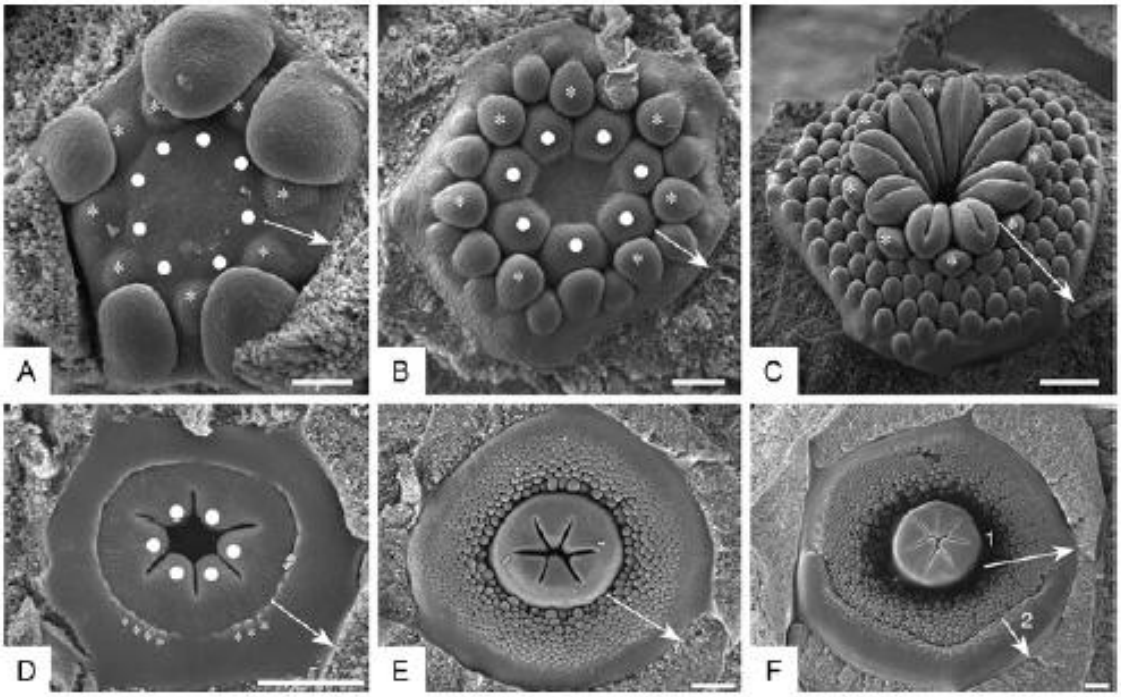



**FIGURA** 431 – Microfotografias de ápices florais cujo androceu compreende vários verticilos de estames com formação centrífuga (assinalada com uma seta). A-C, *Dillenia alata*; D-F, *Couroupita guianensis*. Os estames do primeiro verticilo a formar-se, ou seja, os mais internos, encontram-se assinalados com um ponto branco. SOLTIS *et al.* (2006).

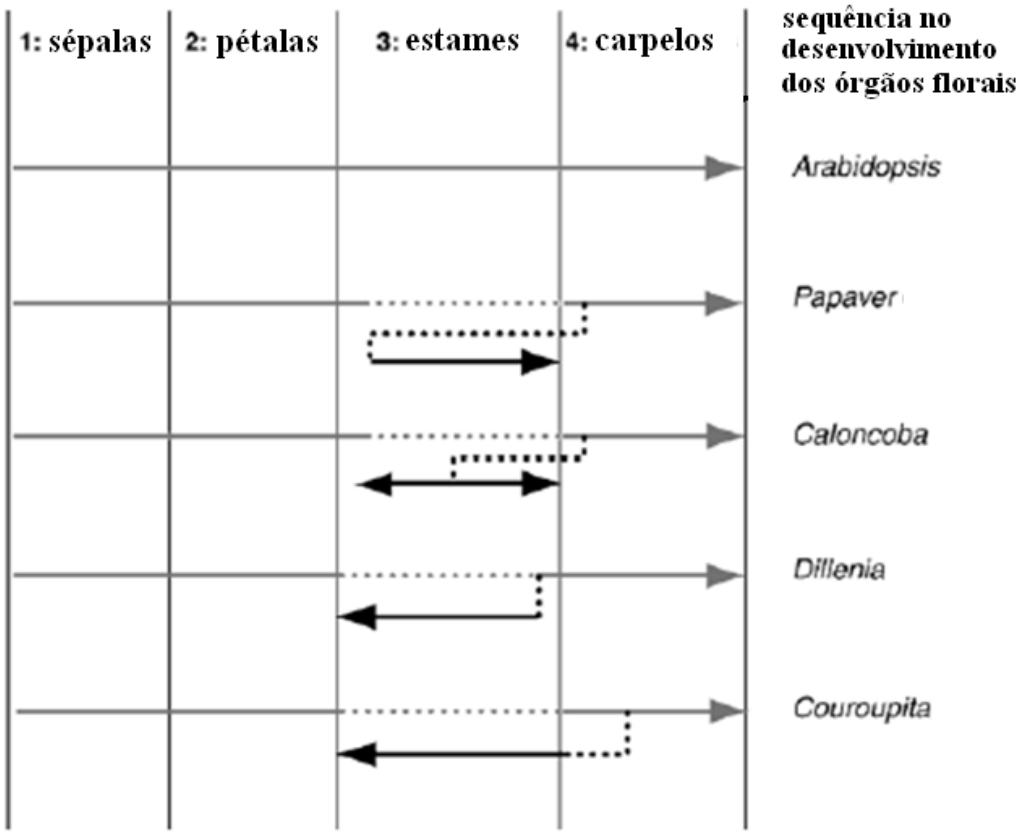



**FIGURA** 432 – Embora a sequência na desenvolvimento dos diversos órgãos florais seja quase sempre a mesma, não admitindo praticamente excepções, ou seja, os primeiros elementos florais a serem iniciados são as sépalas, seguindo-se-lhes as pétalas, os estames e finalmente os carpelos – existem diferenças no que respeita à formação dos estames, no caso do **androceu** ser **polistémono**. A formação dos estames pode seguir um padrão: a) **centrípeto**, como em *Papaver*; b) **centrífugo**, como em *Couroupita* e *Dillenia*; c) **bidireccional**, como acontece em *Caloncoba*. SOLTIS *et al.* (2006).

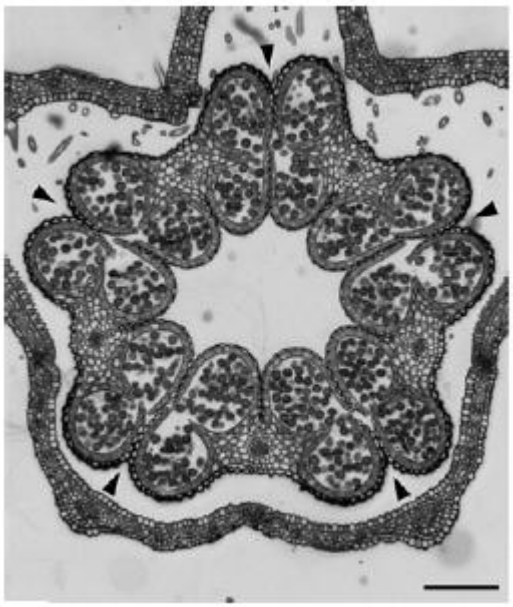


**FIGURA** 433 – Corte transversal do meristema floral de *Lobelia inflata*, cujos estames apresentam fusão ontogénica, que está a começar a dar-se nos pontos assinalados pelas setas. SOLTIS *et al.* (2006).

Existem duas variantes principais no que respeita ao modo como se dá a formação dos grãos de pólen:

1) o desenvolvimento do **tipo sequencial ou sucessivo,** mais frequente entre as monocotiledóneas em que cada divisão celular é logo seguida da formação da respectiva parede celular nas células-filhas;
2) o **tipo simultâneo**, mais frequente entre as eudicotiledóneas em que as paredes celulares dos micrósporos só se formam quando já estão presentes as quatro células-filhas.

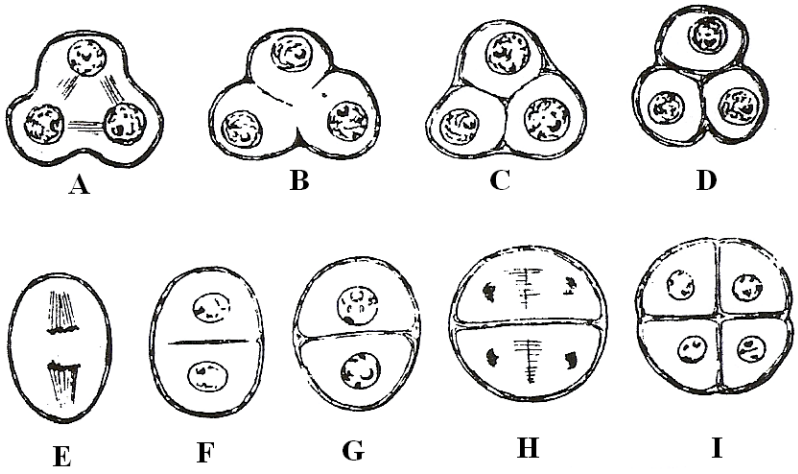



**FIGURA** 434 - Representação dos dois tipos de citocinese meiótica que podem ocorrer durante a meiose que conduz à formação dos grãos de pólen: A-D, formação dos grãos de pólen do **tipo simultâneo,** típico das eudicotiledóneas, em que em que não se formam paredes celulares até que os quatro núcleos haplóides tenham sido formados. As paredes contendo calose não são depositadas na placa equatorial, mas são formadas centripetamente, a partir da margem da célula, encontrando-se no seu centro. Os 4 micrósporos assumem geralmente um arranjo tetraédrico; E- I, formação dos grãos de pólen do **tipo sequencial ou sucessivo,** típico das monocotiledóneas. O final da meiose é seguido da formação de uma parede celular entre os dois núcleos. Os 4 micrósporos assumem geralmente um arranjo isobilateral. FAHN (1990).

A disposição dos grãos de pólen na tétrada, é com maior frequência **tetraédrica** (típica das eudicotiledóneas) ou **isobilateral** (típica das monocotiledóneas), mas também pode apresentar outros aspectos (decussada, em forma de T e linear) embora com muito menor frequência.

Na fase final de maturação dos esporos, estes geralmente separam-se, mas em certos casos permanecem aderentes em grupos de dois, quatro, ou mesmo muitos mais formando massas polínicas ou polinídias, que se mantêm aderentes através de uma mucilagem agregadora, como acontece nas orquidáceas e asclepiadáceas.

Enquanto a individualização dos grãos de pólen na maturação constitui uma adaptação à anemofilia a sua associação em agregados providos de mucilagens constitui manifestamente uma adaptação à zoofilia.

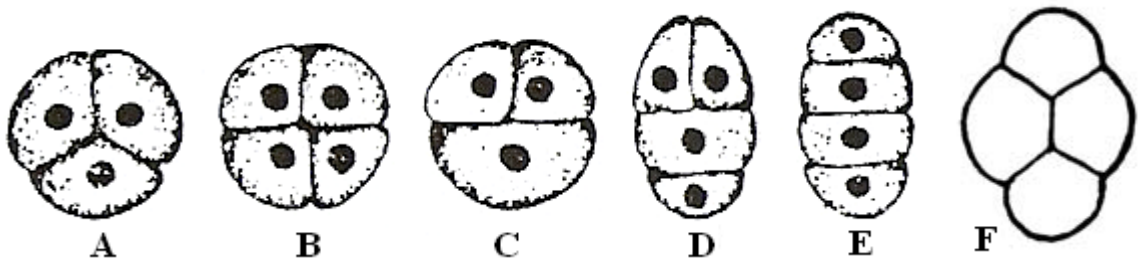



**FIGURA** 435 - Diferentes tipos de disposição dos grãos de pólen nas tétradas. A, tetraédrica; B, isobilateral (tetragonal); C, decussada; D, em forma de T; E, linear; F, romboidal. Adap. FAHN (1990).

Sem dúvida que a última fase de maturação da antera é a sua deiscência ou seja a sua abertura natural, processo pelo qual é responsável o endotécio. Interessa também referir que esta é normalmente precedida da destruição em cada teca da parede que divide os dois lóculos (sacos polínicos), que assim por confluência ficam reduzidos a um em cada teca.

A parede do grão de pólen pode apresentar ornamentação bastante diversa (**FIGURAS** 444 a 446).

Os grãos de **pólen monocolpados (monossulcados)**, com **uma única abertura** na exina, ovais e com disposição linear ou em T, são típicos das monocotiledóneas. Acredita-se que seja o tipo mais primitivo, a partir do qual todos os outros teriam sido originados. Ocorre também em algumas Magnoliídeas primitivas. Nas eudicotiledóneas os grãos de pólen são geralmente **tricolpados (trissulcados)**, ou seja têm **três aberturas**, e com maior frequência a forma esférica e a disposição tetraédrica. A possibilidade do tubo polínico emergir a partir de 3 aberturas diferentes do grão de pólen parece facilitar a fertilização dos pistilos, o que leva a crer que o pólen com 3 aberturas teria sido um aprimoramento de um modelo polínico mais primitivo, com uma única abertura.

As aberturas na parede do grão de pólen através das quais se dá a saída do tubo polínico podem estar afectas à exina, denominando-se **ectoaberturas** ou situar-se na endexina, caso em que se denominam **endoaberturas**. Em todo o caso elas podem ser basicamente de cinco tipos:

- **sulcos**, aberturas alongadas, perpendiculares ao maior diâmetro do grão de pólen, localizando-se normalmente na região polar daquele.
- **colpos**, aberturas muito alongadas dispostas segundo o maior diâmetro do grão de pólen e cujas extremidades se aproximam de ambos os pólos. Pelo menos em parte, podem ser membranosos.
- **rugas**, aberturas mais ou menos alongadas dispostas mais ou menos desordenadamente.
- **poros**, pequenas aberturas mais ou menos circulares.
- **colporos**, aberturas compostas resultantes da justaposição de uma ectoabertura com uma endoabertura.

As designações de sulco e colpo são usadas muitas vezes indistintamente em palinologia

Os grãos de pólen **inaperturados** são aqueles que não apresentam vestígios de nenhum tipo de abertura, enquanto os **hetero-aperturado**s apresentam dois tipos diferentes de aberturas.

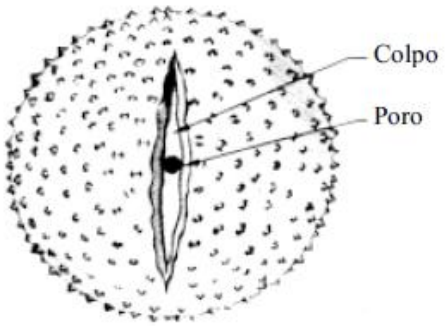



**FIGURA** 436 – Representação de um colpo e de um poro num grão de pólen.

Segundo KNOX (1984), os grãos de pólen adaptados à entomofilia tendem a ser pequenos, individualizados na maturação e com parede delgada, pouco ou nada ornamentada. Aqueles que estão melhor adaptados à zoofilia tendem a ser relativamente grandes e a apresentar-se em agregados mucilaginosos ou com apêndices

mucilaginosos, a sua parede é como regra espessa e bastante ornamentada (inclusive nalguns casos com minúsculos apêndices para uma melhor aderência aos animais). Finalmente, os grãos de pólen adaptados à hidrofilia tendem a ser alongados ou então têm disposição linear ou em T e a sua parede é geralmente delgada e não ornamentada.

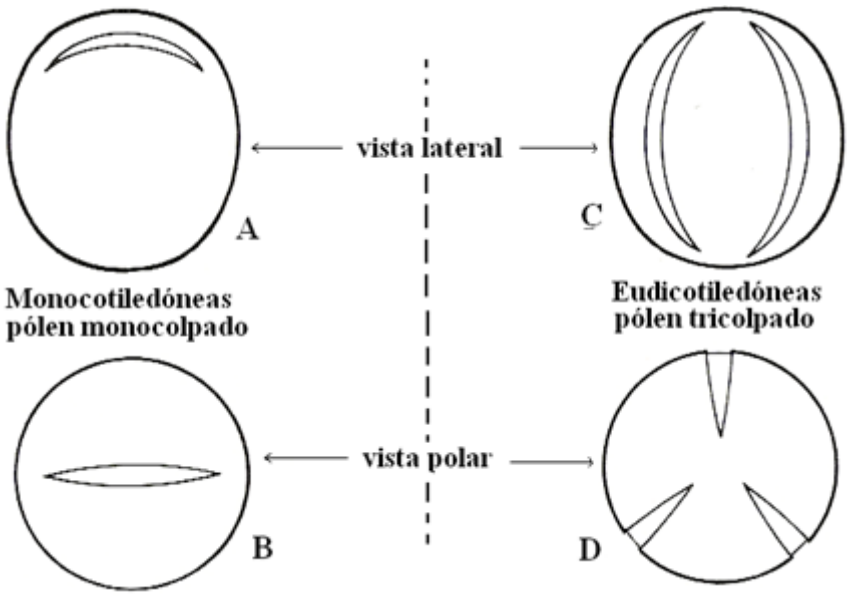



**FIGURA** 437 –A-B, pólen monocolpado (monossulcado) das monocotiledóneas em vista lateral e polar; C-D, pólen tricolpado (trissulcado) das eudicotiledóneas em vista lateral e polar. Adap. FAHN (1990).

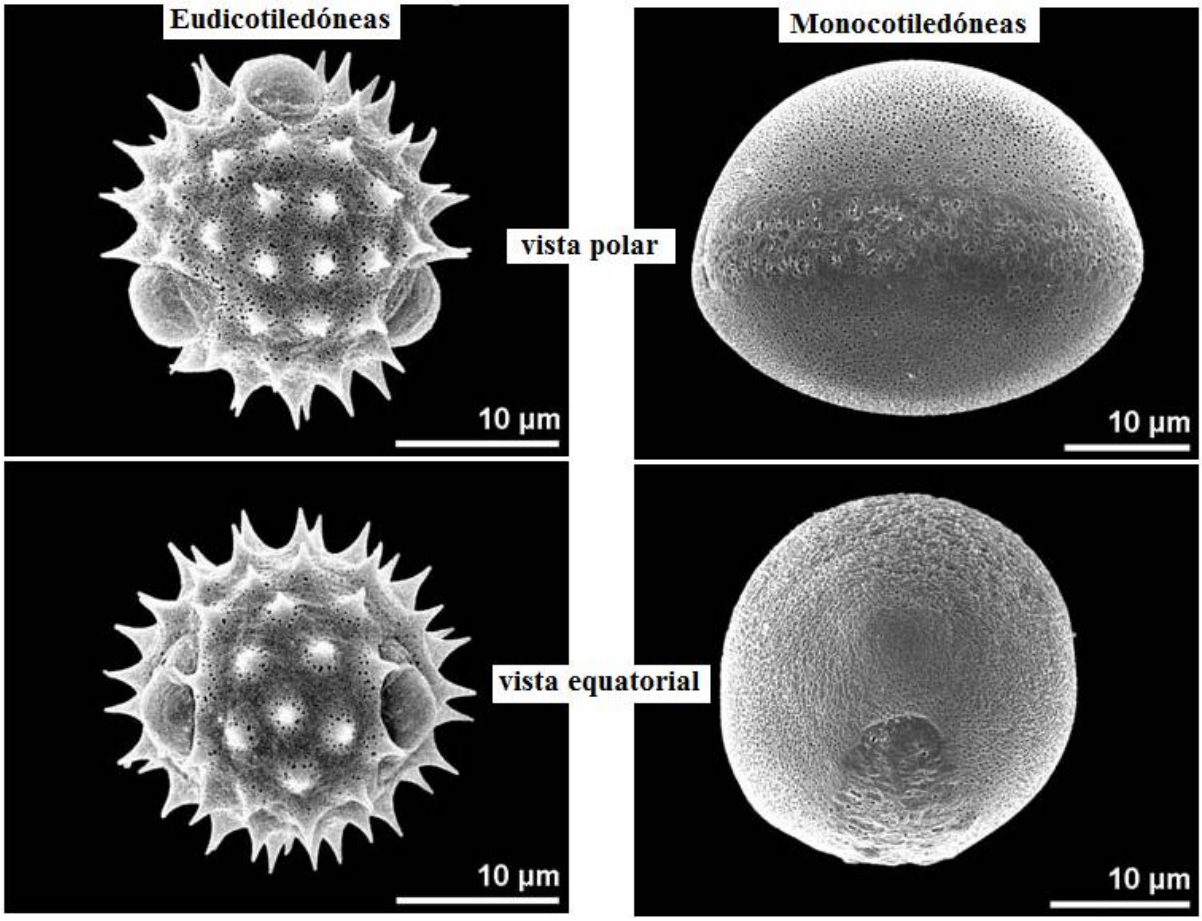



**FIGURA** 438 – Microfotografias dos grãos de pólen típicos das monocotiledóneas e eudicotiledóneas. HESSE *et. al* (2009).

Nas angiospérmicas, cada grão de pólen é um gametófito que contém dois núcleos haplóides, um maior que corresponde a uma célula vegetativa e outro menor que corresponde ao núcleo da célula germinativa que irá

dividir-se em dois núcleos, um dos quais é o gâmeta masculino que irá fecundar a oosfera e o outro irá fundir-se com os dois núcleos polares do saco embrionário originando a célula-mãe do albúmen.

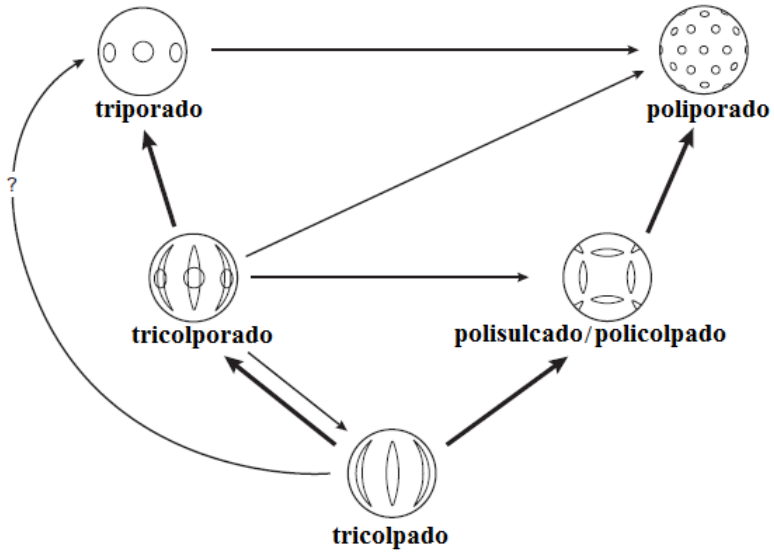



**FIGURA** 439 – Tendências evolutivas principais (setas mais espessas) e secundárias (setas menos espessas) no que respeita ao pólen das eudicotiledóneas. LERSTEN (2006).

## ESPORODERME

O desenvolvimento de uma parede resistente no grão de pólen foi de importância fundamental na conquista do ambiente terrestre pelas plantas superiores pois possibilitou as mais diversas formas de polinização. Sendo transportado pelo vento (polinização anemófila) ou pelos animais (polinização entomófila) os riscos de dessecação do **microgametófito** são enormes. Graças a uma parede celular resistente (esporoderme), especializada e estratificada em **exina (exospório)** e **intina (endospório)**, foi possível assegurar uma eficaz protecção do microgametófito.

A exina é um dos primeiros estratos da esporoderme a ser formado e, devido aos variados padrões esculturais da sua superfície externa, em diferentes táxones vegetais, e à possibilidade de fossilização, tem sido utilizada como importante carácter taxonómico.

A exina forma aberturas, zonas de menor espessura, por onde o tubo polínico emerge durante a germinação do microgametófito sobre o estigma, após a polinização. A exina apresenta-se estratificada em **sexina**, a camada ornamentada mais externa, e **nexina**. Esta última pode apresentar-se subdividida em duas camadas: a **nexina externa** (**camada basal**) e a **nexina interna** ou **endexina** (mais delgada e que não se chega a diferenciar em algumas angiospérmicas).

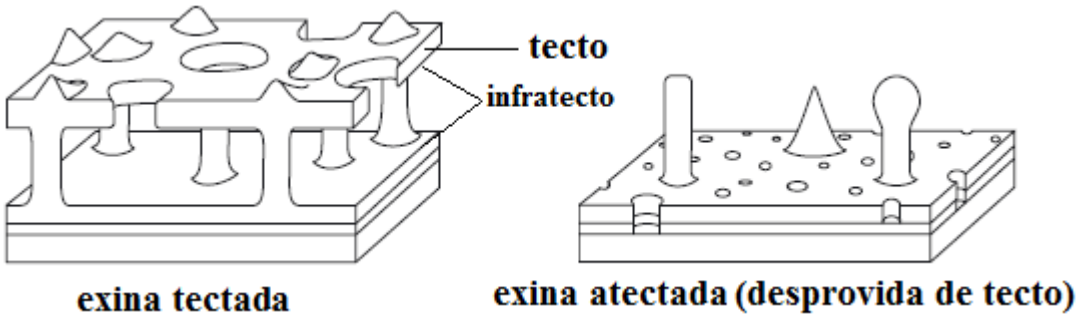



**FIGURA** 440 – Diagrama ilustrando os casos da exina tectada e atectada.

A sexina compreende as **columelas (báculas)**, na forma de bastões radiais e o **tecto,** uma camada contínua sobre a qual se podem encontrar **ornamentações** muito diversas (espinhos, clavas, báculas, estrias, verrugas).

De um ponto de vista ultra-estrutural, a exina é bastante compacta. O principal componente da exina é a **esporopolenina**, ou seja, um conjunto de biopolímeros quimicamente muito resistentes.

A intina é o estrato da esporoderme mais interno, depositado após a formação da exina. Apresenta constituição predominantemente celulósica, acrescida de outros componentes como pectinas e proteínas.

Análises mais recentes têm demonstrado que esta camada é estratificada, com estratos diferenciados química, estrutural e funcionalmente.

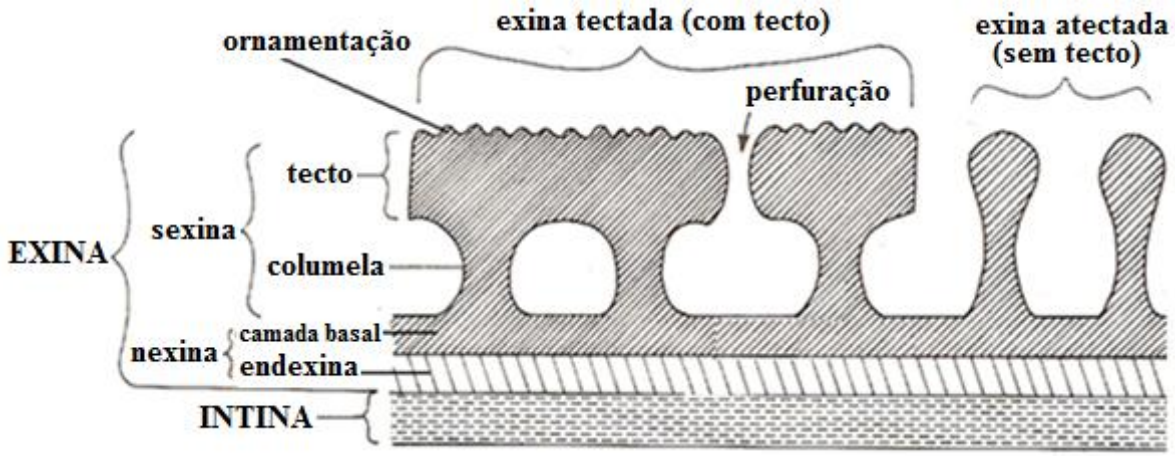



**FIGURA** 441 – Diagrama em corte que ilustra a constituição da parede do grão de pólen, esporoderme, típica das angiospérmicas. A exina pode ser **tectada**, **atectada** e **semi-tectada**. GIFFORD & FOSTER (1989).

A intina contém somente polissacáridos, como principais componentes estruturais. Sob as aberturas, a intina é mais espessada e especializada. Ao longo dos **mesocolpos** (zona da esporoderme que não compreende as aberturas) a intina tende a ser mais delgada. Têm sido encontradas inúmeras variantes no que respeita à estrutura, localização e composição química dos estratos polissacarídicos da esporoderme. Após a reidratação do microgametófito no estigma e com a formação do tubo polínico, ocorre rompimento da esporoderme. O mais interno, a intina, torna-se contínuo com a parede do tubo polínico.

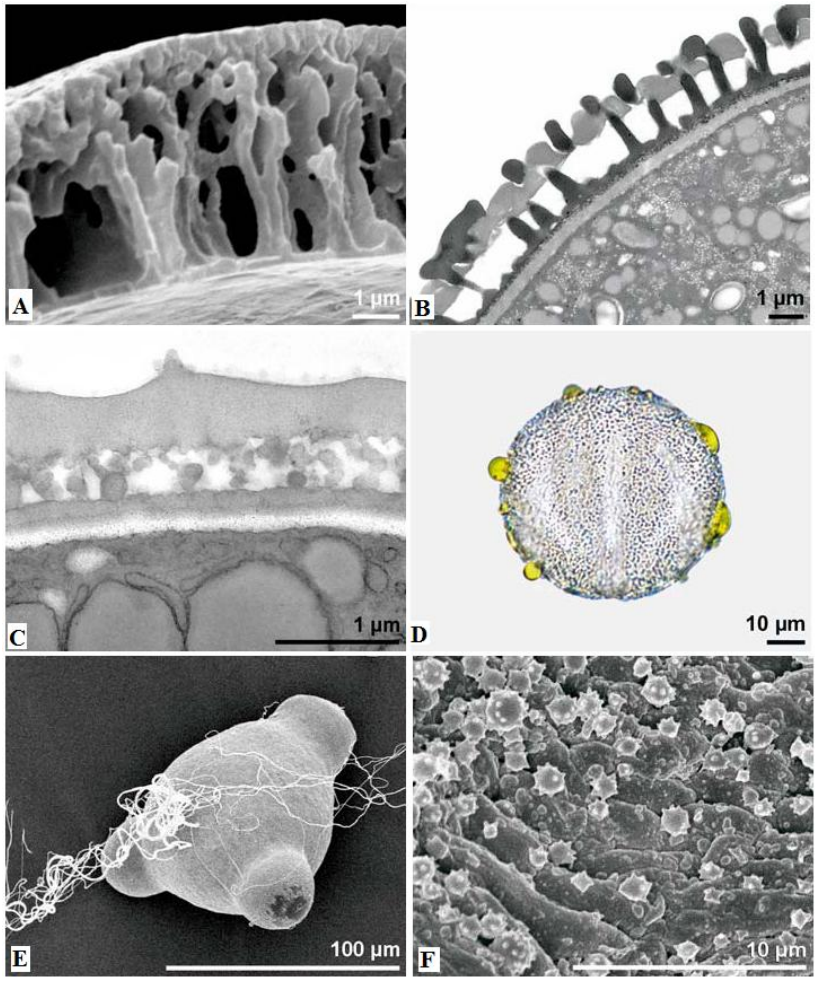



**FIGURA** 442 – A-C, 3 tipos de infratecto, alveolado (A), columelado (B) e granular (C); D, **pollenkitt**, óleos pegajosos que recobrem a superfície externa da exina dos grãos de pólen; E, pólen com **fios de viscina**; F, **orbículos ou corpos de Ubisch**, pequenos grânulos orbiculares de esporopolenina que podem ocorrer na parede externa do grão de pólen. HESSE *et. al* (2009).

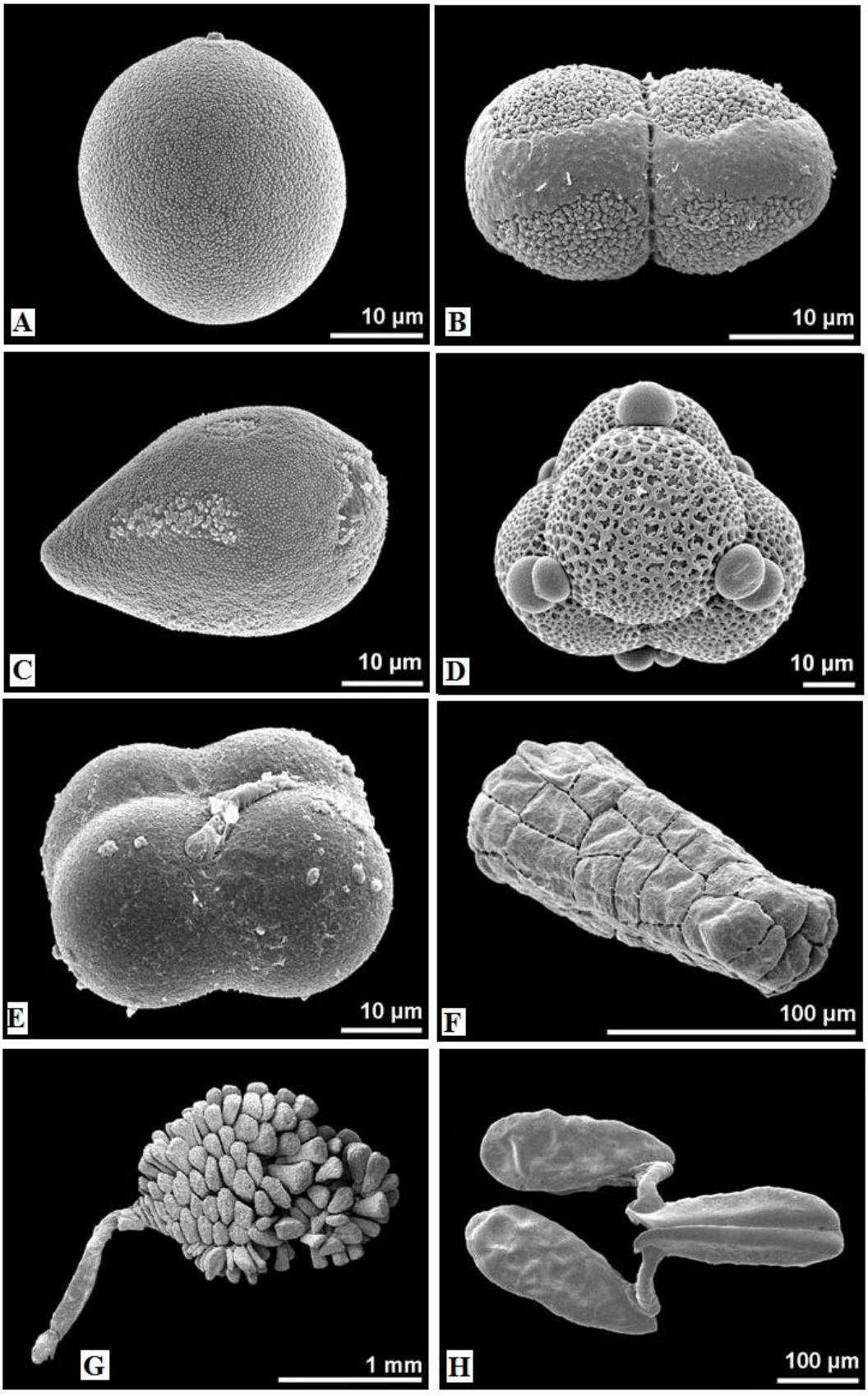



**FIGURA** 443 – Unidades de dispersão do pólen: A, **mónada**, grão de pólen isolado; B, **díada**, dois grãos de pólen associados; C, **pseudomónada**, três grãos de pólen rudimentares; D, **tétrada tetraédrica**, quatro grãos de pólen, em que no seu centro fica definido um tetraedro; E, **tétrada planar,** quatro grãos de pólen disposto num mesmo plano; F, **mássula**, grupo de mais de quatro grãos de pólen e menos do que o conteúdo de um dos lóculos polínicos; G, **polínia ou polinídia**, conjunto de grãos de pólen que corresponde, mais ou menos, ao conteúdo de um dos lóculos polínicos; H, **polinário**, conjunto de polinídias e dos apêndices estéreis. HESSE *et. al* (2009).

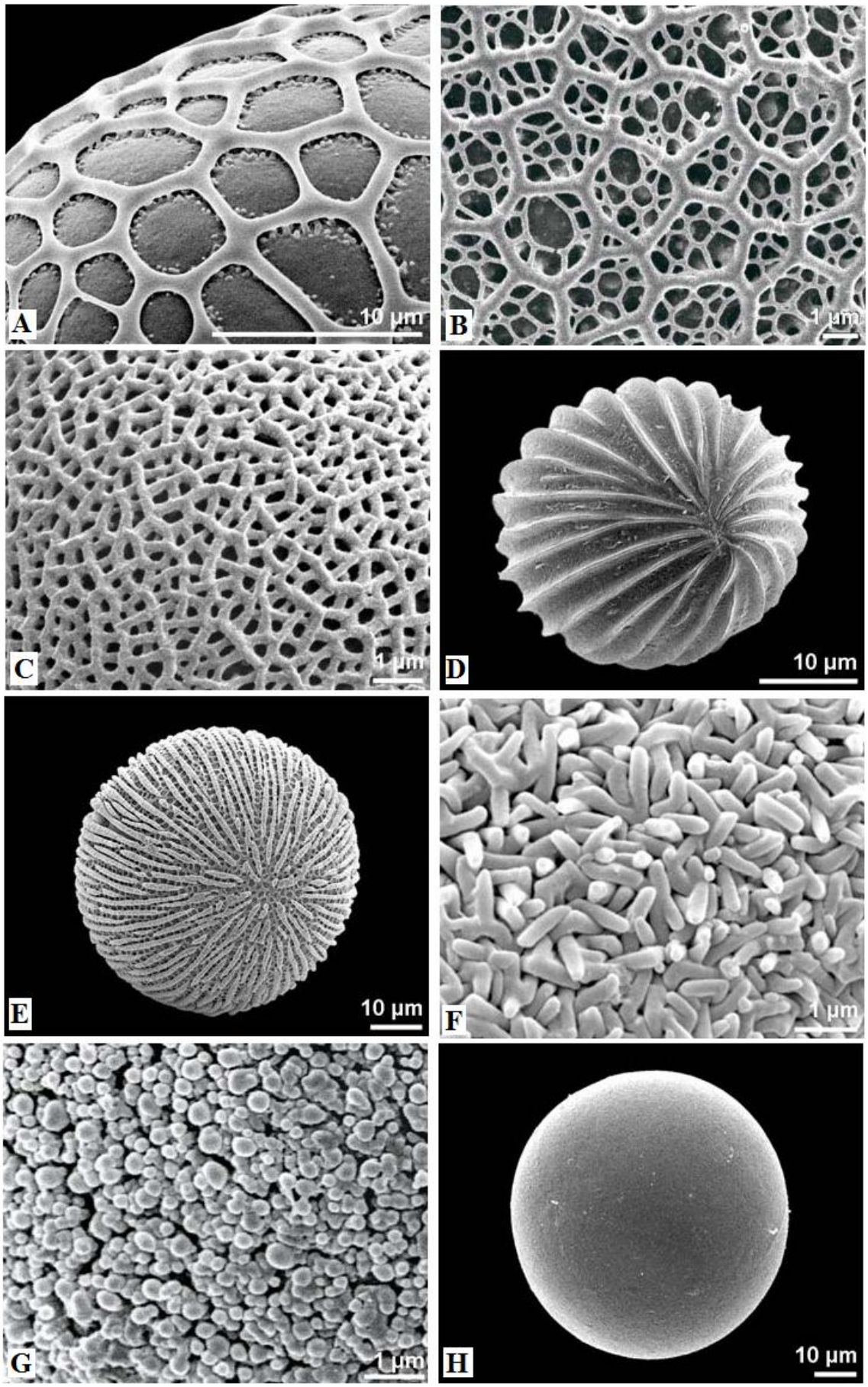



**FIGURA** 444 – Escultura da esporoderme. Principais tipos esculturais dos grãos de pólen (tipos de ornamentação da exina): A, reticulado; B, bireticulado; C, microreticulado; D, plicado; E, estriado; F, rugulado; G, granulado; H, psilado. HESSE *et. al* (2009).

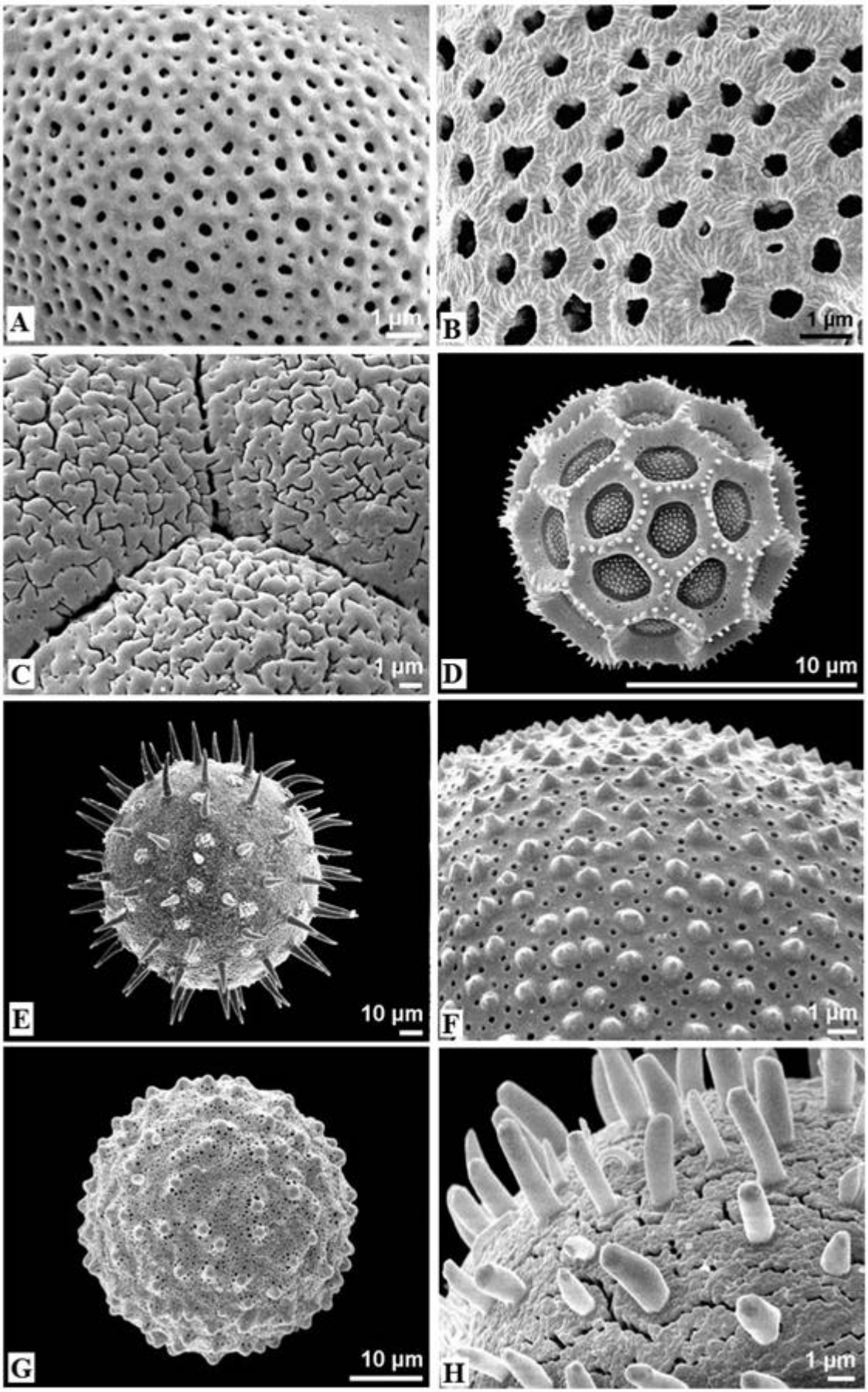



**FIGURA** 445 – Escultura da esporoderme. Principais tipos esculturais dos grãos de pólen (tipos de ornamentação da exina): A, perfurado; B, foveolado; C, fossulado; D, lofado; E, equinado; F, micro-equinado; G, verrugoso; H, baculado. HESSE *et. al* (2009).

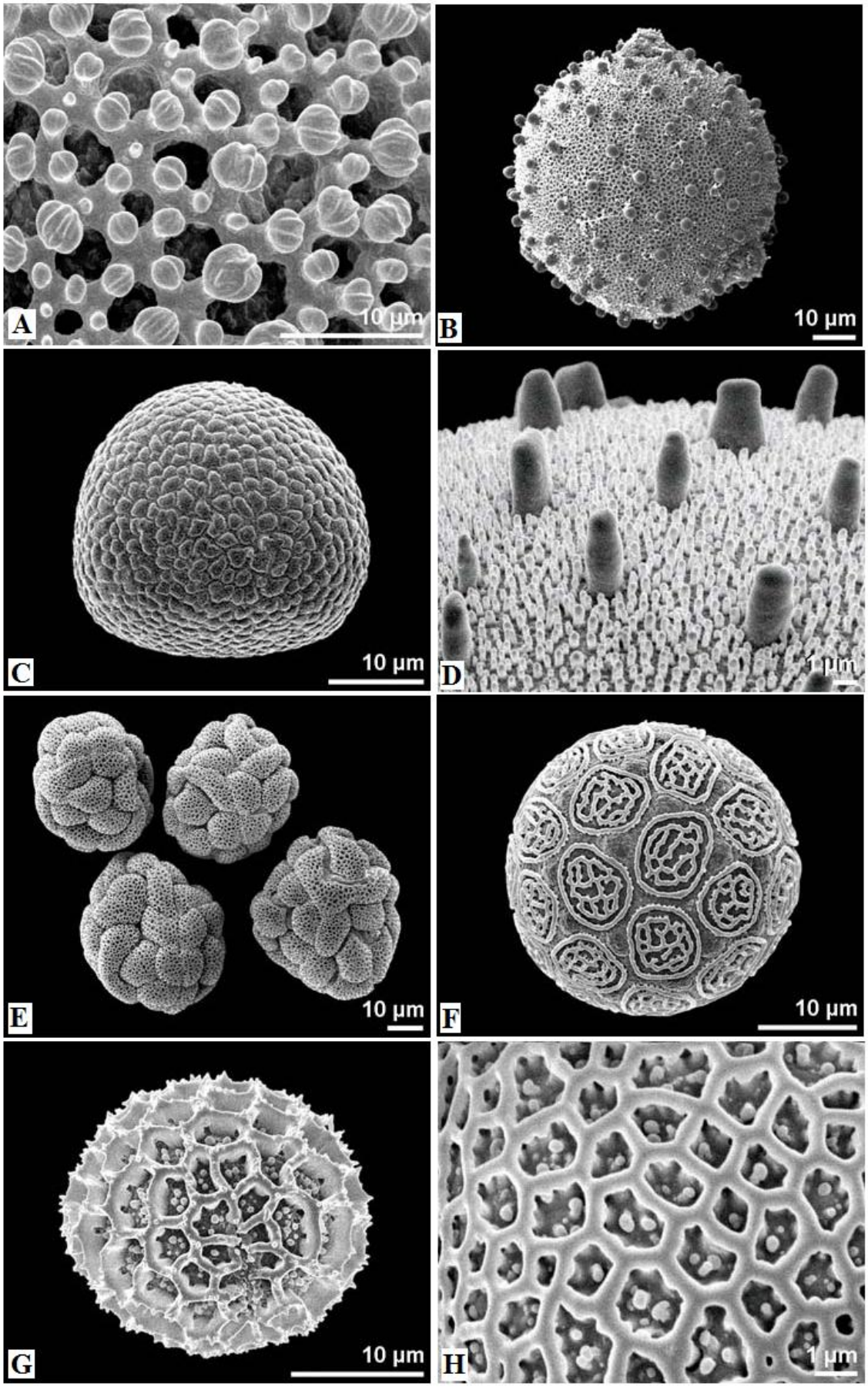



**FIGURA** 446 – Escultura da esporoderme. Principais tipos esculturais dos grãos de pólen (tipos de ornamentação da exina): A, clavado; B, gemado; C, areolado; D, baculado; E-F, clipeado; G-H, com columelas livres, não recobertos por um tecto (grãos de pólen semi-tectados). HESSE *et. al* (2009).

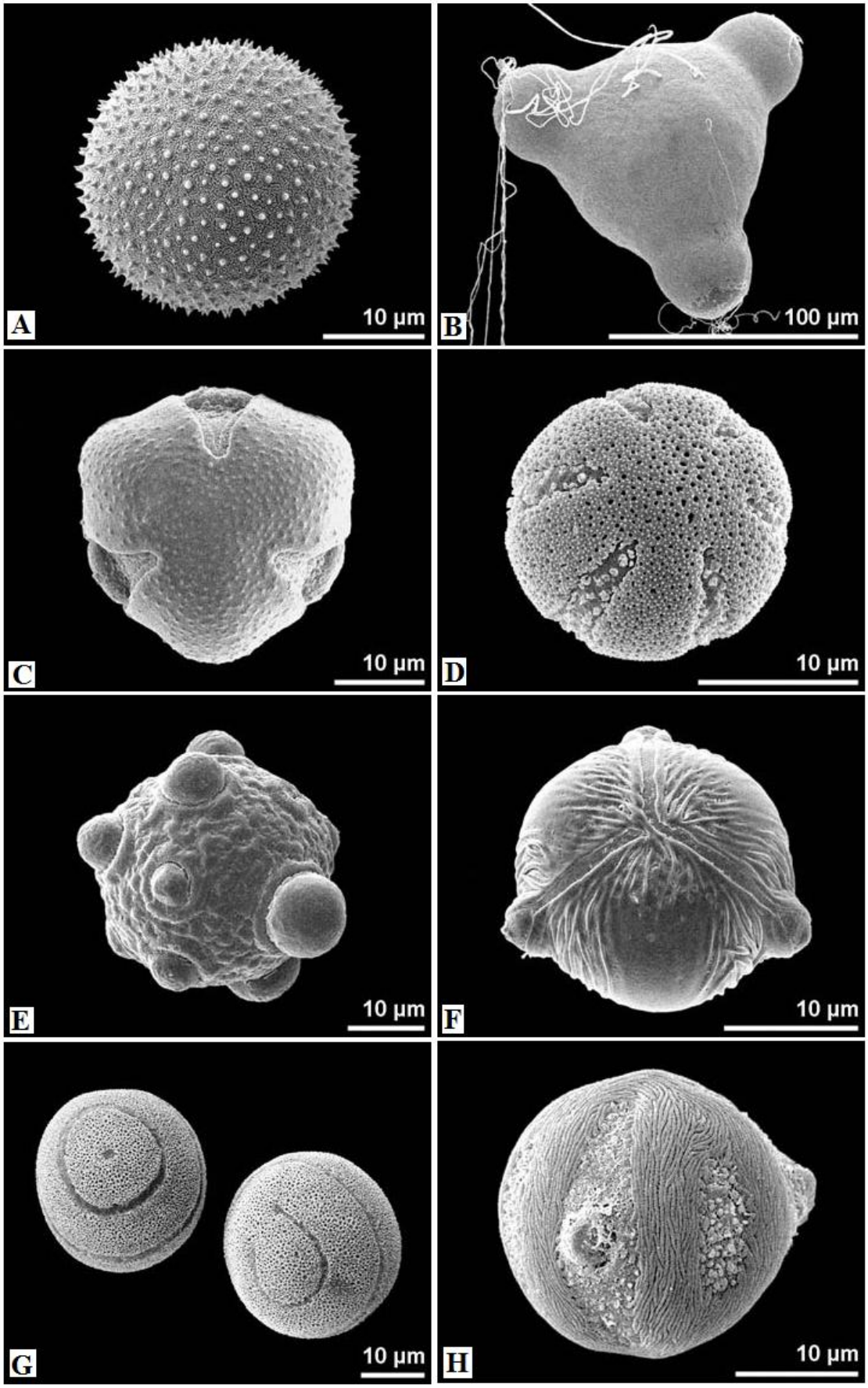



**FIGURA** 447 – Tipos de grãos de pólen quanto ao número e distribuição das aberturas polínicas: A, inaperturado (desprovido de poros germinativos); B, angulaperturado; C, planaperturado; D, estefano-aperturado (estefanoporado); E, panto-aperturado; F, sinaperturado; G, espiraperturado; H, hetero-aperturado (com dois tipos diferentes de aberturas). HESSE *et. al* (2009).

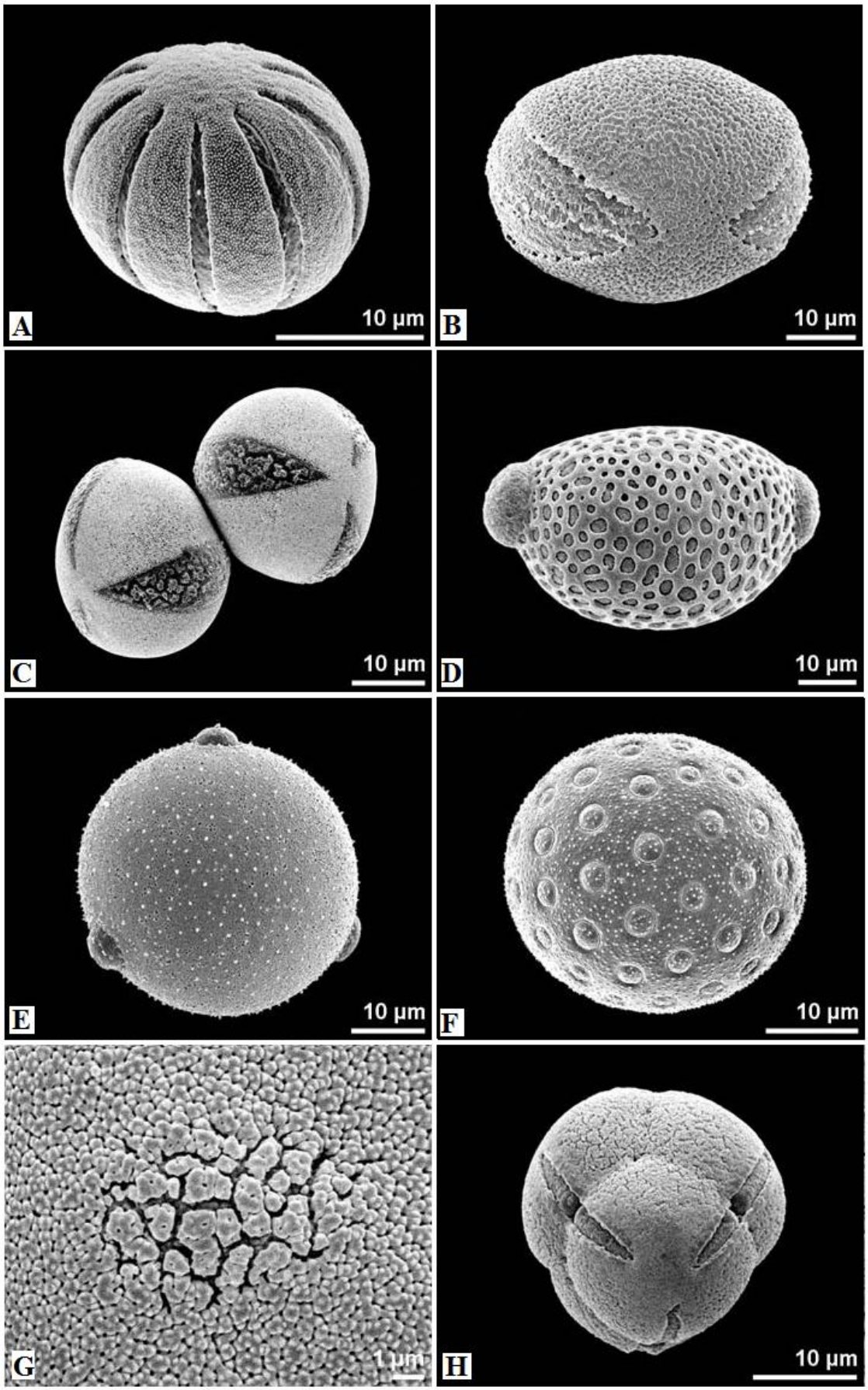



**FIGURA** 448 – Tipos de grãos de pólen quanto ao número e distribuição das aberturas polínicas: A, pantocolpado; B, dicolpado; C, tricolpado; D, diporado (biporado); E, triporado; F, pantorado; G, poróide (com limites indistintos); H, tricolporado, aberturas compostas por uma **ectoabertura**, um colpo, e uma **endoabertura** com dimensões variáveis. HESSE *et. al* (2009).

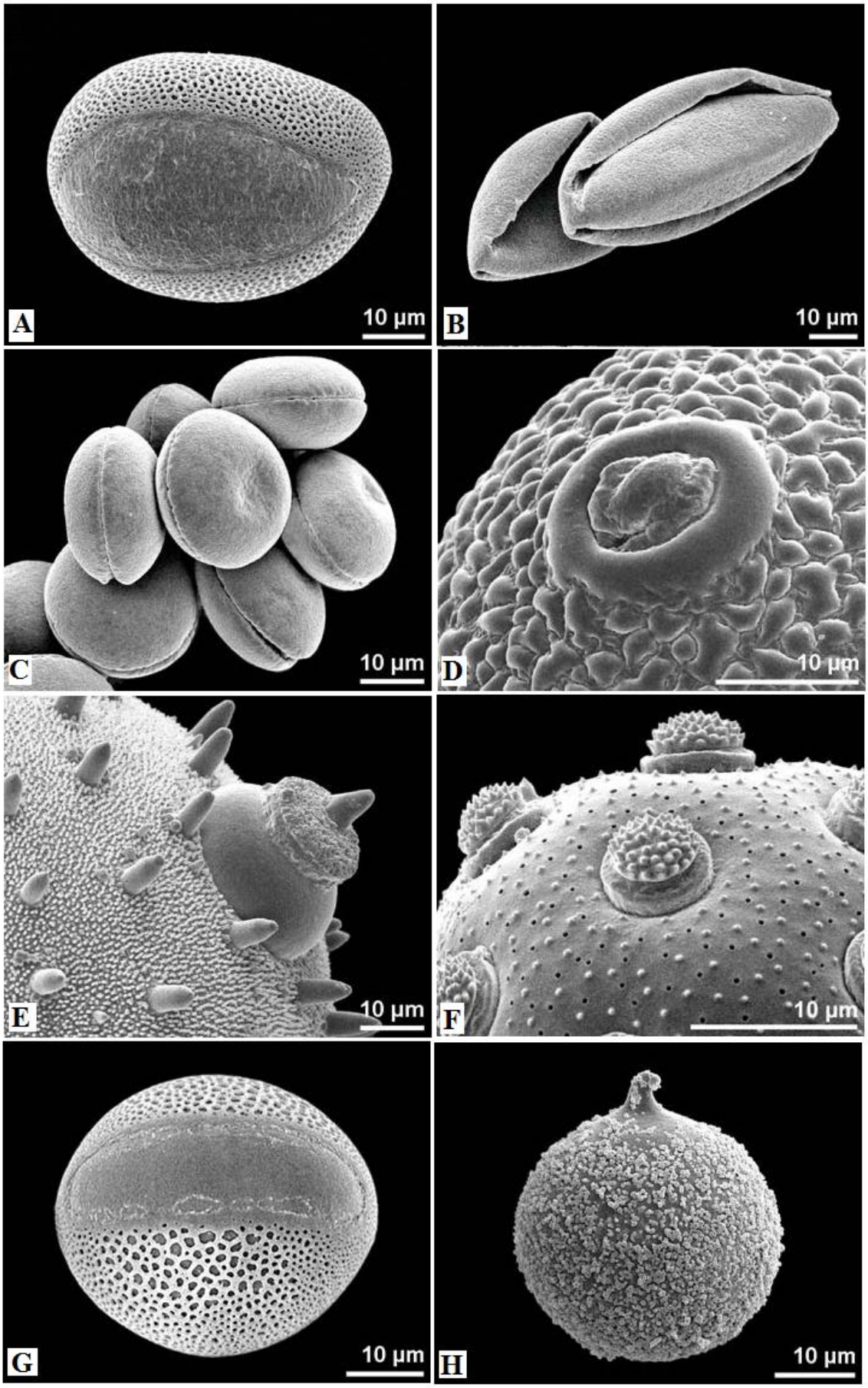



**FIGURA** 449 – Tipos de grãos de pólen quanto ao número e distribuição das aberturas polínicas: A, sulcado (pólen hidratado); B, bissulcado (pólen seco); C, com abertura em anel; D, com *anulus*; E-F, com opérculo; G, com membrana de abertura (camada de exina, lisa ou ornamentada); H com papilas,. HESSE *et. al* (2009).

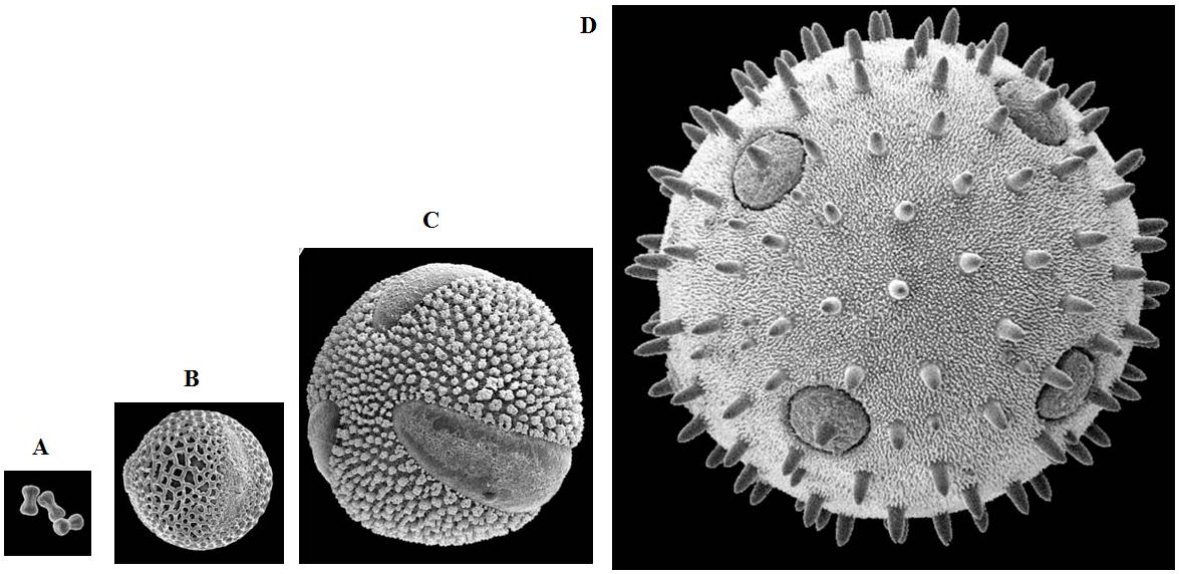



**FIGURA** 450 – Tamanho dos grãos de pólen: A, *Myosotis*, menor que 10 Ym; B, *Syringa* (25-50 Ym); C, *Plumbago* (50-100 Ym); D, *Cucurbita*, maior que 100 Ym. HESSE *et. al* (2009).

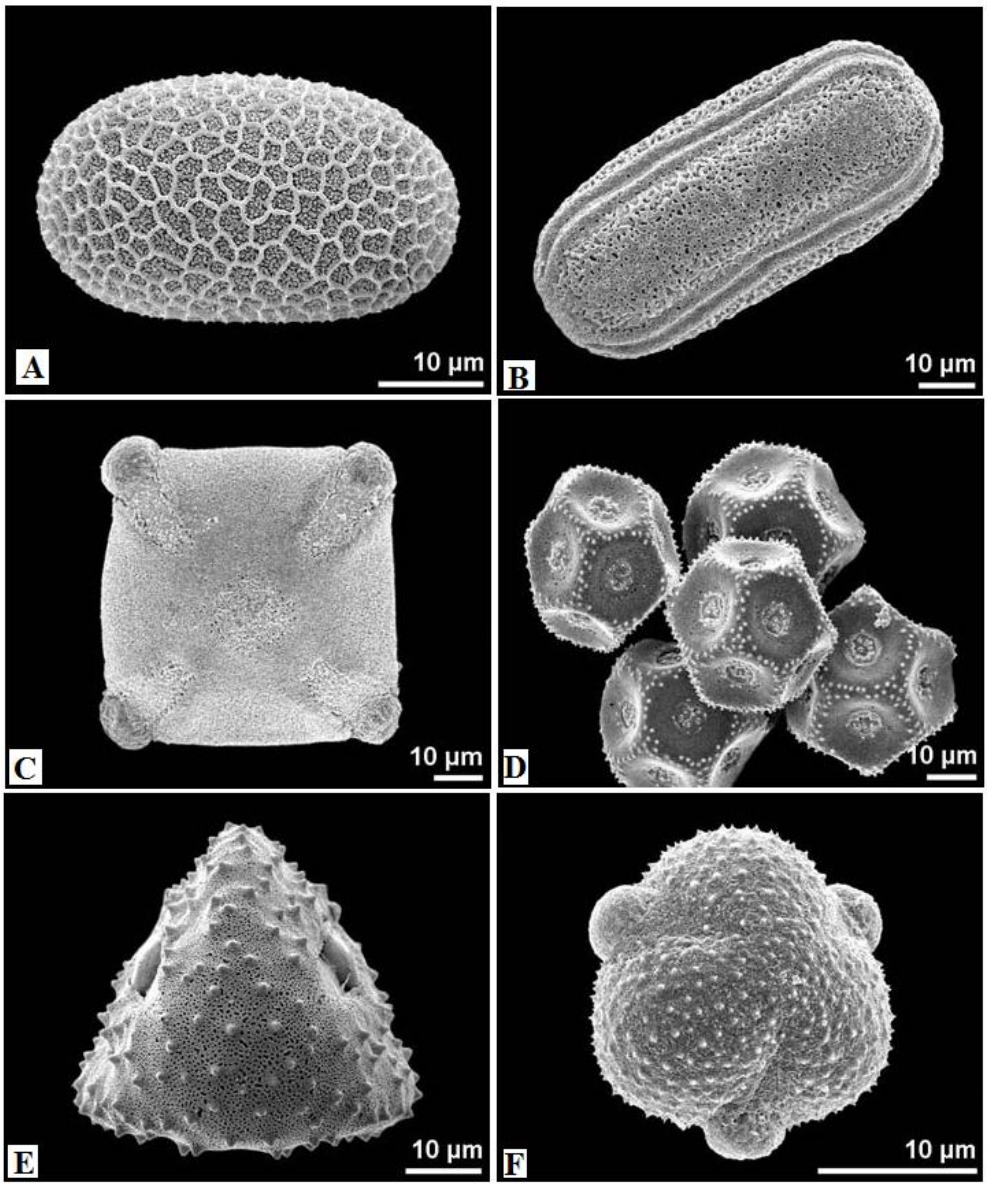



**FIGURA** 451 – Algumas formas menos usuais de grãos de pólen: A, elíptico; B, prolato; C, quadrangular; D, poligonal; E, triangular; F, lobado; G, sacado; H com papilas,. HESSE *et. al* (2009).

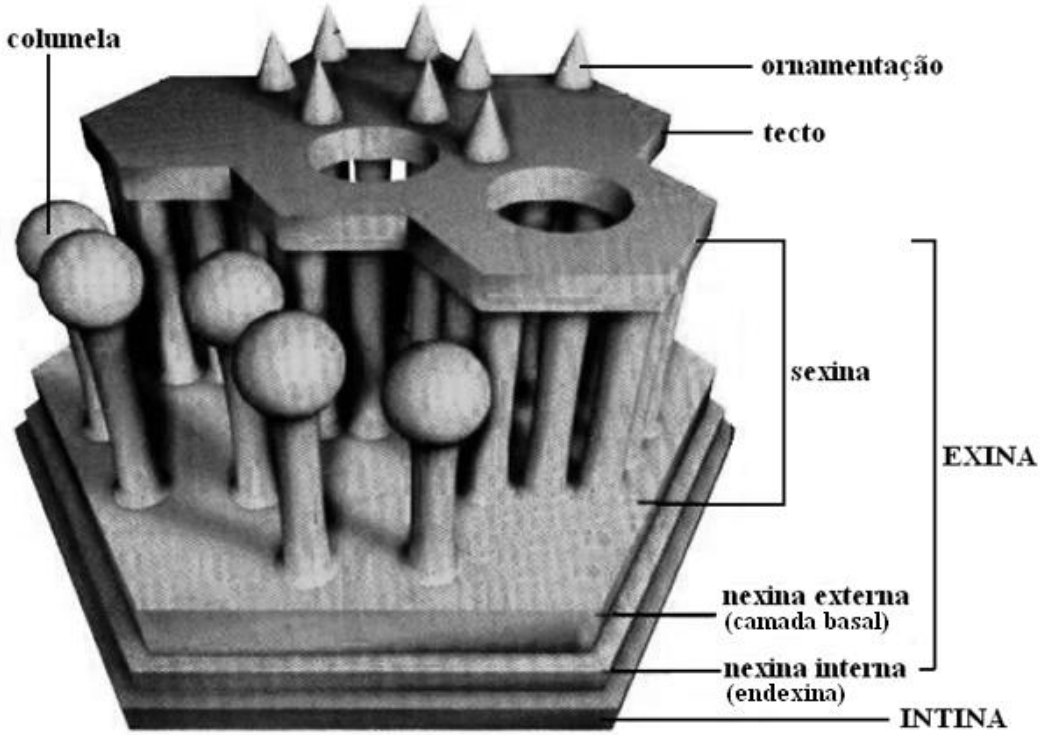



**FIGURA** 452 – Diagrama da constituição geral da parede do grão de pólen, esporoderme, nas angiospérmicas. APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006)

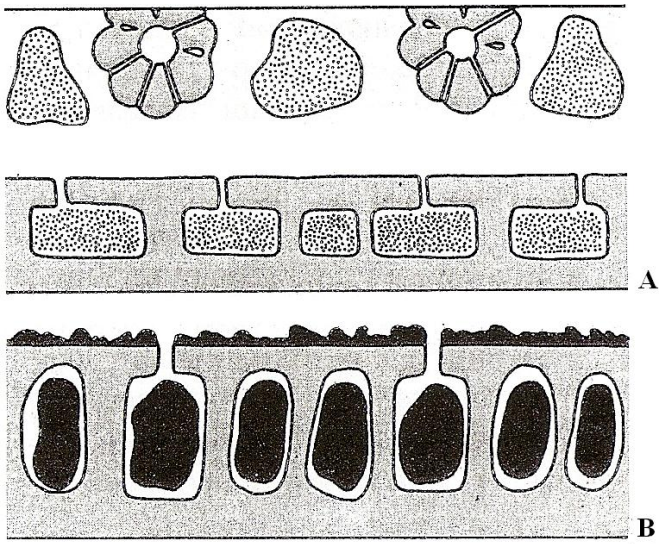



**FIGURA** 453 – Adaptações estruturais da camada externa da parede do grão de pólen, exina, associada a modos distintos de polinização: A, **polinização anemófila**. A exina é marcadamente mais delgada e os grãos de pólen muito mais leves, inclusive pela presença de câmaras aeríferas (*e.g.*, pólen sacado da generalidade dos Pinophyta); B, **polinização entomófila**. A exina é marcadamente mais espessa e as suas arcadas e a superfície externa contêm materiais densos, representado a negro, como sejam as **trifinas** (proteínas) e o **pollenkit** (que tornam o pólen pegajoso) além de ornamentação diversa com vistas a uma melhor aderência dos grãos de pólen ao corpo dos agentes polinizadores. JOHRI (1984).

O pólen adaptado à hidrofilia pode ser filiforme, alongado e inaperturado (*e.g.*, *Posidonia)*; ou então mantém-se em tétradas lineares envolvidas numa abundante mucilagem (*e.g.*, *Thalassia*, *Enhalus*, *Halophila*).

O pólen adaptado à autogamia caracteriza-se por escultura tendencialmente pouco pronunciada e ausência de trifinas. A produção de pólen é geralmente menor.

Devido á constância dos caracteres palinológicos para um determinado *taxon*, o pólen vem sendo cada vez mais utilizado em estudos de Sistemática e de Filogenia. No entanto em certas famílias, como é o caso das Poaceae, os grãos de pólen são morfologicamente muito semelhantes entre si não permitindo distinguir as várias espécies. Trata-se de uma família **estenopolínica**, ou seja, que apresenta uma baixa diversidade polínica.

## TUBO POLÍNICO

O tubo polínico resulta da germinação do grão de pólen sobre o estigma (nas angiospérmicas) ou directamente sobre os óvulos (nas gimnospérmicas). Nas angiospérmicas ele transporta o gâmeta masculino e é o resultado do crescimento da célula vegetativa, sem divisão celular.

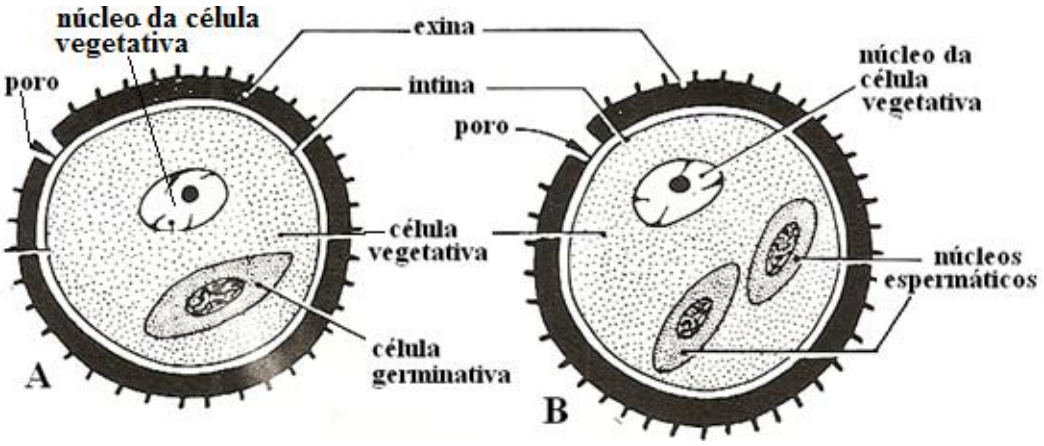



**FIGURA** 454 – A, grão de pólen bicelular; B, grão de pólen tricelular, que se julga ocorrer em cerca de 30% das angiospérmicas e em que a divisão da célula germinativa se verifica antes da dispersão do grão de pólen. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

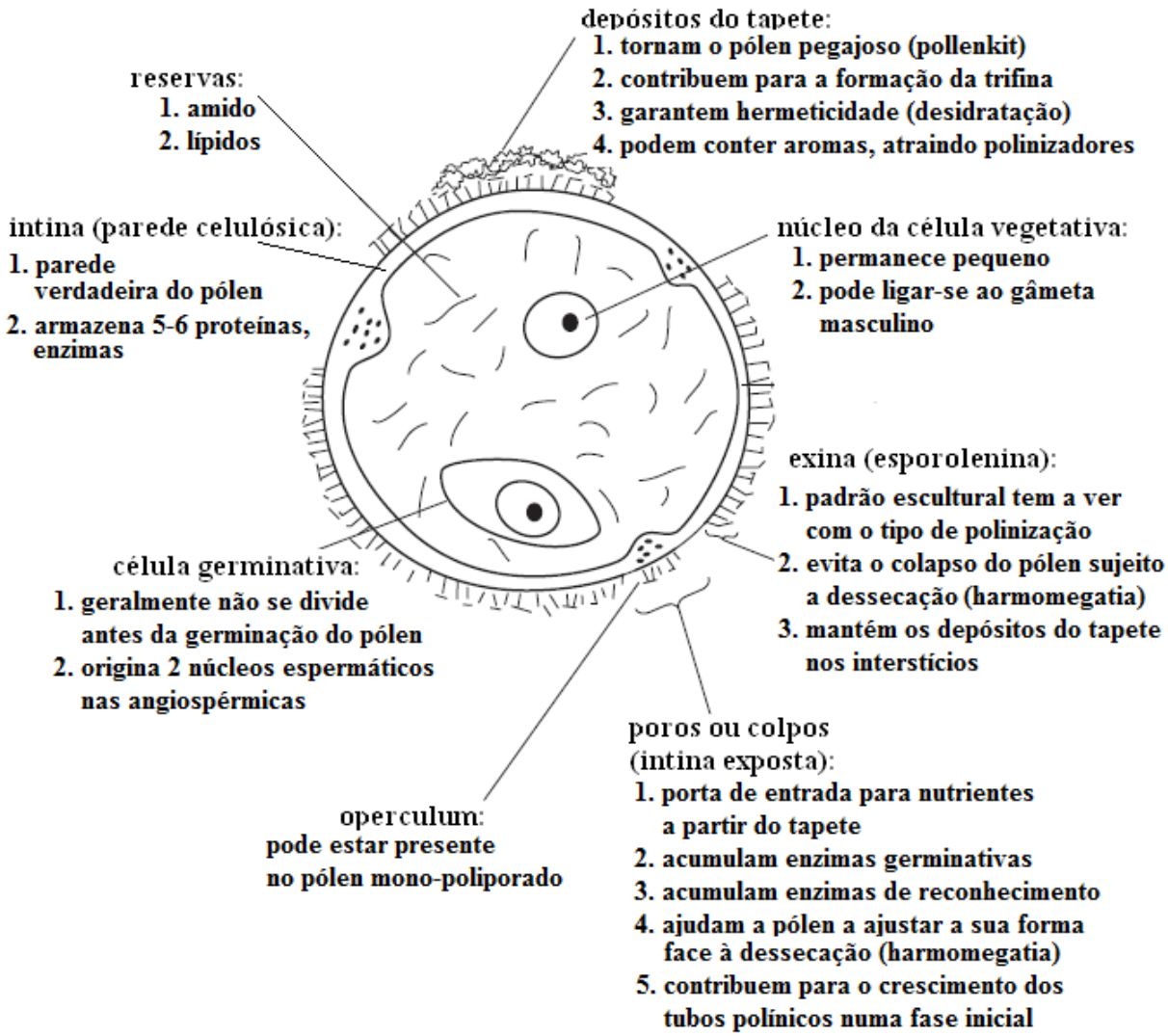



**FIGURA** 455 – Grão de pólen maduro: estrutura e comportamento dos seus elementos constitutivos. LERSTEN (2006).

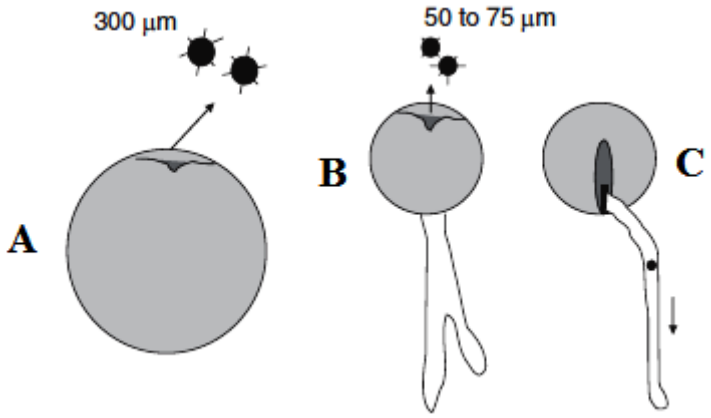



**FIGURA** 456 – Hipotética transição evolutiva do pré-pólen no pólen das angiospérmicas: A, pré-pólen do Paleozóico, zoidiogâmico, de grandes dimensões e libertando gâmetas móveis; B, pré-pólen do Mesozóico, que continua a libertar gâmetas masculinos móveis mas que já emite um tubo polínico, provavelmente ramificado, com fins nutricionais; C, polén actual, adaptado à sifonogamia. LERSTEN (2006).

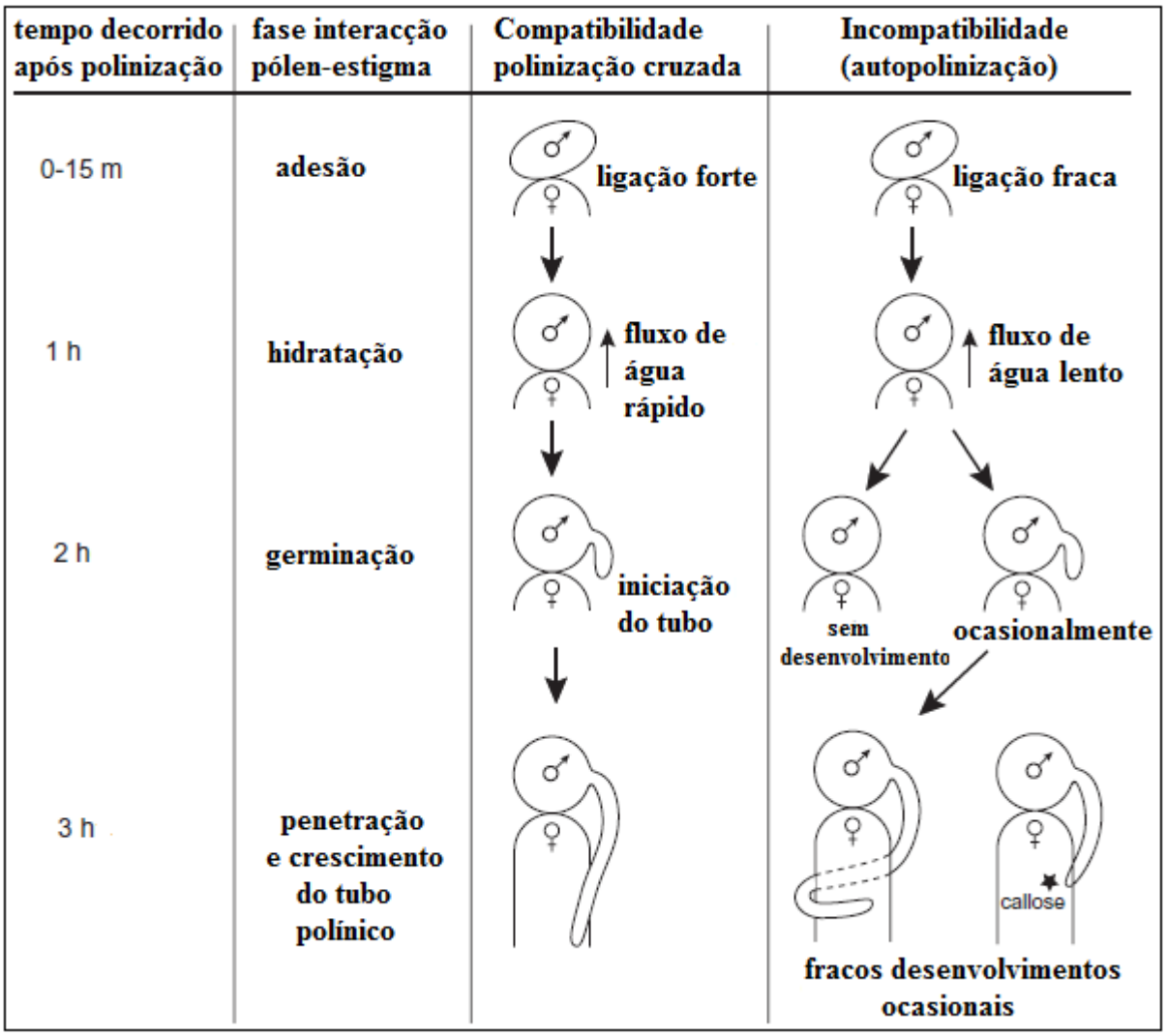



**FIGURA** 457 – Diagramas que sumarizam as sequências de acontecimentos ligadas à germinação do grão de pólen sobre o estigma no caso da polinização cruzada compatível e no caso da autopolinização incompatível na mostarda (*Sinapis arvensis*). LERSTEN (2006).

A germinação tem início com a hidratação do grão de pólen sobre o estigma receptivo, podendo ocorrer em minutos ou horas. A parede celular dos tubos polínicos está constituída, basicamente, por três tipos de

polissacáridos: celulose, pectinas e calose. Esses componentes estão estruturados numa camada externa péctica microfibrilar, uma camada microfibrilar média celulósica e uma camada interna de calose. A celulose não é produzida na zona apical, mas somente ao longo do tubo. As pectinas são encontradas ao longo de todo o tubo polínico, sobretudo na zona apical, conferindo uma consistência gelatinosa à sua extremidade, favorável portanto ao seu crescimento. A calose está presente nos tubos polínicos na forma de um polímero não-fibrilar, amorfo. Os tampões de calose são formados ao longo do tubo polínico, à medida que este se desenvolve. A sua função é isolar as zonas onde o citoplasma é menos activo daquelas de intensa actividade, além de manter o citoplasma restringido às zonas apicais, já que durante o crescimento dos tubos polínicos não ocorre aumento de massa intracelular.

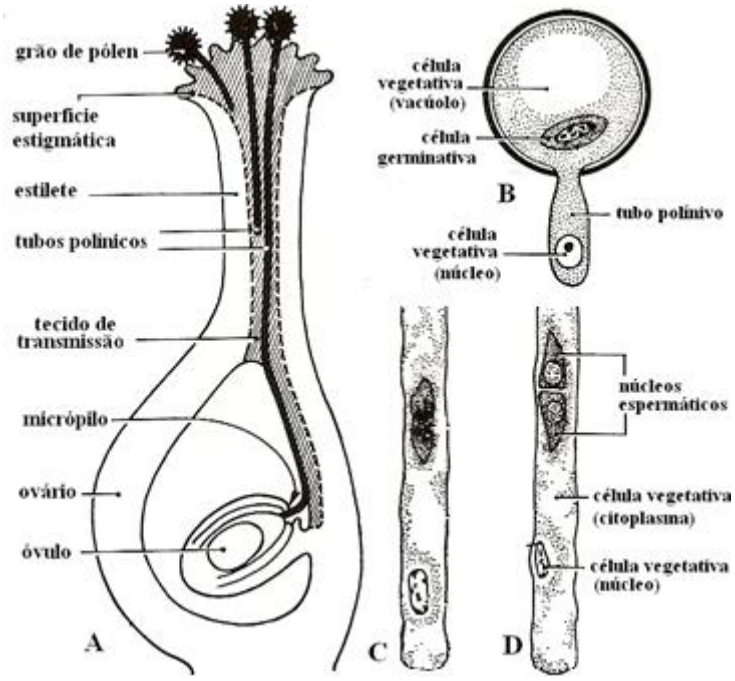



**FIGURA** 458 – A, corte transversal do gineceu de uma angiospérmica mostrando o crescimento do tubo polínico desde a superfície estigmática até ao micrópilo do óvulo passando pelo tecido de transmissão do estilete; B, Início da germinação do grão de pólen com emissão do tubo polínico; C, a célula germinativa está a dividir-se para originar os dois núcleos espermáticos; D, estão já presentes os dois núcleos gaméticos e o núcleo da célula vegetativa começa a degenerar. Adap. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

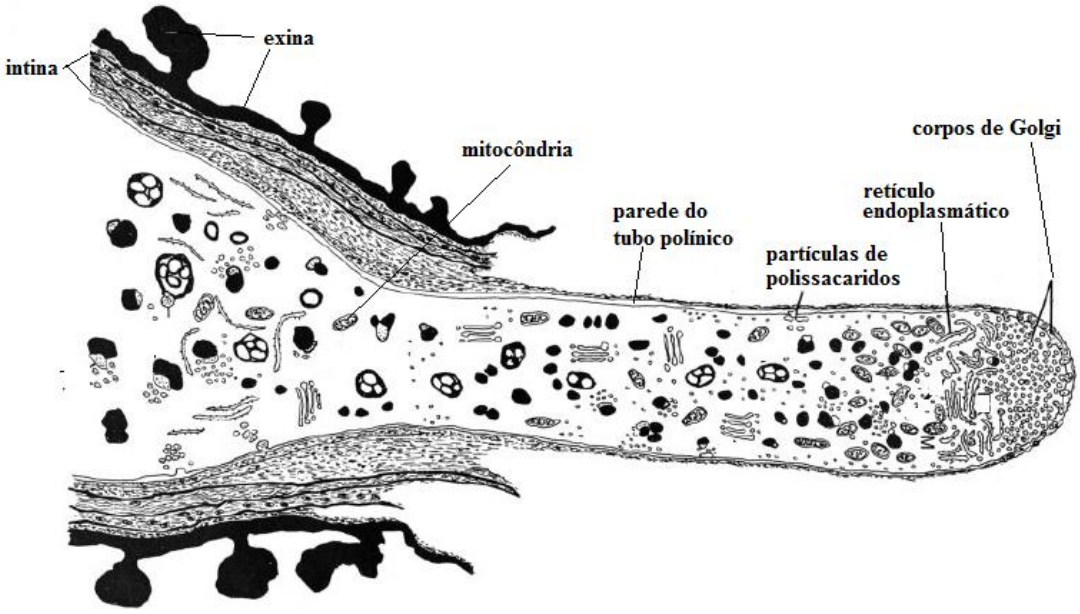



**FIGURA** 459 – Ultra-estrutura da extremidade do tubo polínico de *Lilium* sp. LERSTEN (2006).

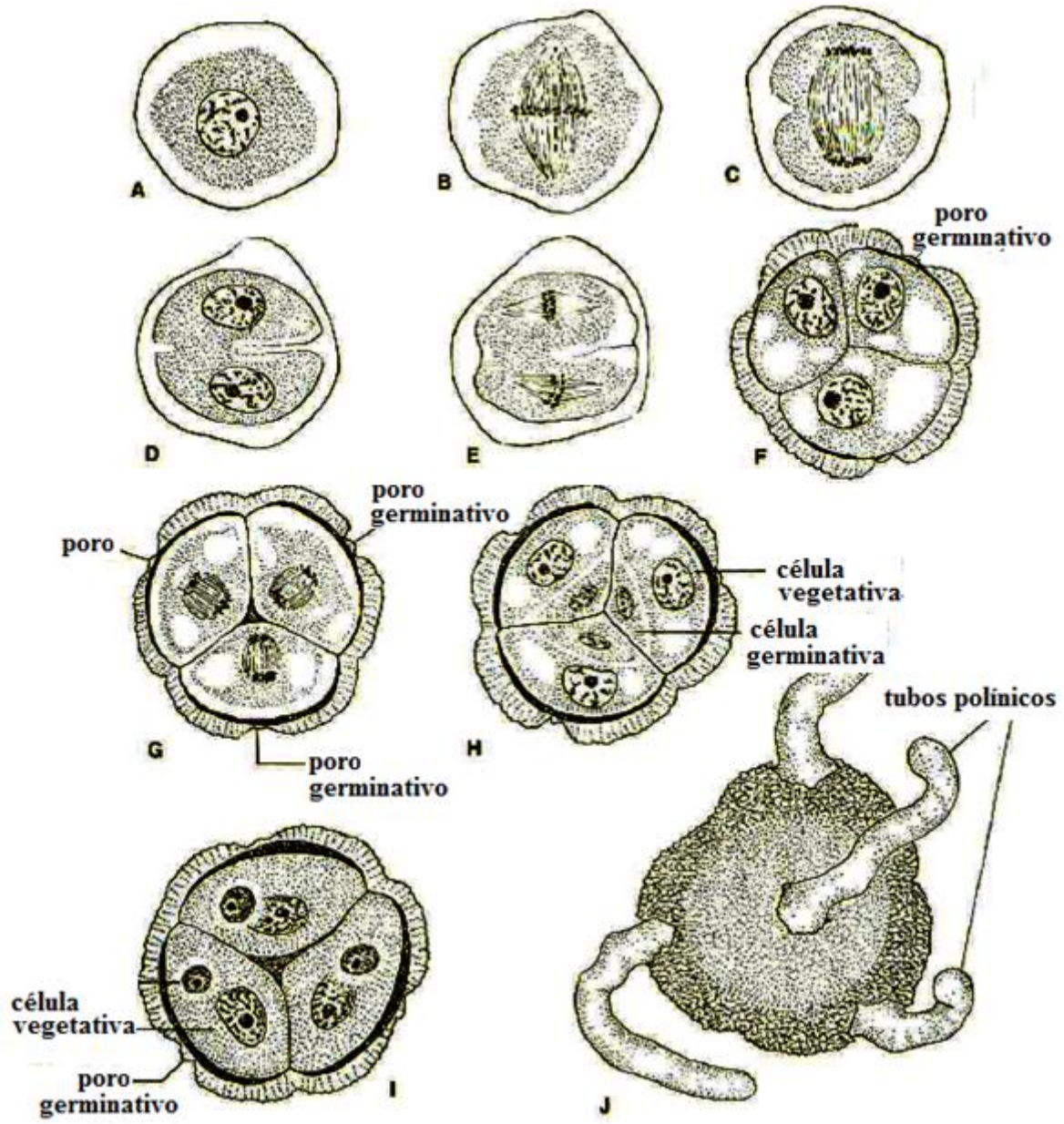



**FIGURA** 460 – **Microsporogénese** (A-F) e desenvolvimento do tubo polínico (G-J) em *Zygogynum bailloni*: A, microsporócito ou célula-mãe dos esporos, última célula diplóide, ou seja, última entidade da geração esporófita; B-E, meiose espórica; F, tétrada de micrósporos, primeiras células haplóides, ou seja, primeiras entidades da geração gametófita; G, divisão mitótica nos núcleos de cada um dos micrósporos; H, início da formação das células germinativas; I, tétrada de grãos de pólen bicelulares prontos a serem libertados; J, germinação de cada um dos 4 grãos de pólen da tétrada. GIFFORD & FOSTER (1989).

# iii) GINECEU

## CARPELOS

Nas flores com gineceu sincárpico, o desenvolvimento dos carpelos pode ocorrer de dois modos distintos:

1) na **fusão carpelar ontogénica**, os primórdios carpelares têm início primeiro separadamente, verificando-se a sua fusão apenas mais tarde, por meio de um crescimento lateral dos carpelos;

2) na **fusão carpelar congénita**, os primórdios carpelares formam-se desde inicio soldados entre si, pelo que o ovário cresce desde logo da base para o ápice na forma de um anel contínuo.

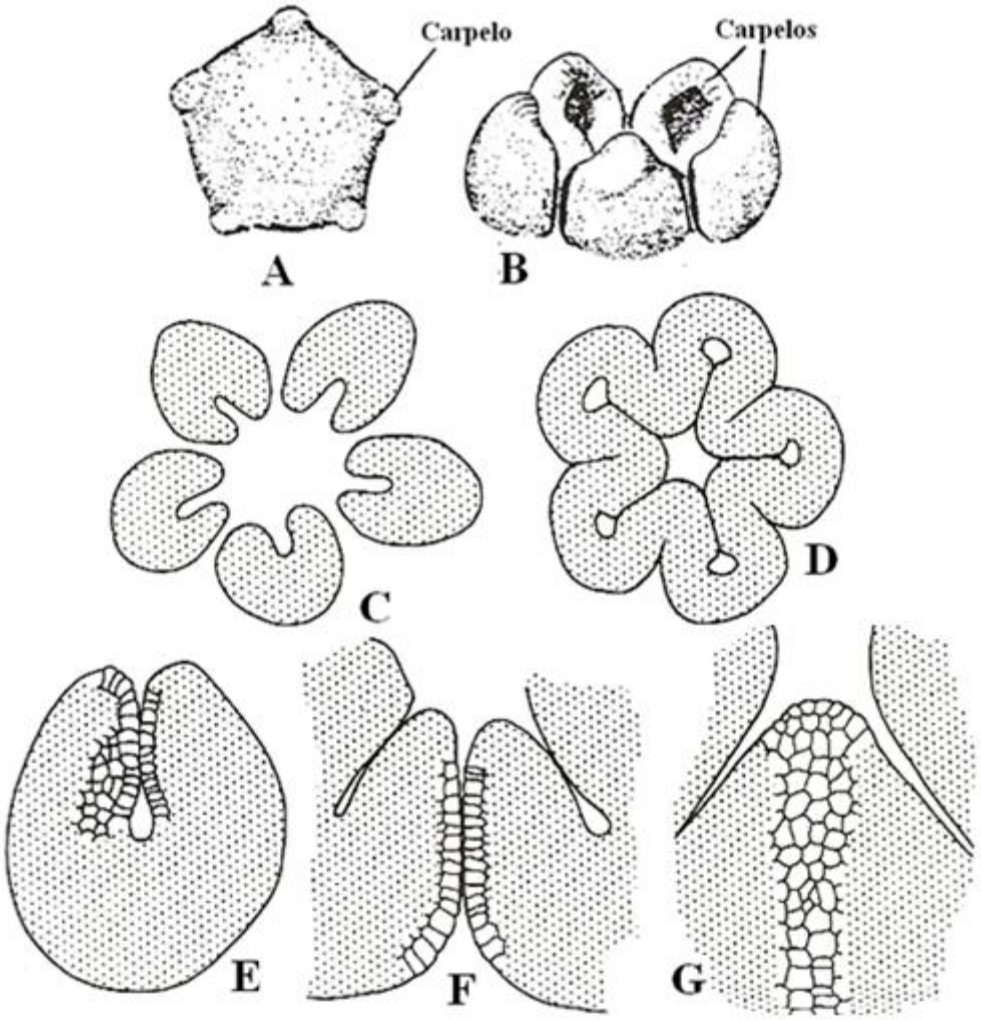



**FIGURA** 461 – A-D, aspectos progressivos da **fusão ontogénica** dos carpelos em *Aquilegia truncata*, desde a fase em que os carpelos se iniciam como primórdios independentes (A) até à sua fusão estar concluída (D); E-G, pormenor da fusão carpelar progressiva entre dois carpelos adjacentes. WAREING (1990).

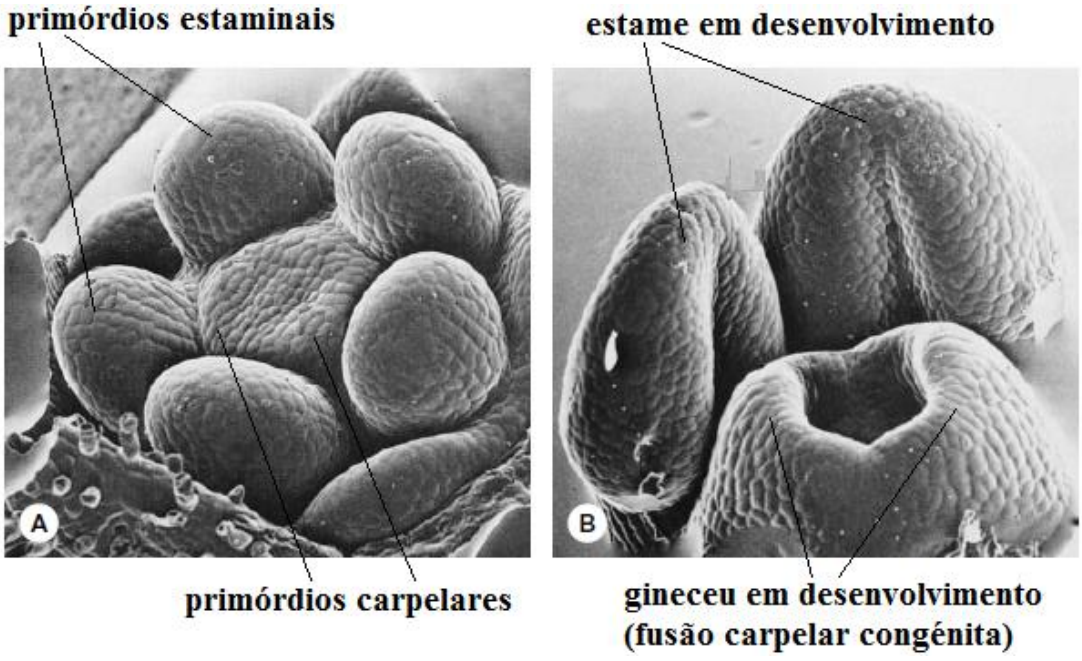



**FIGURA** 462 – A-B, *Nicotiana tabacum*, dois aspectos progressivos do desenvolvimento dos estames a partir de primórdios estaminais e do gineceu a partir de primórdios carpelares com fusão congénita. LERSTEN (2006).

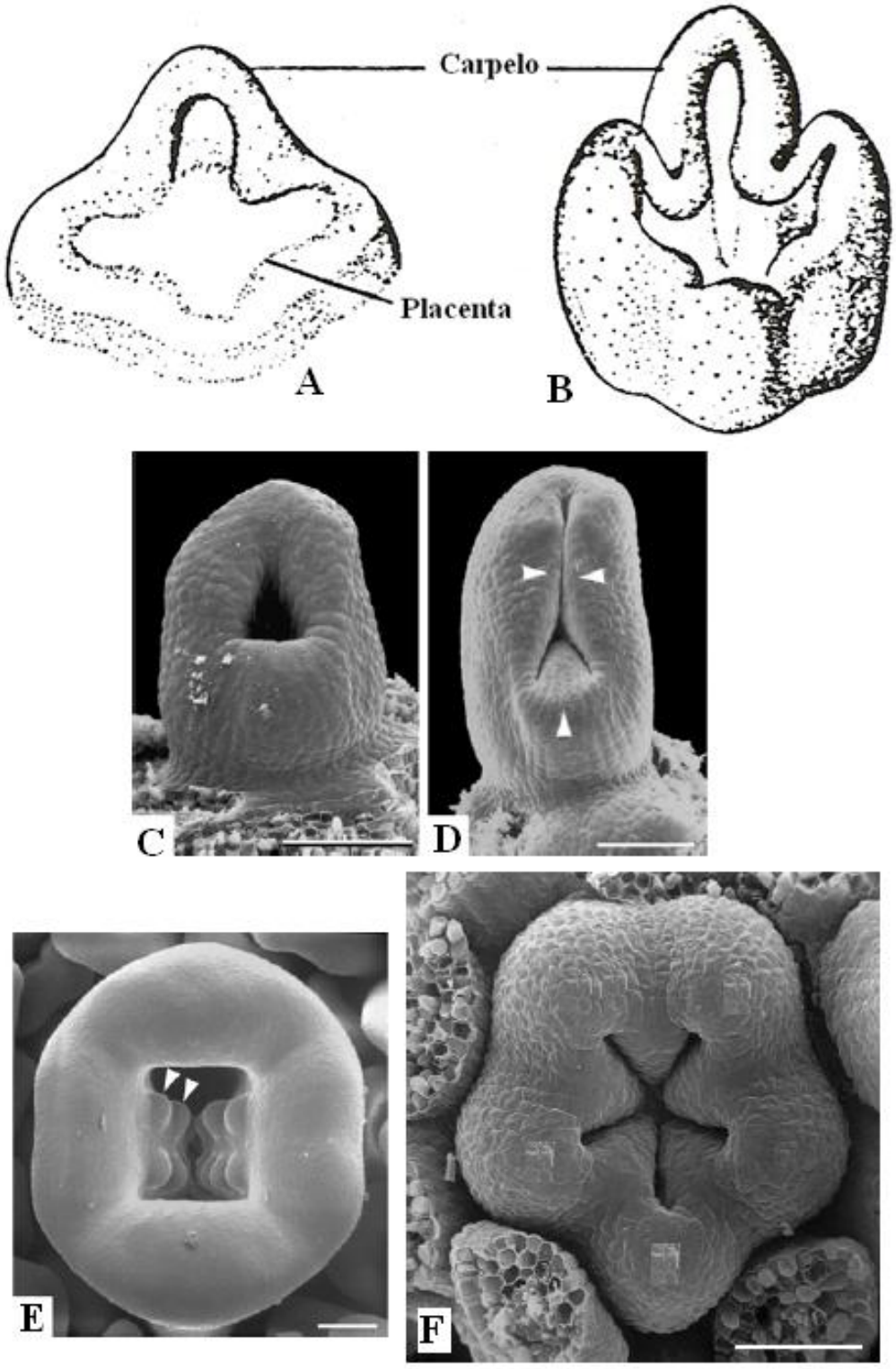



**FIGURA** 463 - Aspectos progressivos da **fusão carpelar congénita:** A-B, representação em diagrama; C-D, microfotografias referentes a *Laurus nobilis*; E, *Hunnermannia fumariaefolia*, em que não estando concluída a fusão dos carpelos em toda a sua extensão é possível observar que **já teve inicio o desenvolvimento dos óvulos**; F, fusão carpelar congénita em *Geranium robertianum*, do tipo mais habitual nas angiospérmicas em que os óvulos só serão iniciados depois de concluído o encerramento completo dos carpelos. SOLTIS *et al.* (2006).

Nas flores com gineceu apocárpico, os primórdios carpelares, não são de início diferentes dos primórdios folheares. Aparecem isolados e nunca se fundem entre si, crescendo isoladamente. Mais tarde, devido a um crescimento desigual dos seus bordos enrolam-se sobre si próprios, fechando-se.

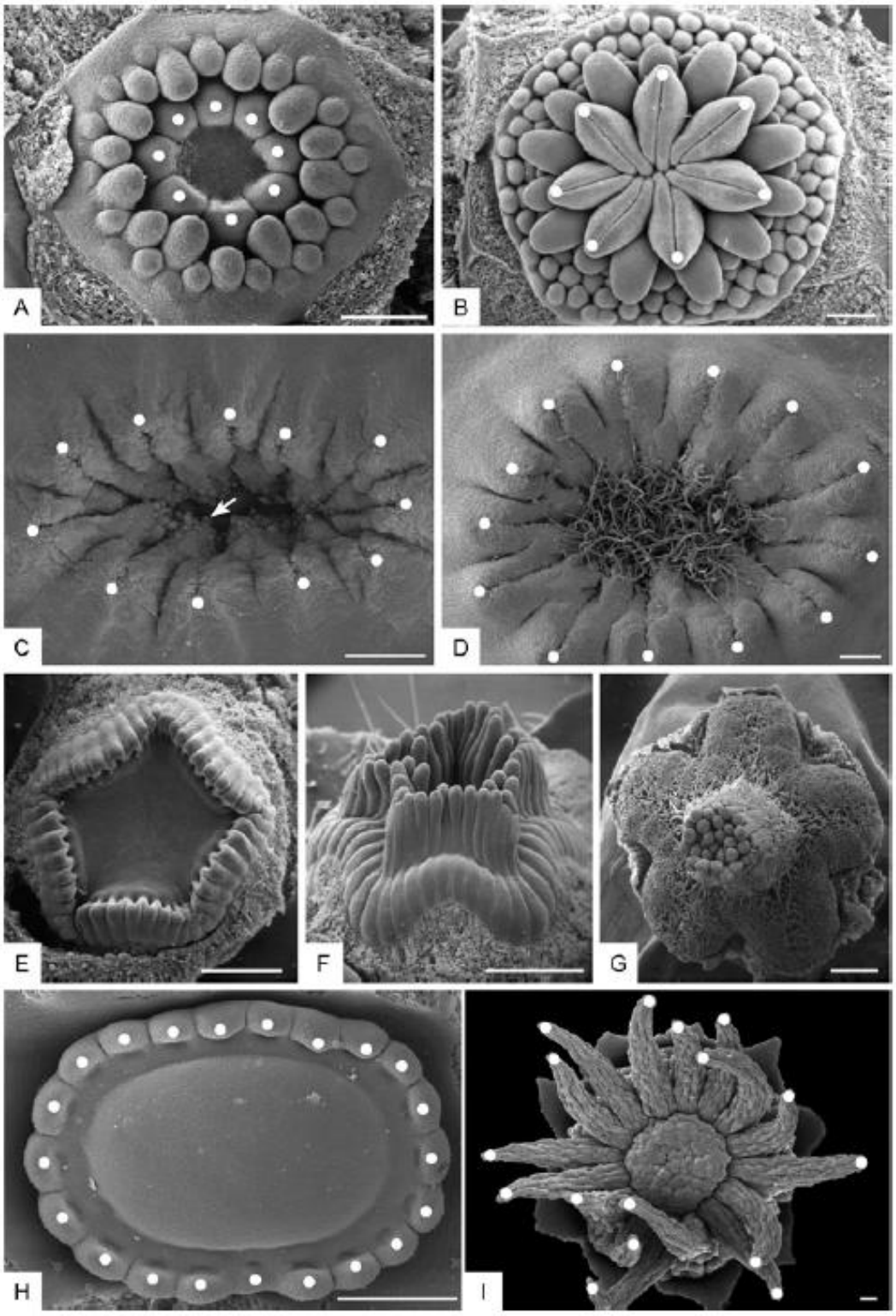



**FIGURA** 464 –. Microfotografias de ápices florais em que o gineceu é constituído por um número elevado de carpelos (assinalados com um círculo branco) que se inserem no receptáculo num único verticilo. A forma como se faz o encerramento da região central do futuro ovário é diversa: em *Dillenia allata* (A-B) é o crescimento lateral dos carpelos; em *Munroidendron racemosum*, a oclusão da região central do gineceu fica a dever-se, numa primeira fase, ao desenvolvimento de pêlos com origem carpelar; em *Kitaibelia vitifolia* (E-G), caso bastante frequente, o encerramento do gineceu deve-se ao desenvolvimento e aproximação dos carpelos na região que diz respeito aos estiletes; em *Gyrostemon brevipes*, a região central do gineceu permanece exposta por muito tempo depois do alongamento dos carpelos ter atingido proporções excepcionais, ou seja, a fusão carpelar ontogénica é muito tardia. SOLTIS *et al.* (2006).

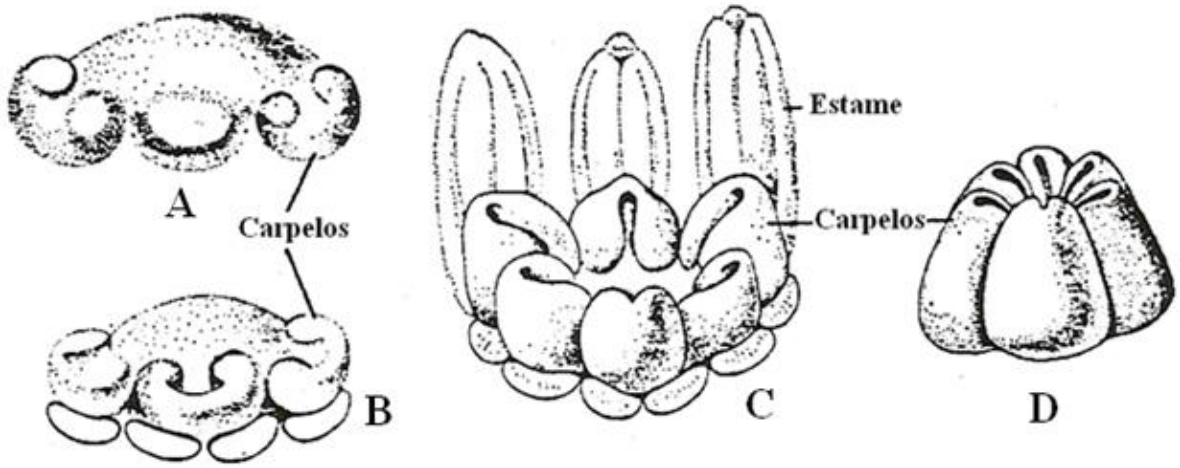



**FIGURA** 465 - Aspectos progressivos do desenvolvimento do gineceu apocárpico em *Butomus umbellatus*. FAHN (1990).

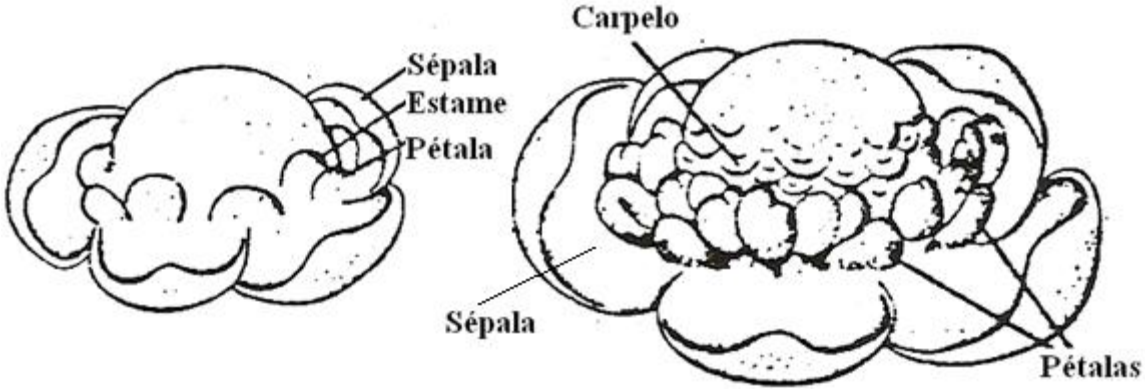



**FIGURA** 466 - Dois aspectos do desenvolvimento do gineceu multipistilado (apocárpico) de *Ranunculus trilobus*. FAHN (1990).

O estilete, quando existe, é um prolongamento do carpelo. No gineceu sincárpico existem tantos estiletes (ramos de estilete) quantos os carpelos ou mais frequentemente um só estilete, para cuja formação contribuem todos os carpelos.

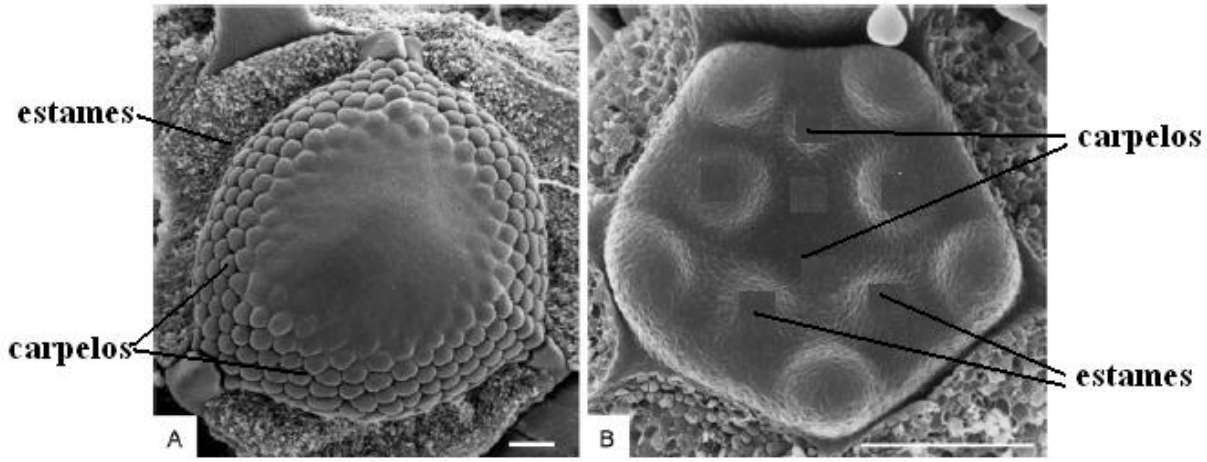



**FIGURA** 467 – Microfotografias de primórdios florais em desenvolvimento: A, *Annona cherimolia*, flor acíclica, em que tanto do carpelos como os estames são em elevado número e têm disposição espiralada, decorrendo um grande espaço de tempo entre a iniciação dos primeiros elementos florais e os últimos; B, *Sinningia cardinalis*, flor cíclica, em que tanto os carpelos como os estames têm inserção verticilada no receptáculo floral e apresentam um desenvolvimento quase em simultâneo. SOLTIS *et al.* (2006).

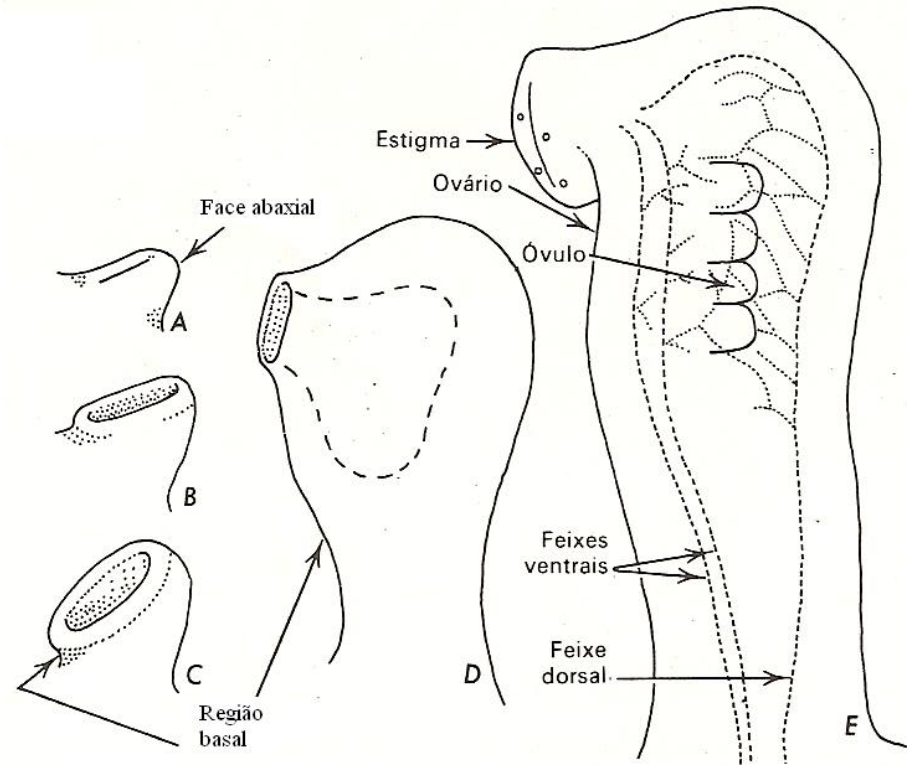



**FIGURA** 468 – A-E, fases progressivas do desenvolvimento do gineceu unipistilado de *Drimys* sp. ESAU (2002).

# ÓVULOS

Na sua porção basal fértil (ovário) os carpelos produzem **óvulos**. Refira-se que alguns autores consideram o termo óvulo inapropriado devido à confusão gerada pela falta de homologia com os óvulos dos animais (gâmetas femininos, células haplóides) já que o óvulo das plantas é uma estrutura muito mais complexa que inclui o gametófito feminino e partes estéreis do esporófito. Propõem em alternativa o termo **rudimento seminal.** No entanto, apesar de tudo, o termo óvulo continua a ser o mais utilizado.

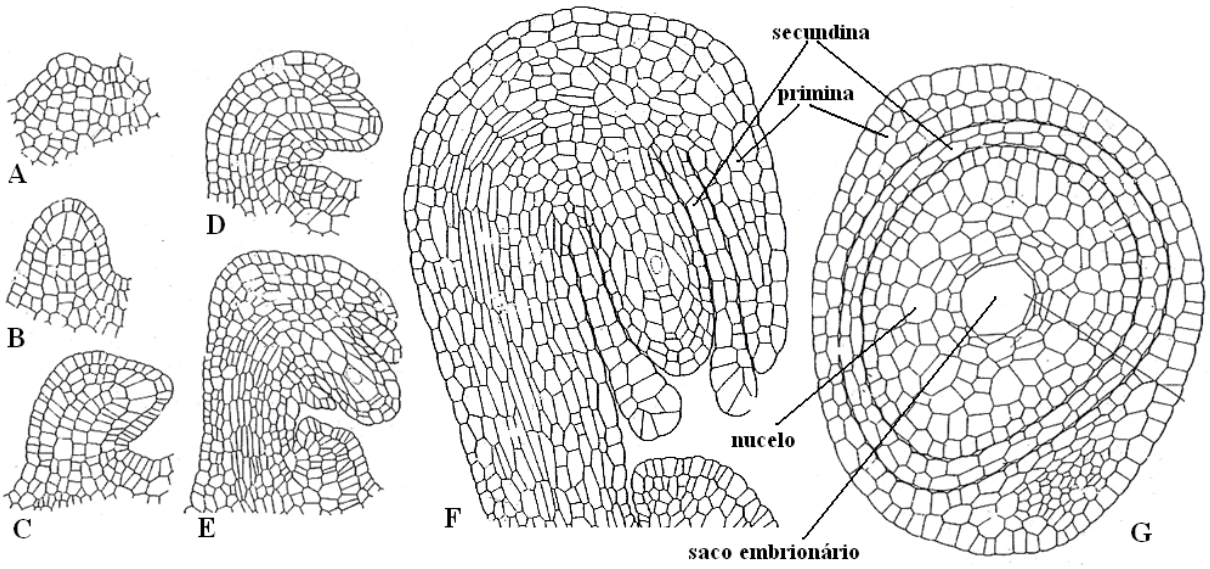



**FIGURA** 469 – Ontogénese de um óvulo com dois tegumentos: A-F, cortes longitudinais; G, corte transversal. Adap. EMB 2000

Os óvulos têm origem subepidérmica e formam-se apenas em determinados locais, sobre as **placentas** do ovário. A origem destas é ainda bastante incerta (ESAU, 1976; FAHN, 1990). O certo é que os óvulos se

originam como pequenas saliências mais ou menos globosas que crescem para fora da placenta ao mesmo tempo que os seus tecidos se vão diferenciando em:

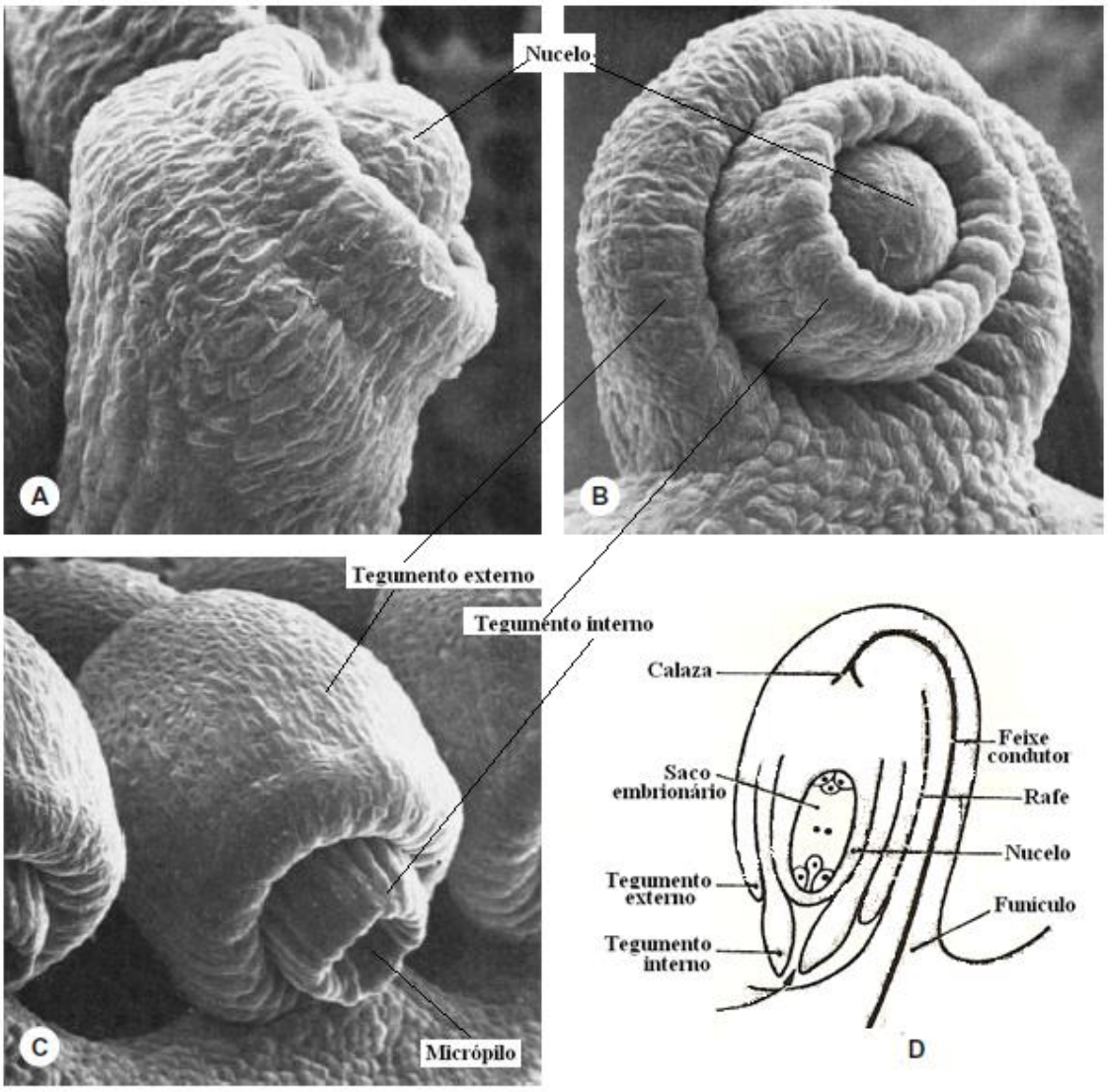



**FIGURA** 470 - Diferentes etapas da formação de um óvulo: A-C, fotografias ao microscópio electrónico, desde o estádio de óvulo erecto e tegumentos pouco desenvolvidos (A) até um posterior desenvolvimento dos tegumentos que acabam por envolver completamente o nucelo (deixando apenas uma abertura, o micrópilo) e encurvamento do óvulo (C); D, corte esquemático de um óvulo maduro. Adap. LERSTEN (2006).

a) **tegumentos**, que são geralmente dois, dizendo-se o óvulo **bitegumentado** e designando-se os tegumentos **interno** ou **secundina** e **externo** ou **primina**. Alguns óvulos são **unitegumentados** ou não apresentam qualquer tegumento (**ategumentados**).

b) o **micrópilo**, abertura terminal nos tegumentos com vista a facilitar a penetração do tubo polínico. Na região do micrópilo, a parte interna é conhecida por **endostómio** enquanto o tecido externo recebe a designação de **exostómio**;

c) o **nucelo**, porção central, donde se irá mais tarde originar o macrósporo e deste **o saco embrionário** ou gametófito feminino, num processo complexo conhecido por **macrogametogénese**. Quanto à espessura do nucelo, os óvulos podem ser **crassinucelados,** quando a célula-mãe dos macrósporos é circundada completamente por mais de uma camada de células ou **tenuinucelados**, quando aquela se apresenta envolvida apical e lateralmente por apenas uma camada de células, a epiderme nucelar.

d) o **funículo**, curto cordão vascularizado, por onde o óvulo se prende à **placenta**.

e) a **rafe**, saliência longitudinal particularmente evidente nos óvulos anatrópicos, mas que também se pode normalmente observar noutros óvulos, excepto nos ortotrópicos, e que resulta da fusão do funículo com o tegumento. A região que se opões à rafe é conhecida por **anti-rafe**.

f) a **calaza**, a região do nucelo onde o feixe vascular que percorre todo o funículo, termina.

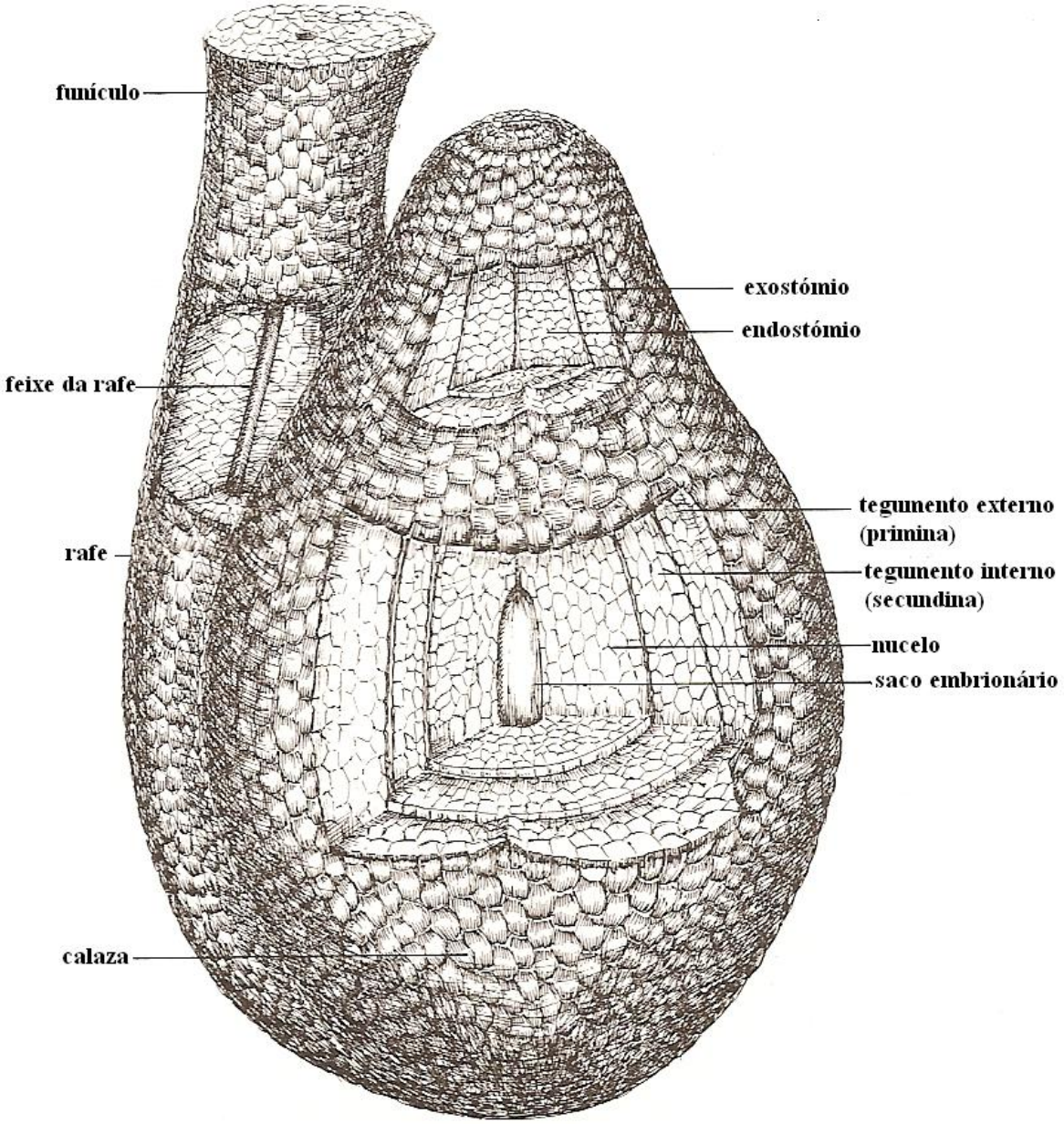



**FIGURA** 471 – Esquema tridimensional que ilustra a constituição geral de um óvulo anatrópico. JOHRI (1984).

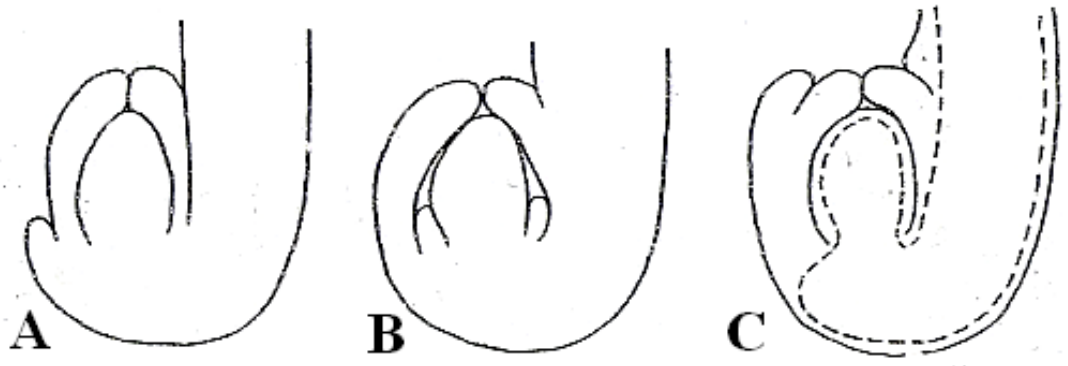



**FIGURA** 472 – Diagrama com as várias possibilidades relativamente à formação de um óvulo com apenas um tegumento (unitegumentado): A, redução ou degenerescência do tegumento externo; B, redução ou degenerescência do tegumento interno; C, fusão dos dois tegumentos num único tegumento. Adap. JOHRI (1984).

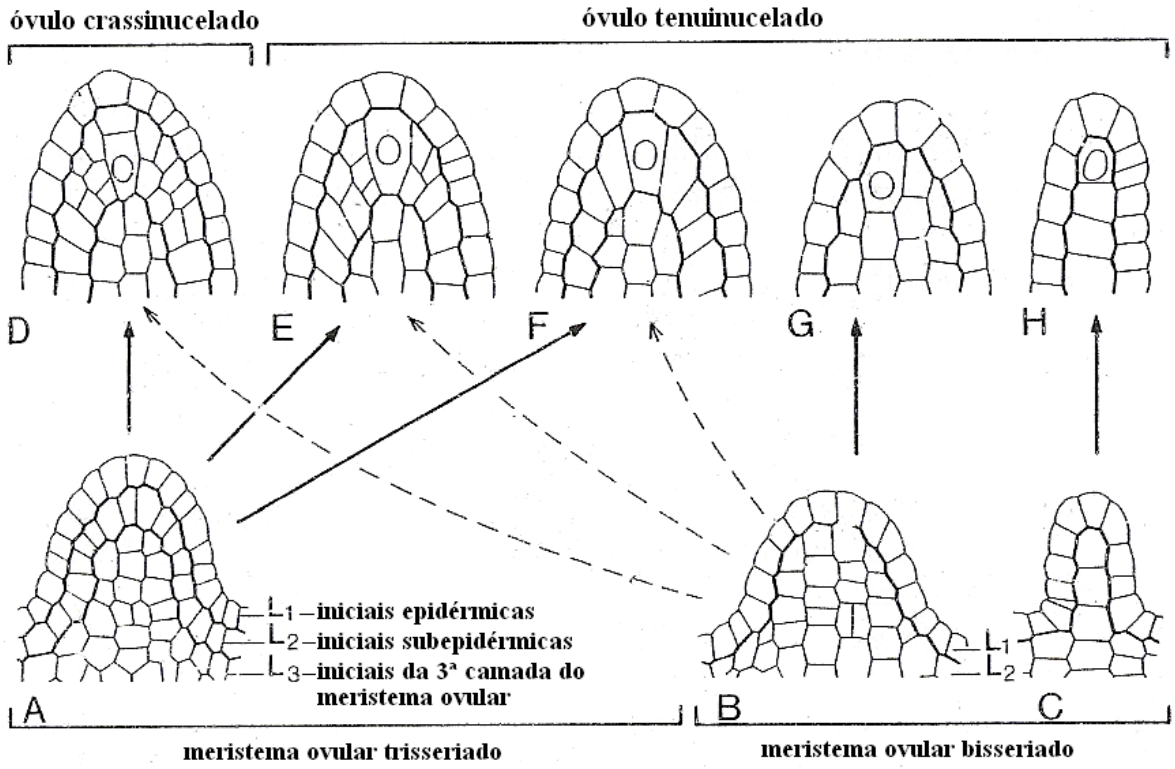



**FIGURA** 473 – Diagrama que relaciona o padrão de organização das iniciais que originam o óvulo, ou seja, iniciais do óvulo em duas ou três camadas celulares e o tipo de nucelo, constituído por mais de uma camada de células (óvulos crassinucelados) ou apenas por uma única assentada de células (óvulos tenuinucelados**)**. Pode verificar-se que o meristema ovular trisseriado tanto pode originar óvulos tenuinucelados como crassinucelados ao passo que meristema ovular bisseriado apenas pode originar óvulos tenuinucelados. JOHRI (1984).

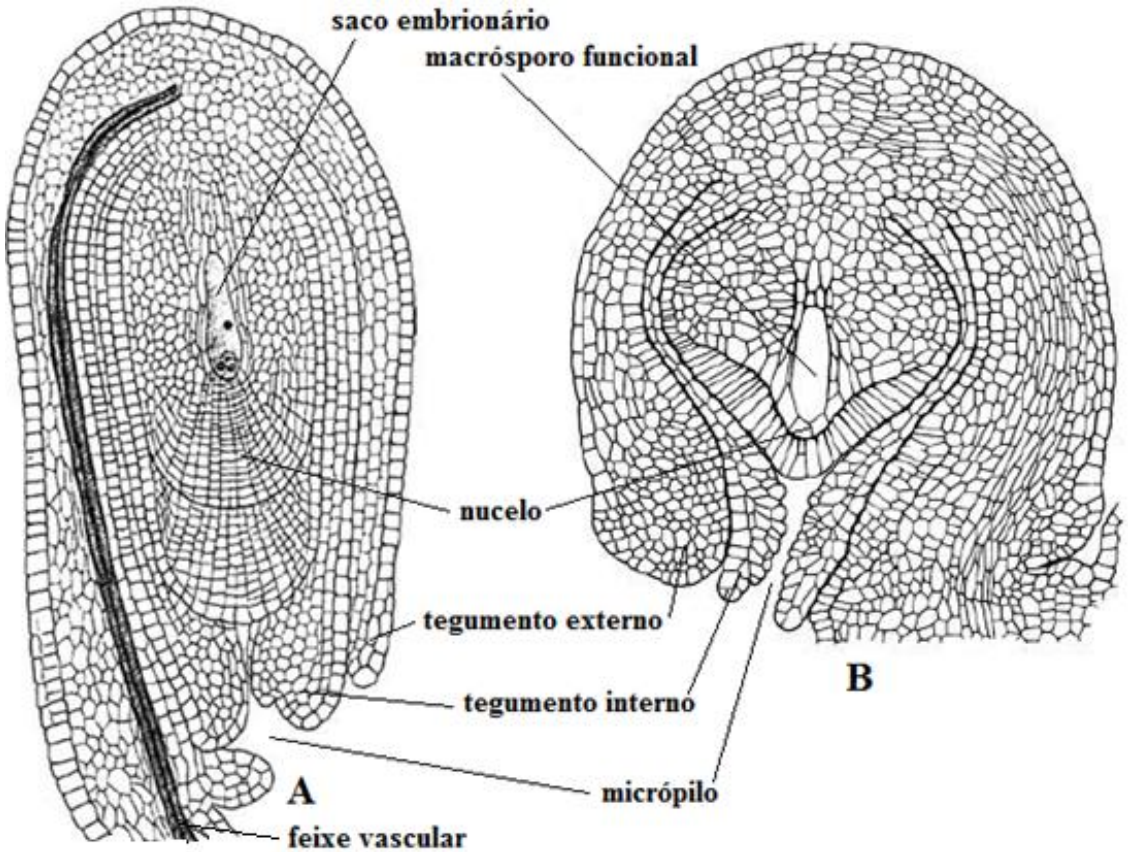



**FIGURA** 474 – Corte longitudinal de um óvulo crassinucelado (A) e de outro tenuinucelado (A**)**. LERSTEN (2006).

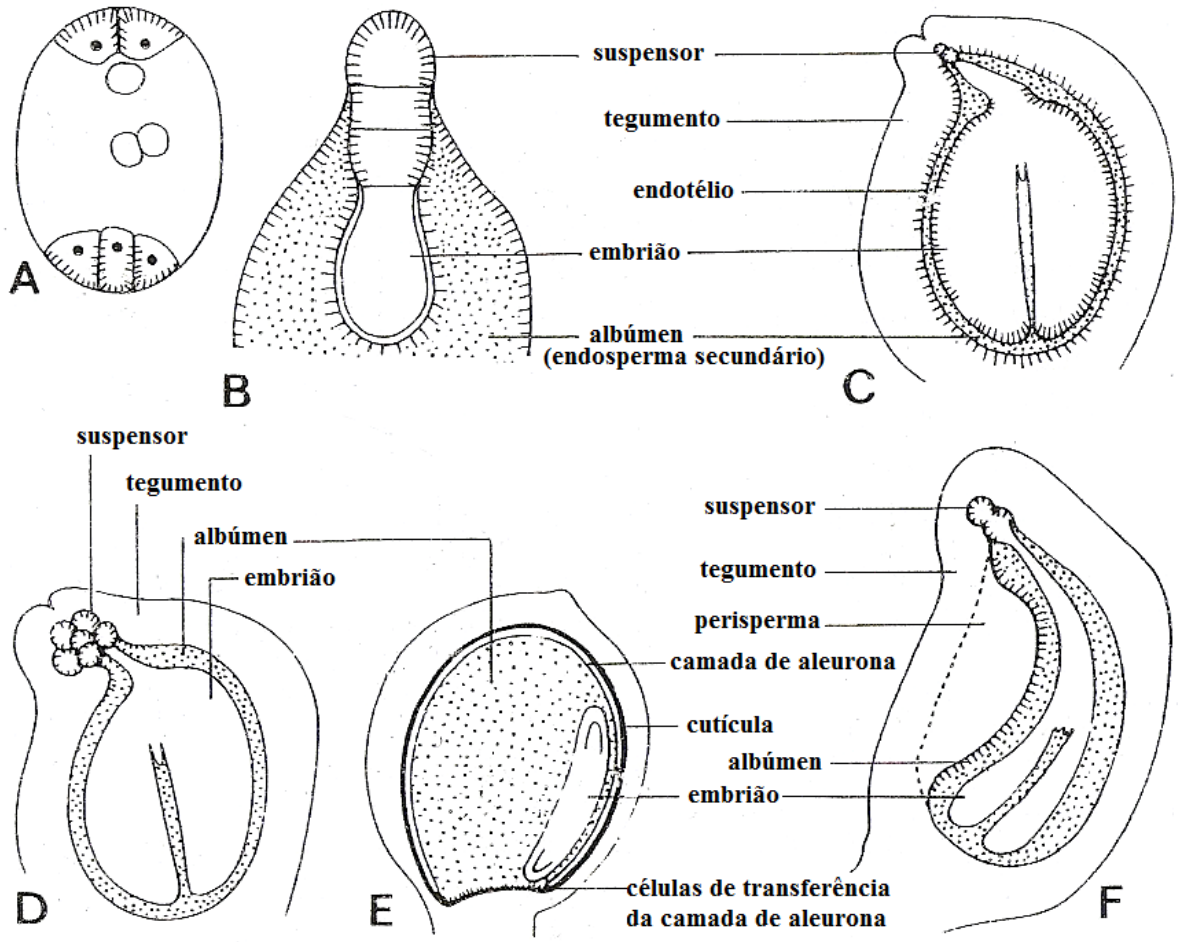



**FIGURA** 475 – Diagrama que mostrar a ocorrência das células de transferência nos óvulos e depois nas sementes. Tão características pelas invaginações internas da sua parede e tão importantes no transporte a curtas distâncias as células de transferência, encontram-se presentes: A, no saco embrionário, nomeadamente nas sinergidas e nas antípodas; B, no suspensor e na epiderme interna e externa do albúmen; C, na semente de *Vicia*, na epiderme interna do tegumento, na epiderme externa do embrião; D, na semente de *Phaseolus*, no suspensor; E, na semente de uma gramínea, na região junto à placenta, na camada de aleurona; F, na semente de *Mesembryanthemum*, nas células persistentes do suspensor e na epiderme do albúmen que contacta com o perisperma. JOHRI (1984).

O tecido epidérmico dos óvulos apresenta normalmente uma cutícula.

Consoante a forma dos óvulos e o tipo de inserção do funículo nestes, costumam geralmente distinguir-se cinco tipos básicos de óvulos: **ortotrópico (direito), anatrópico (invertido), hemitrópico, campilotrópico, anfitrópico**:

**Óvulos com saco embrionário direito**

- **Ortotrópico, átropo, direito** ou **recto** – apresenta o micrópilo, o funículo e a calaza no mesmo eixo vertical. O micrópilo ocupa uma posição distal e o funículo é curto ou praticamente ausente. Ocorre em Cistaceae, Polygonaceae, Piperaceae, Urticaceae, bem como na maioria das gimnospérmicas.

- **Anatrópico, anátropo** ou **invertido** – como resultado do crescimento intercalar do funículo apresenta uma curvatura de cerca de 180 º. O nucelo e o saco embrionário não sofrem qualquer curvatura e o micrópilo fica voltado para a placenta. É o mais comum entre as angiospérmicas.

- **Hemitrópico** ou **hemítropo** – apresenta uma curvatura de 90º em relação à sua base, que não afecta o saco embrionário (e.g., *Ranunculus*).

**Óvulos com saco embrionário curvo**

- **Campilotrópico** – encontra-se encurvado de modo que o micrópilo e a calaza não ficam opostas e o saco embrionário sofre uma leve curvatura, tomando o aspecto reniforme. É comum nas Capparidaceae, Caryophylaceae, Geraniaceae, Apocynaceae e Verbenaceae.

- **Anfitrópico** – encontra-se fortemente encurvado o que afecta tanto o nucelo como o saco embrionário, tomando este a forma de uma ferradura. Está presente em algumas Alismataceae, Butomaceae e nas

Centrospermaceae. Alguns autores não reconhecem o tipo anfitrópico e preferem utilizar o termo campilotrópico para designar todos os óvulos com saco embrionário curvo.

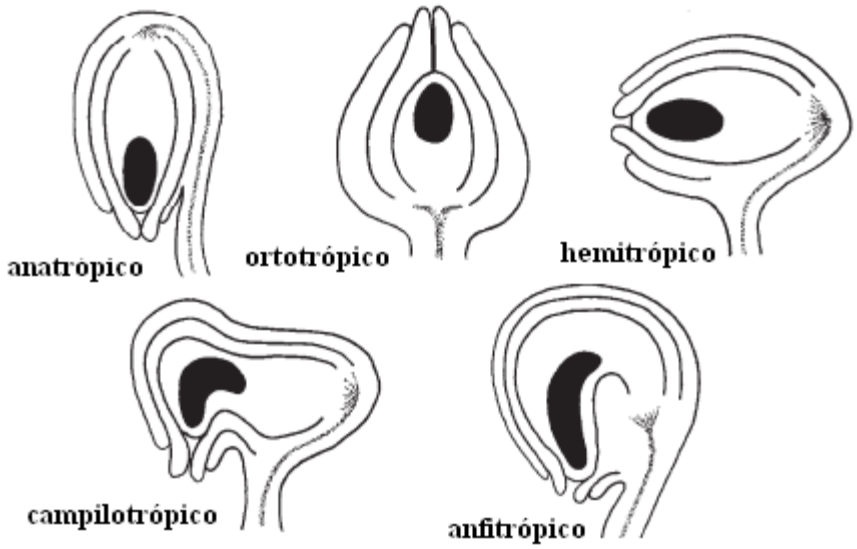



**FIGURA** 476 – Representação dos cinco tipos principais de óvulos.

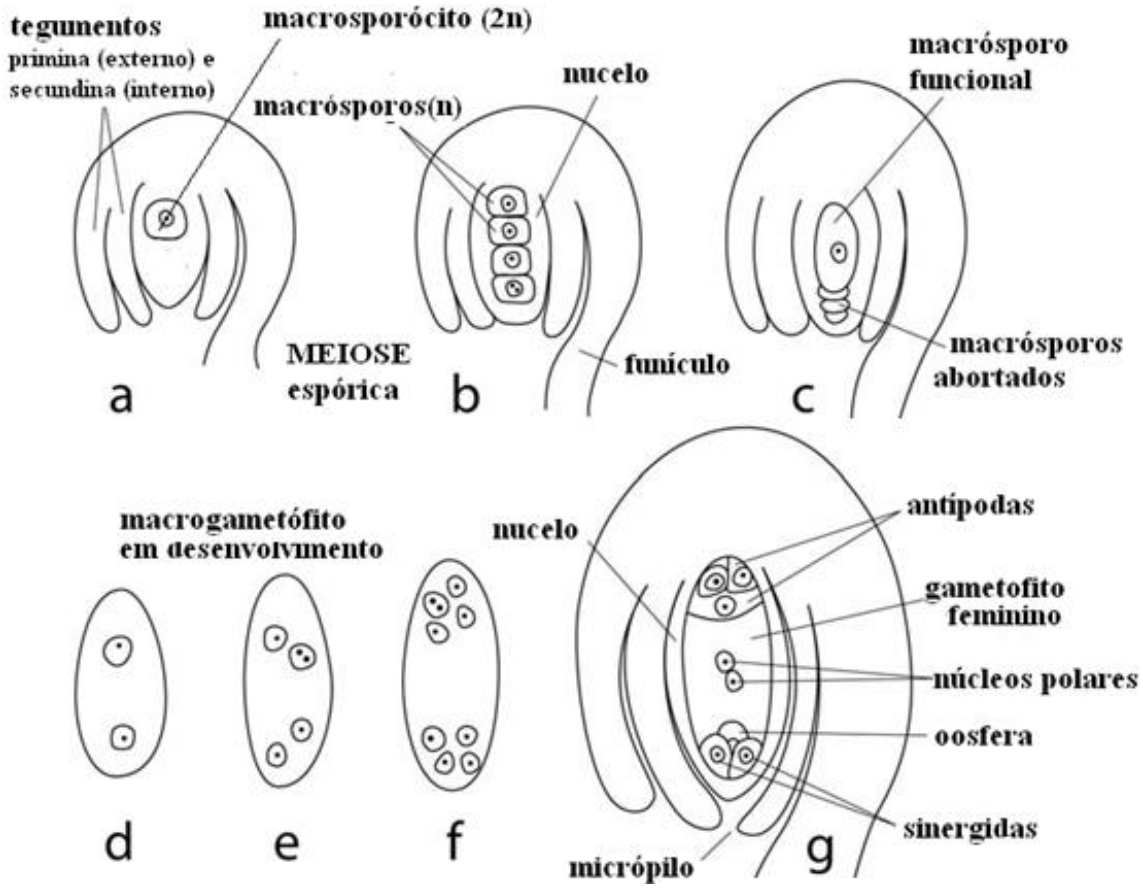



**FIGURA** 477 – Desenvolvimento do gametófito feminino (macrogametófito ou saco embrionário) a partir do macrosporócito (ou célula-mãe dos macrósporos) em *Lilium*. A meiose ocorre de (a), para (b) quando um macrosporócito diplóide, última entidade da geração esporófita, origina 4 macrósporos haplóides (primeira entidade da geração gametófita). Apenas um dos 4 macrósporos se mantém viável e das suas divisões resulta o gametófito feminino (saco embrionário ou macrogametófito). Os tegumentos deixam uma abertura, o micrópilo para se dar a penetração do tubo polínico e correspondente dupla fecundação sifonogâmica: (fusão do gâmeta masculino do tubo polínico com a oosfera, originando-se o zigoto, de cujo desenvolvimento resultará o embrião; e fusão do outro núcleo do tubo polínico com os dois núcleos polares do saco embrionário, originando-se uma célula triplóide, a células mãe do albúmen, ou seja, do tecido de reserva). BECK (2009).

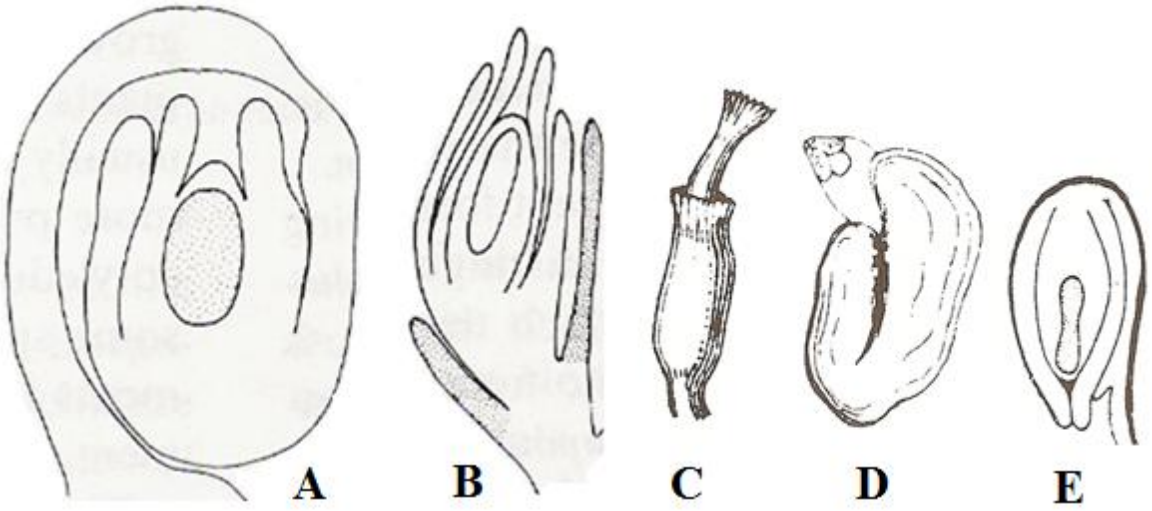



**FIGURA** 478 – Representação de alguns tipos muito particulares de óvulos: A, óvulo ciricinotrópico; B, óvulo de *Asphodelus fistulosus*, com três tegumentos, embora o mais externo seja considerado um arilo por muitos investigadores; C, óvulo festoneado de *Acorus calamus;* D, óvulo de *Torenia* sp. , com a parte anterior do saco embrionário extraordinariamente saliente; E, óvulo invertido (anatrópico) com um único tegumento.

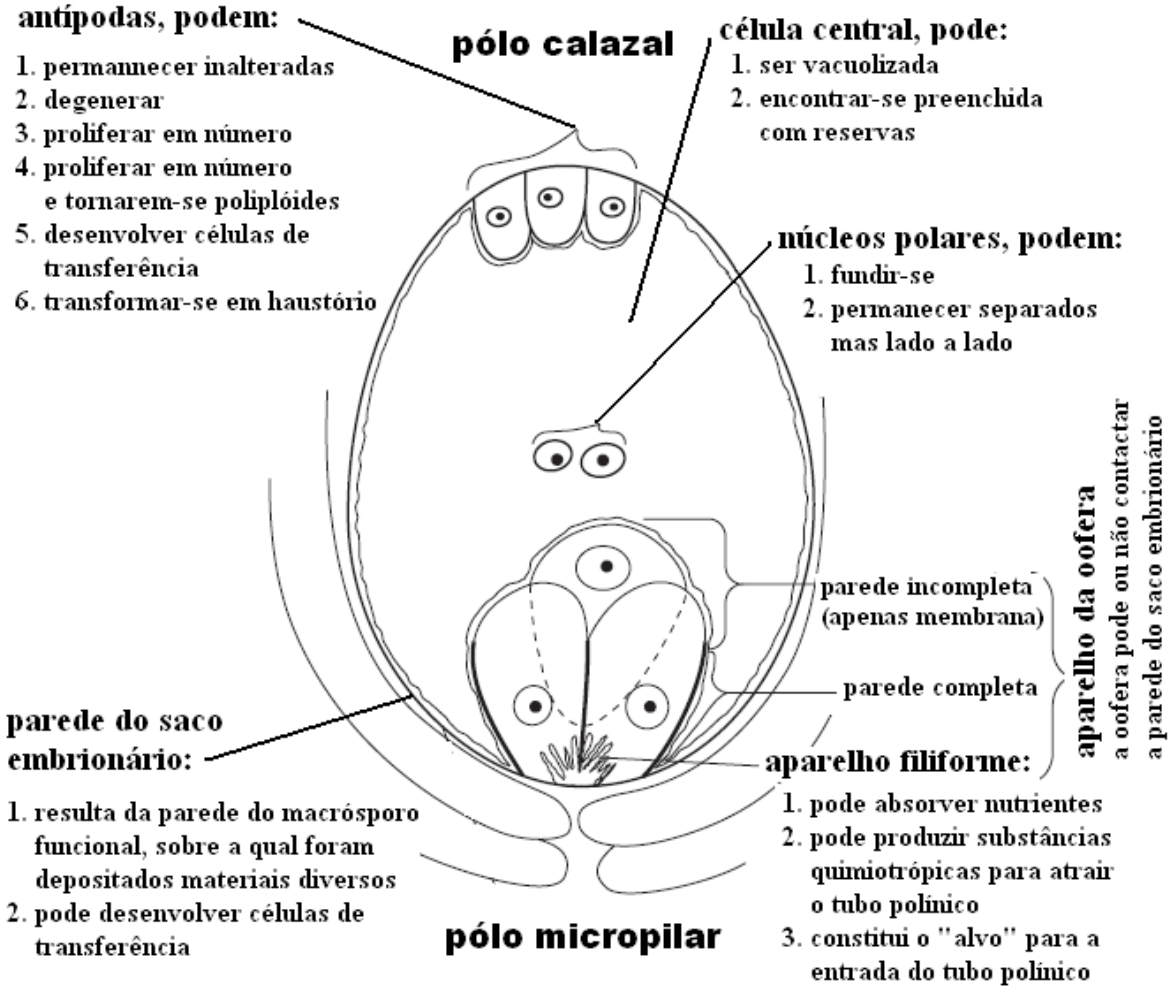



**FIGURA** 479 – Representação do saco embrionário típico das angiospérmicas, constituído por duas sinergidas, uma oosfera (gâmeta feminino), dois núcleos polares e três antípodas. Existem muitos outros tipos de sacos embrionários. Os núcleos polares também são designados núcleos da célula central. As antípodas pode degeneram (e.g., luguminosas); proliferar em número (e.g., Poaceae e Brassicaceae); desenvolver células de transferência (e.g., Zea mays). LERSTEN (2006).

Para um estudo mais aprofundado do óvulo e da **macrosporogénese**, bem como dos aspectos relacionados com a fertilização, consultar COULTER & CHAMBERLAIN (1976), SINGH (1978), BOUMAN (1984), WILLEMSE & WENT (1984), WENT & WILLEMSE (1984), LERSTEN (2006).

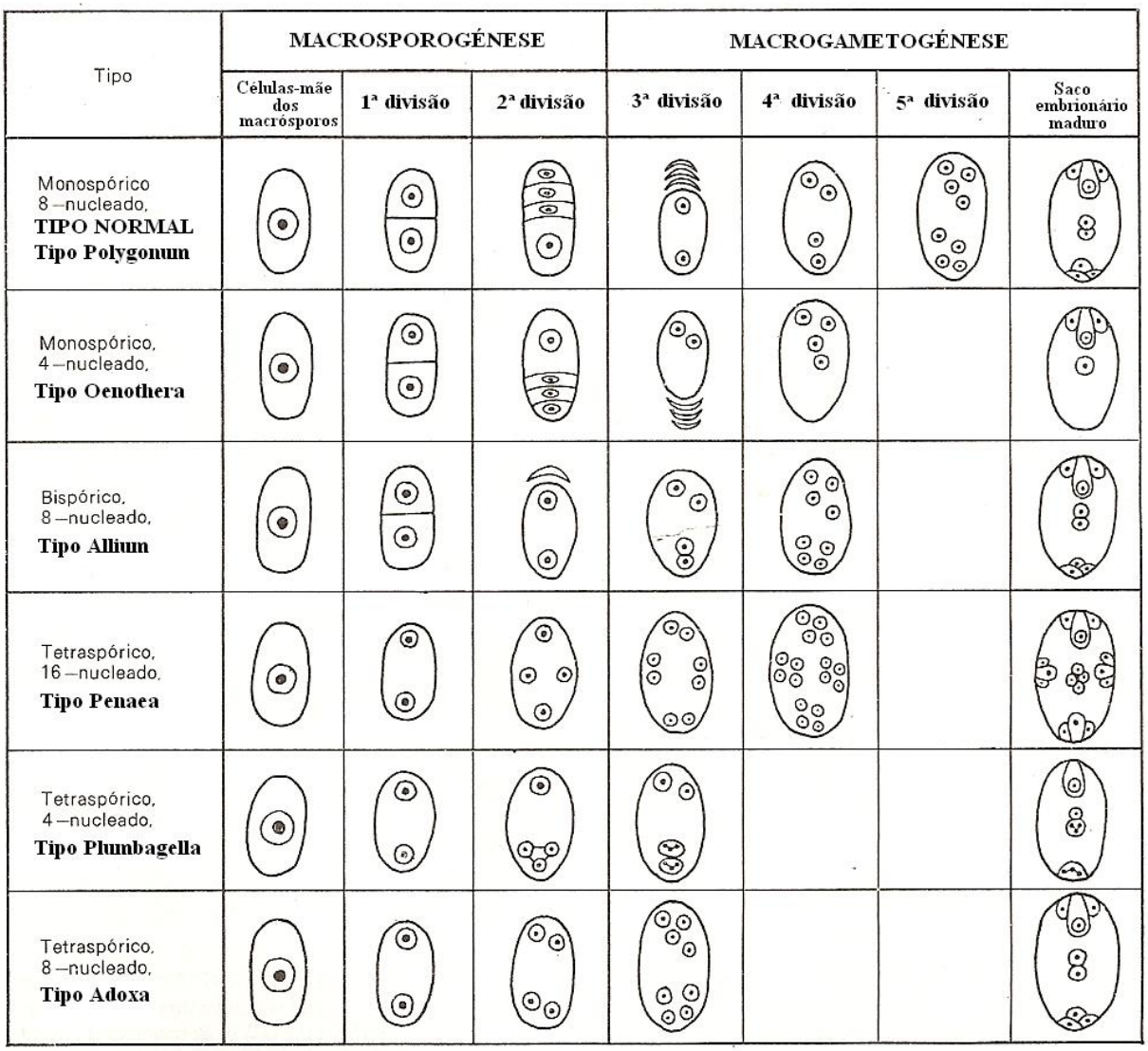



**FIGURA** 480 – Alguns tipos de formação do saco embrionário nas angiospérmicas. O processo de desenvolvimento de um **macrosporócito** em 4 macrósporos diz respeito à **macrosporogénese**. O processo de desenvolvimento de um **macrósporo** num gametófito feminino (macrogametófito ou saco embrionário) diz respeito à **macrogametogénese**. A célula-mãe dos macrósporos (macrosporócito) é a última célula diplóide, ou seja, a última entidade da geração esporófita. Na sua segunda divisão encontram-se formados 4 macrósporos. Em geral, três destes esporos degeneram apenas sobrevivendo o **macrósporo funcional** de cujas sucessivas divisões, irá resultar o saco embrionário. É o que acontece nos tipos *Polygonum* e *Oenothera*, ditos **monospóricos**. Nos sacos embrionários com desenvolvimento dos tipos **bispórico** e **tetraspórico**, não se verifica a degenerescência habitual de três dos 4 macrósporos, mas apenas de dois ou até de nenhum deles. JOHRI (1984).

# FECUNDAÇÃO

O tubo polínico resulta nas angiospérmicas da germinação do grão de pólen sobre o estigma. A **fecundação é sifonogâmica** (e não aquática como nos grupos vegetais inferiores, briófitos e pteridófitos) precisamente porque os gâmetas são conduzidos pelo tubo polínico até ao gâmeta feminino, sendo desprovidos de flagelos (estão reduzidos ao núcleo) e nunca sendo libertados para o exterior. O tubo polínico é o resultado do crescimento da **célula vegetativa**, sem divisão celular ao encontro do óvulo. Entretanto a **célula germinativa**, divide-se originando os **dois núcleos gaméticos** (**masculinos**).

A germinação tem início com a hidratação do grão de pólen sobre o estigma receptivo, podendo ocorrer em minutos ou horas. Tanto a célula germinativa (gâmetas masculinos) como o núcleo da célula vegetativa migram para o interior do tubo polínico após a sua formação, localizando-se próximo da sua extremidade.

No interior do tubo polínico, os gâmetas podem manter-se associados ao núcleo vegetativo.

No tubo polínico conseguem normalmente distinguir-se quatro zonas: zona apical e zona subapical, ambas com parede celular contendo pouco material fibrilar e citoplasma rico em vesículas e dictiossomas; zona nuclear, onde se encontram o núcleo vegetativo e a célula germinativa alongada, ou as células espermáticas, e onde ocorre a deposição de uma fina camada de calose sobre a superfície interna da parede celular; e zona de vacuolização, onde ocorre a formação de tampões de calose e a camada de calose depositada sobre a superfície interna da parede celular é mais espessa.

A parede celular do tubo polínico é constituída, por três tipos de polissacáridos: celulose, pectinas e calose. Esses componentes estão estruturados numa camada externa péctica microfibrilar, uma camada microfibrilar média celulósica e uma camada interna de calose. A celulose não é produzida na zona apical, mas somente ao longo do tubo. As pectinas são encontradas ao longo de todo o tubo polínico, sobretudo na zona apical, permitindo uma consistência gelatinosa da extremidade deste, favorável ao seu crescimento. Os tampões de calose são formados ao longo do tubo polínico, à medida que este se alonga. A sua função é isolar as zonas onde o citoplasma é menos activo daquelas onde a actividade é intensa, além de manter o citoplasma restringido às zonas apicais, já que durante o crescimento dos tubos polínicos não ocorre aumento de massa intracelular.

A aproximação dos gâmetas masculino e feminino para a fecundação compreende cinco fases: polinização, acoplamento, cópula, libertação dos gâmetas e **singamia**.

A polinização, ou seja, o transporte dos grãos de pólen até ao estigma pode envolver inúmeros agentes (vento, água, insectos, pássaros e outros animais). O acoplamento é a fase de aproximação dos gametófitos, desde o estigma, através do tecido transmissor do estilete, até o contacto do tubo polínico com o **aparelho filiforme das sinergidas.** A cópula somente é visualizada naqueles tubos polínicos que entram em contacto com o aparelho filiforme das sinergidas. Consiste na penetração de uma sinergida, mediante o desenvolvimento de um tubo copulador. Este diferencia-se na extremidade do tubo polínico, na área de contacto com o aparelho filiforme, o qual atravessa, podendo prolongar-se por distâncias variáveis no citoplasma da sinergida, para então se abrir e deixar sair os gâmetas. A libertação dos gâmetas ocorre após a saída do conteúdo do tubo polínico no interior da sinergida. Desaparecem, então, todos os compartimentos celulares da sinergida penetrada. Todos os organitos perdem os seus limites e o seu conteúdo mistura-se no citoplasma, que, por sua vez, é diluído com o conteúdo do vacúolo. Os gâmetas podem assim avançar para a singamia que consiste na fusão de um gâmeta com a oosfera para formar o **zigoto** (diplóide), de cujas divisões irá resultar o embrião, enquanto o outro gâmeta se funde com os dois núcleos polares do saco embrionário para formar uma célula triplóide, a **célula mãe do albúmen** (ou endosperma secundário).

Para um aprofundamento destas questões consultar JOHRI (1984); LERSTEN (2006).

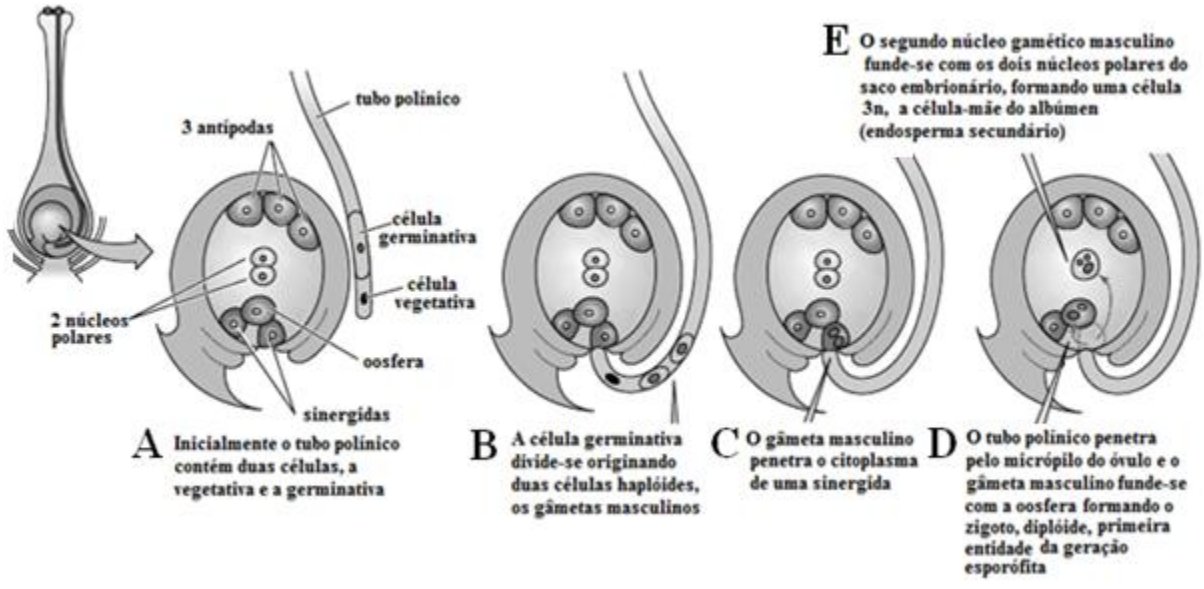



**FIGURA** 481 – Esquema que ilustra a dupla fecundação, característica das angiospérmicas.

O processo inicia-se com a germinação do grão de pólen quando entra em contacto com a superfície do estigma. Nessa altura ele normalmente apresenta duas células. O núcleo de uma das células (vegetativa) controla o desenvolvimento do tubo polínico. O segundo núcleo (da célula germinativa) divide-se para originar dois núcleos, um dos quais se vai fundir com a oosfera (gâmeta feminino) originando o zigoto (2n) de cujas divisões resulta o embrião da semente e posteriormente após a germinação a jovem plântula (esporófito), o outro núcleo funde-se com os dois núcleos polares do seco embrionário, originando a célula mãe do albúmen (3n) de cujas divisões resulta o tecido de reserva. Fala-se por isso em dupla fecundação nas angiospérmicas.

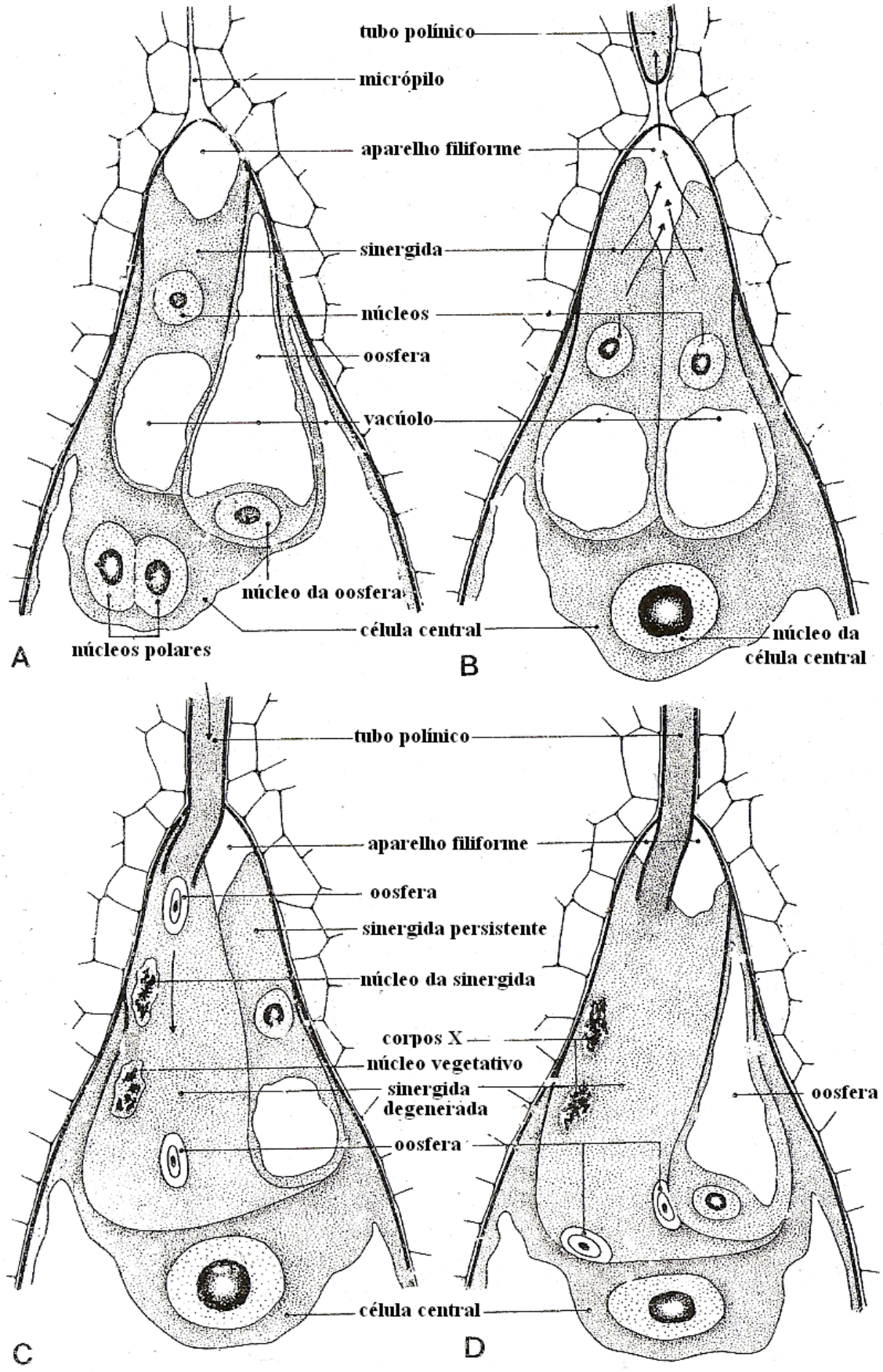



**FIGURA** 482 – Diagrama que ilustra as várias etapas desde a penetração do tubo polínico e à fusão dos gâmetas: A, pormenor do pólo micropilar do saco embrionário maduro; B, controlo quimiotrópico das sinergidas na orientação do crescimento do tubo polínico; C, descarga do conteúdo do tubo polínico; D, dupla fecundação. JOHRI (1984).

# GIMNOSPÉRMICAS

Em termos gerais nas gimnospérmicas não se verifica uma redução tão acentuada das entidades da geração gametófita (sexuada, haplóide, produtora de gâmetas), ou seja, tanto o gametófito masculino como o feminino ainda apresentam os respectivos gametângios, anterídio e arquegónio, embora em muitos casos, reduzidos a um número bastante restrito de células.

Os **grãos de pólen são multicelulares** e **polinizam directamente os óvulos**.

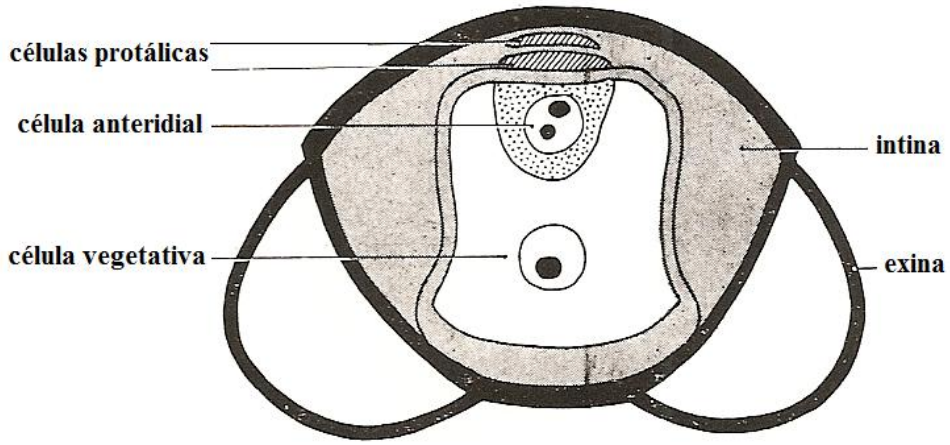



**FIGURA** 483 – Representação da estrutura de um grão de pólen multicelular de *Pinus* sp. CAMEFORT & BOUÉ (1980).

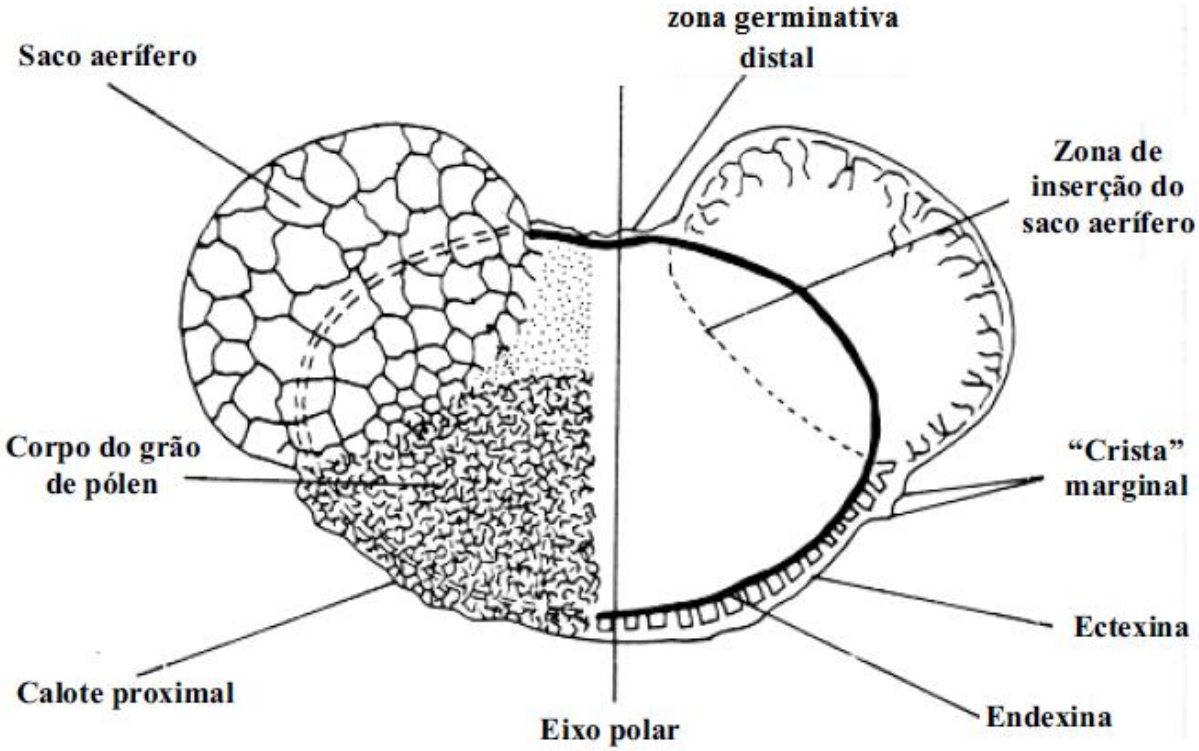



**FIGURA** 484 – Estrutura geral do grão de **pólen bissacado** de *Pinus* sp., em corte equatorial.

Os grãos de pólen **bissacados** são muito frequentes nos Pinophyta e caracterizam-se por apresentar duas câmaras aeríferas, uma de cada lado do corpo central que contém o material protoplasmático. As câmaras aeríferas são expansões da ectexina que permitem a flutuação do pólen na água e facilitam o seu transporte pelo vento. Entre os sacos polínicos existe um adelgaçamento da exina com vista a permitir a germinação do tubo polínico.

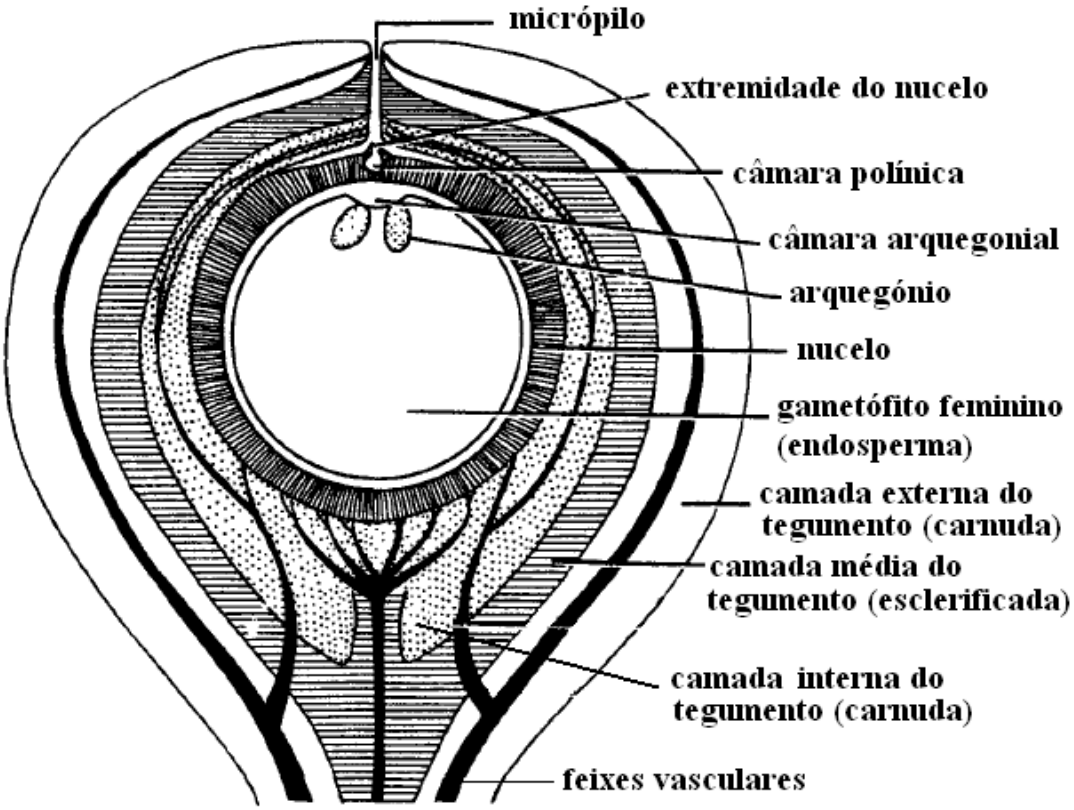



**FIGURA** 485 – Estrutura anatómica do óvulo de *Cycas revoluta*, em corte longitudinal. BENDRE & KUMAR (2009).

Nas gimnospérmicas os óvulos são nus ou seja não se apresentam dentro de um ovário fechado e isto porque os carpelos são abertos não se tendo fundido para formar um ovário.

Em Pinophyta, existe apesar de tudo, uma forma muito interessante de compensar a gimnospermia. Depois de se dar a polinização os carpelos aproximam-se uns dos outros, ou seja, a pinha como que se fecha, para só se voltar a abrir quando os embriões tiverem completado a sua maturação e as sementes prontas a serem dispersadas.

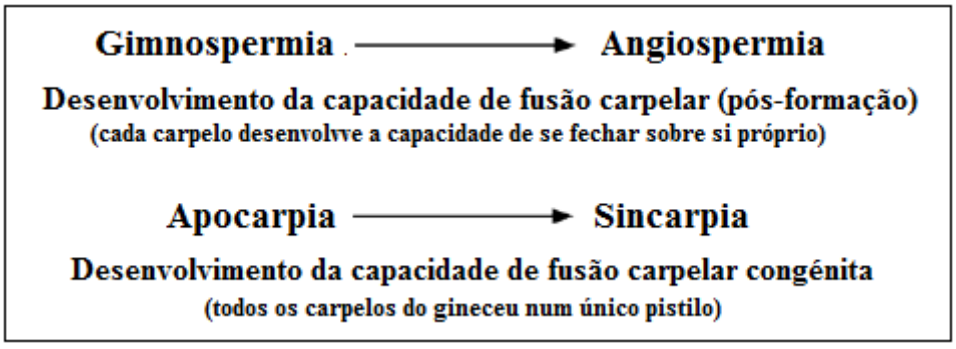



**FIGURA** 486 – Os carpelos das angiospérmicas desenvolveram a capacidade de se fundirem originando um ovário fechado que protege os óvulos e mais tarde os embriões em desenvolvimento. Nas gimnospérmicas os "cuidados maternais" não são tão evoluídos já que os óvulos são nus e a protecção dos embriões em desenvolvimento não é muito eficaz. O melhor que algumas gimnospérmicas conseguem fazer é possível de observar nos Pinophyta, em que para compensar a sua gimnospermia, depois de se dar a polinização os carpelos aproximam-se uns dos outros, ou seja, a pinha como que se fecha, para só se voltar a abrir quando os embriões tiverem completado a sua maturação e as sementes prontas a serem dispersadas. As angiospérmicas ainda deram um segundo passo evolutivo desenvolvendo a sincarpia a partir da apocarpia.

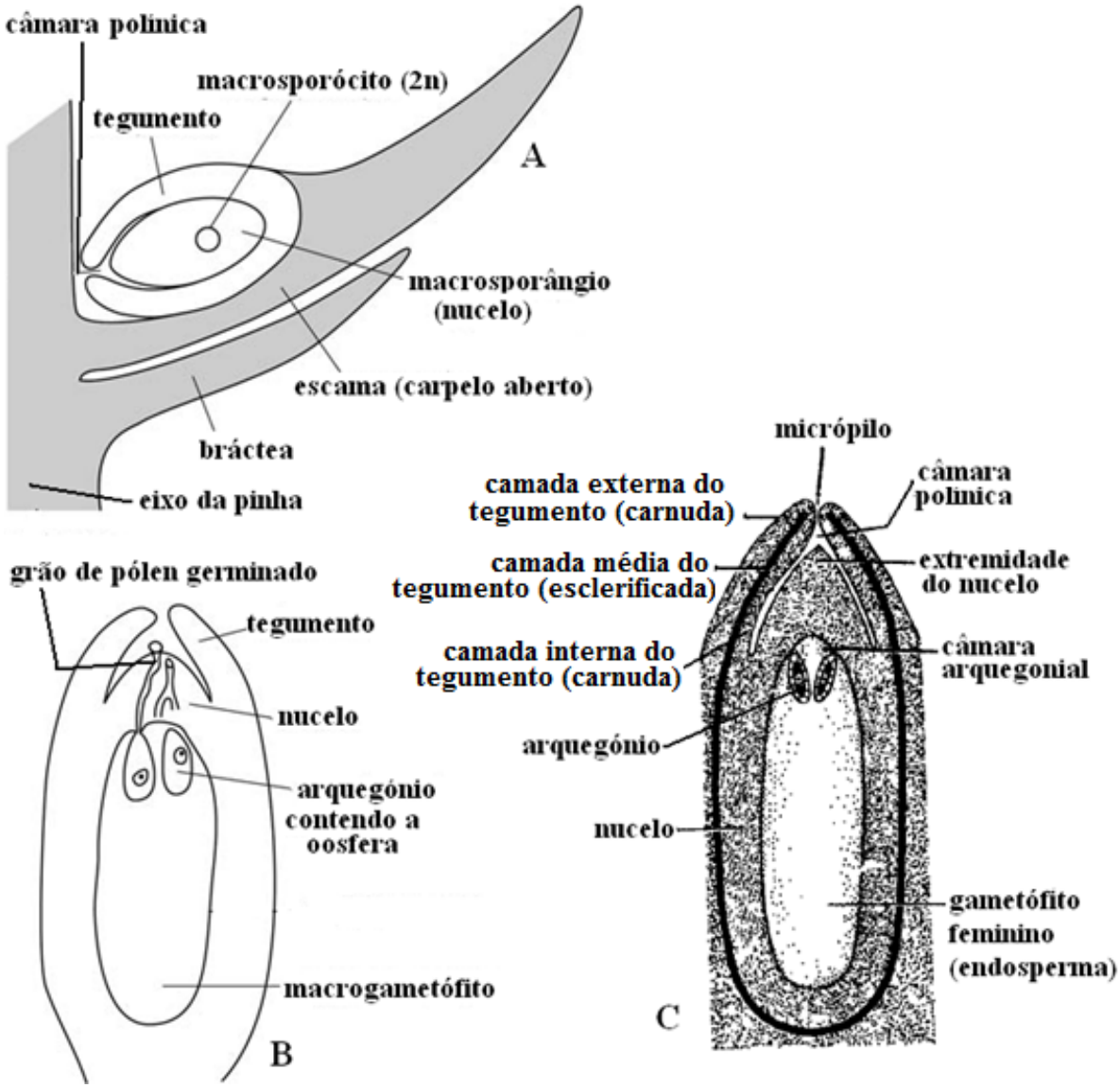



**FIGURA** 487 – A, corte transversal parcial de uma frutificação (pinha) de *Pinus*; b, diagrama de um dos óvulos. Em *Pinus*, como nas gimnospérmicas em geral, os óvulos são nus ou seja não se apresentam dentro de um ovário fechado e isto porque os carpelos são abertos não se tendo fundido para formar um ovário. Os grãos de pólen polinizam directamente os óvulos; C, pormenor da anatomia de um dos óvulos em corte longitudinal. Adap. BECK (2009) e LERSTEN (2006) e BENDRE & KUMAR (2009).

Nas gimnospérmicas o tubo polínico apresenta **um único gâmeta masculino**, por isso, **não existe dupla fecundação**. As **reservas têm origem anterior à fecundação** pelo que constituem um tecido haplóide (endosperma ou endosperma primário)

# 9.5. ONTOGENIA DAS INFLORESCÊNCIAS

O desenvolvimento de inflorescências, como sejam as espigas de muitas Gramineae e os capítulos de algumas Compositae, têm sido largamente estudados. O padrão histogéneo é como regra bastante complexo mas em termos gerais e um pouco à semelhança do que se passa com as folhas compostas e recompostas, pode dizer-se que as várias entidades (flores neste caso) se originam desde logo como estruturas distintas crescendo depois cada qual como se de uma flor solitária se tratasse.

O pedúnculo das inflorescências cresce frequentemente devido à presença de um meristema intercalar.

De acordo com AINSWORTH (2006) a maior parte da diversidade no que respeita aos tipos de inflorescências pode ser explicada por quatro factores principais:

1. intensidade e duração do crescimento, quer no que respeita ao alongamento, quer no que diz respeito ao aumento de diâmetro das várias estruturas (e.g., pedicelos florais, entrenós florais);
2. carácter determinado ou indeterminado das várias regiões meristemáticas envolvidas no desenvolvimento da inflorescência;
3. especificidades próprias dos meristemas florais envolvidos no processo;
4. Padrão de ramificação da ráquis e posição relativa das flores.

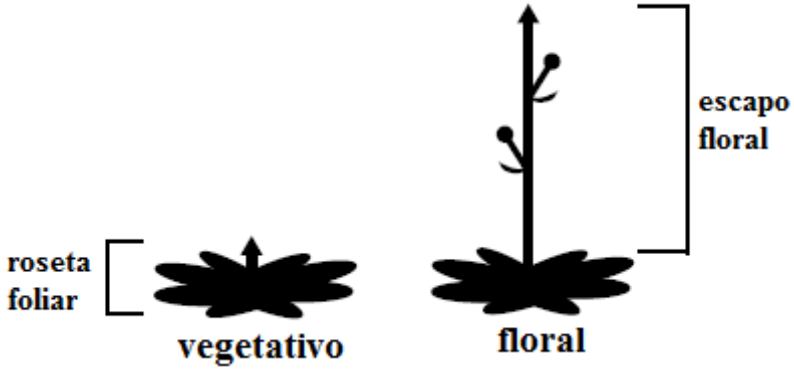



**FIGURA** 488 – Nas espécies acaules, com as folhas dispostas numa roseta basal, a indução floral e subsequente desenvolvimento da inflorescência passa geralmente pela formação de um escapo floral, tipo particular de caule cuja única função é transportar as flores. AINSWORTH (2006).

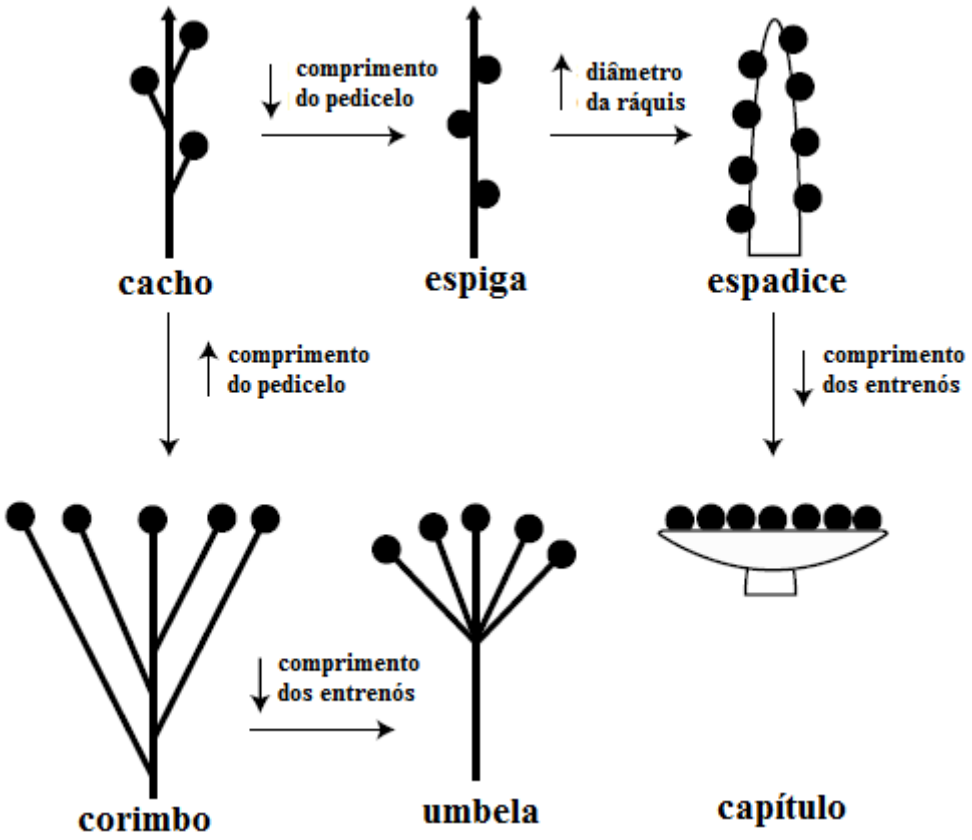



**FIGURA** 489 – O tipo de inflorescência que uma dada espécie apresenta é determinado essencialmente pela intensidade e duração do crescimento (alongamento e/ou aumento de diâmetro) sobretudo no que respeita aos pedicelos das flores e aos entrenós florais – o que tem a ver com o carácter determinado ou indeterminado das várias regiões meristemáticas envolvidas no desenvolvimento da inflorescência. AINSWORTH (2006).

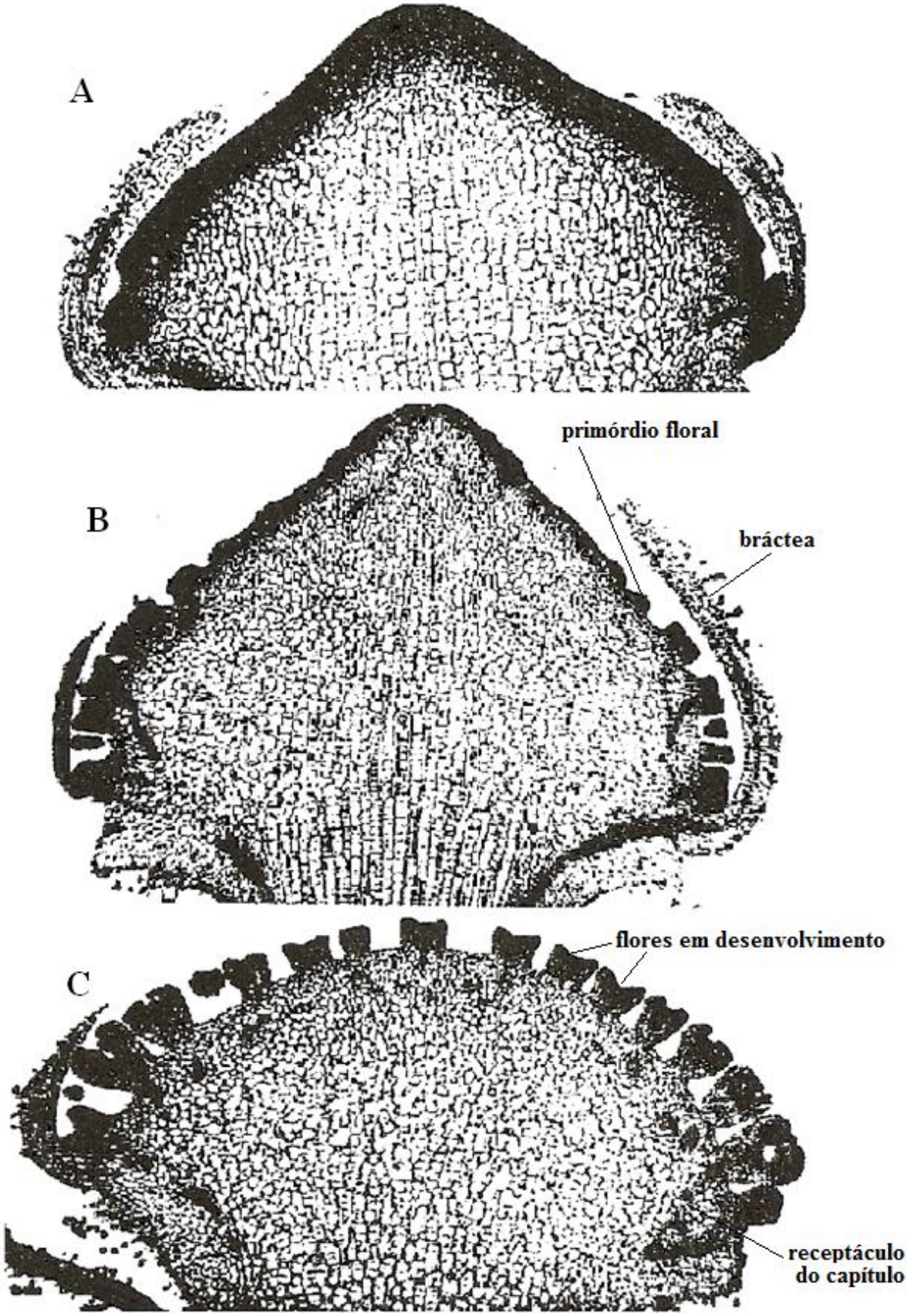



**FIGURA** 490 - Aspectos progressivos da diferenciação de um capítulo floral em *Calendula:* A, aspecto inicial do meristema floral. As brácteas encontram-se em desenvolvimento mas os primórdios das flores da inflorescência ainda não se conseguem distinguir; B, o ápice apresenta-se dilatado e já são visíveis os primórdios das flores da periferia do disco do capítulo; C, os primórdios das flores recobrem quase completamente o receptáculo do capítulo. Adap. CUTTER (1987).

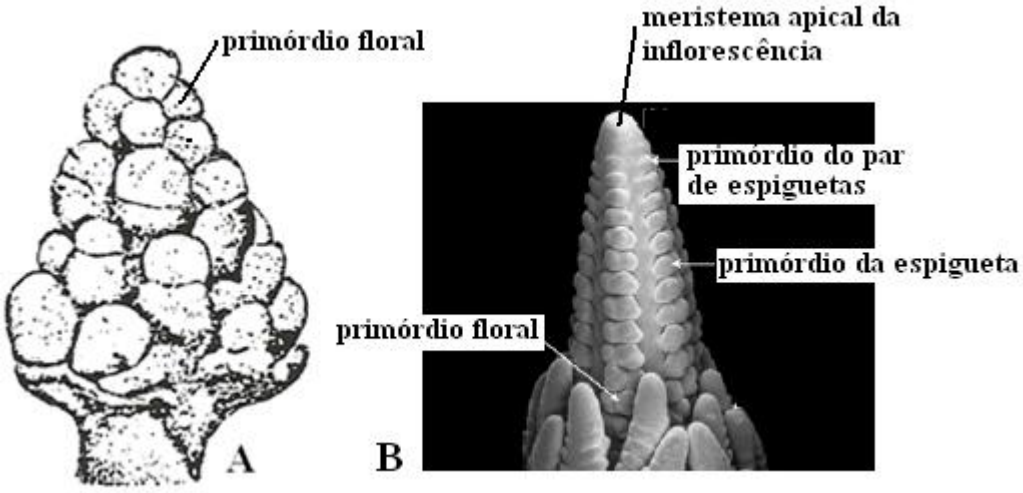



**FIGURA** 491 - A, primórdio de uma inflorescência da videira (*Vitis vinifera*), com inúmeros primórdios florais; B-D, espiga do trigo (*Triticum aestivum*) em desenvolvimento. A primeira sub-região meristemática a individualizar-se é o primórdio do par de espiguetas que posteriormente dá origem a dois primórdios de espiguetas. Cada um destes inicia a formação de duas glumas (lema e pálea) e finalmente dá origem ao meristema floral que irá ser responsável pela formação das lodículas, androceu e gineceu. Adap. SOLTIS *et al.* (2006).

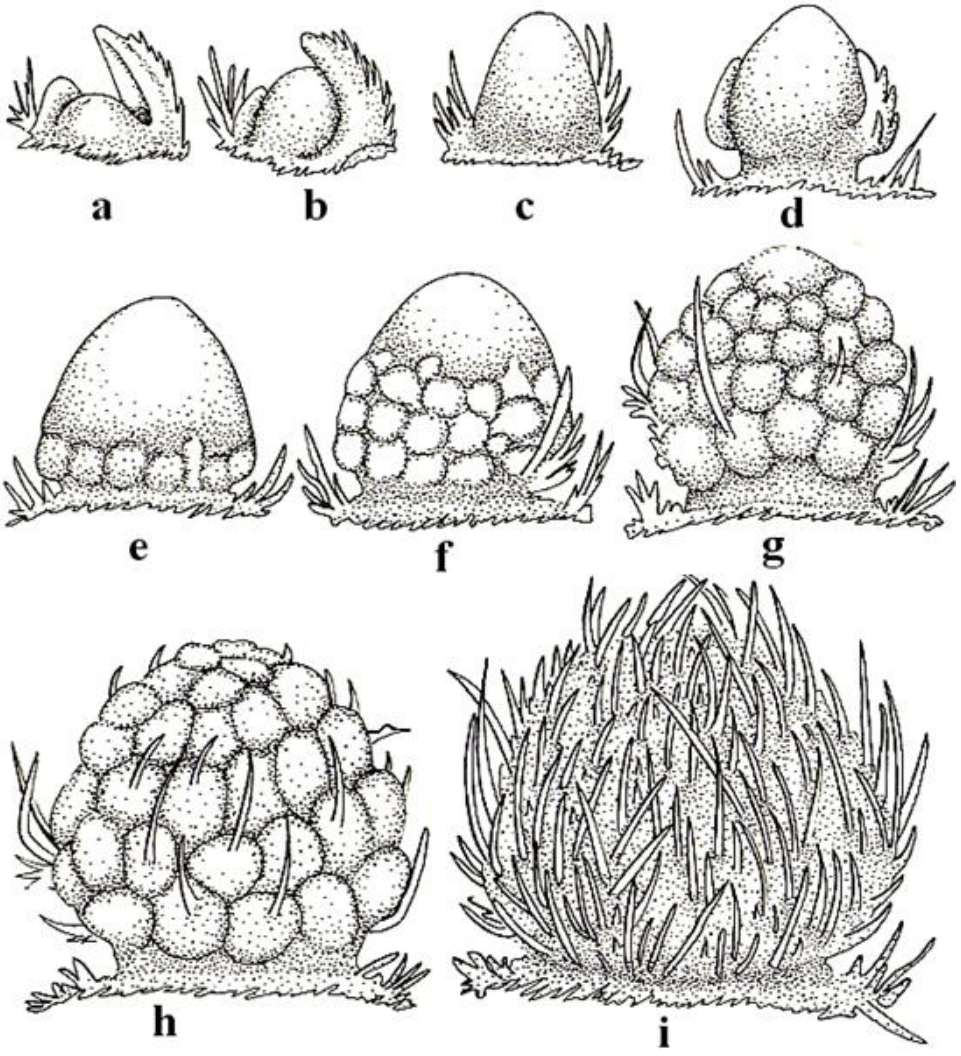



**FIGURA** 492 – Diagrama que ilustra várias fases do desenvolvimento de uma inflorescência estaminada de *Xanthium* sp. MCMANUS & VEIT (2002).

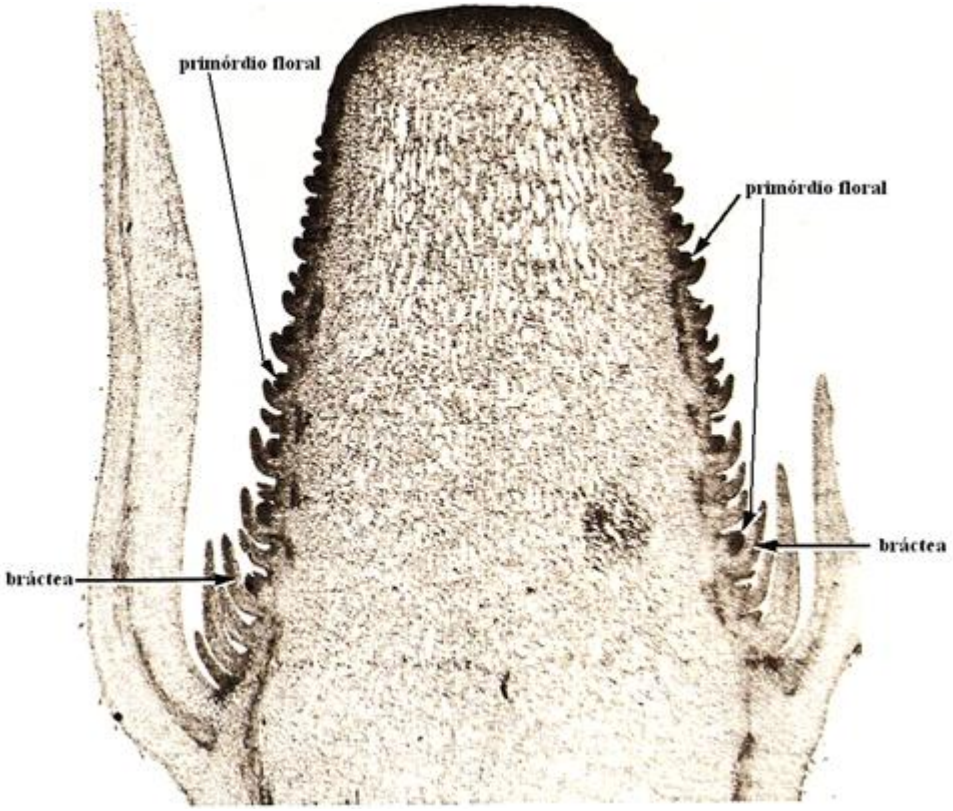



**FIGURA** 493 – Corte longitudinal de um capítulo em desenvolvimento de *Dipsacus sylvestris*, observando-se que a iniciação dos primórdios florais progride da periferia para o centro do capítulo, ou seja, **as flores apresentam maturação centrípeta**. CUTTER (1987).

# CONTROLO DO DESENVOLVIMENTO FLORAL

Qual o mecanismo de controlo do desenvolvimento floral? Como actua? Existe muito pouca informação a este respeito. Certo, apenas se considera normalmente o facto do mecanismo de controlo ser de natureza hormonal.

Alguns estudos experimentais parecem sugerir que a natureza dos primórdios das várias partes florais é estabelecida muito cedo, embora exista alguma flexibilidade na expressão das suas características finais (STEEVES & SUSSEX, 1989).

Muitos resultados experimentais suportam a ideia de que a indução floral, ou seja, a transformação de um meristema vegetativo com funcionamento repetitivo e indeterminado num meristema floral, com funcionamento determinado é um processo controlado hormonalmente como resposta basicamente a dois estímulos, o fotoperíodo e a temperatura.

Como regra o conjunto de alterações citológicas que traduzem a indução floral é irreversível. No entanto, conforme já foi demonstrado por alguns autores, é possível em certos casos, fazer reverter — um meristema que já havia sofrido indução floral e produzido inclusive, algumas senão todas as partes florais — à condição vegetativa. STEEVES & SUSSEX (1989) apontam como exemplo, a este respeito, o caso de *Impatiens balsamina*, em que o meristema floral já bem estabelecido, após haver formado, em condições de dias curtos, sépalas, pétalas, estames e alguns dos carpelos, reverte à condição vegetativa quando as plantas são colocadas em condições de fotoperíodo diferente, ou seja, de dias longos.

Por outro lado, foi demonstrado experimentalmente que a indução floral significa, nalguns casos, alterações com alguma persistência que não se apresentam restringidas apenas aos meristemas mas antes afectam a planta quase no seu todo.

É o caso, por exemplo, de certas cultivares do tabacoeiro *(Nicotiana tabacum)* indiferentes ao fotoperíodo, em que a cultura de tecidos mostrou (STEEVES & SUSSEX, 1989), que explantes constituídos por um grupo de células compreendendo epiderme e algumas camadas subjacentes, quando retirados de plantas em floração, mostravam uma tendência muito significativa para desenvolver flores. Os explantes diferenciavam flores, tanto mais rapidamente e em maior percentagem, quanto mais próxima, fosse a sua origem, em relação à região distal,

em floração. Os explantes obtidos a partir da região basal apenas diferenciavam gemas vegetativas. A indução floral parece significar, neste caso, um conjunto de alterações com alguma persistência na planta.

Nas inflorescências das espécies que apresentam **heterantia**, ou seja, a produção de flores morfológica e funcionalmente diferentes, caso de algumas espécies polígamo-monóicas que apresentam 3 tipos de flores num mesmo indivíduo, o mecanismo de controlo do desenvolvimento floral é por certo muito mais complexo e a sua compreensão longe de ter sido atingida. Refira-se que algumas orquidáceas (*e.g. Catasetum* spp.) apresentam uma forma notável de heterantia em que as flores unissexuais masculinas e femininas, com um perianto bastante vistoso, são fortemente dimórficas ou mais raramente trimórficas (unissexuais masculinas, femininas e hermafroditas). Num mesmo indivíduo a produção de flores unissexuais masculinas, femininas e hermafroditas parece ser controlada pelo fotoperíodo e pela nutrição mineral, pelo que de um ano para o outro os indivíduos parecem "mudar de sexo" pois produzem flores morfológica e sexualmente distintas. Em consequência disso certos espécimes chegaram mesmo a receber em anos diferentes dois nomes diferentes como se de duas espécies diferentes se tratasse (OLIVEIRA, 1991).

# 9.6. ABCISÃO DA FLOR OU DE PARTES FLORAIS

Como regra a abcisão das peças do perianto, do estilete, das flores hermafroditas quando a fecundação não se efectuou e das flores masculinas depois da libertação do pólen, é um processo que normalmente é antecedido da formação de uma camada de abcisão. Embora com características semelhantes à camada de abcisão foliar, no caso das flores ou de partes florais, a **camada de abcisão** não se apresenta geralmente tão perfeitamente diferenciada (FAHN, 1990).

Nalgumas espécies, o cálice *(e.g., Physalis peruviana)* ou mesmo a corola *(e.g., Swintonia)* são **acrescentes**, ou seja, desenvolvem-se muito acentuadamente a seguir à fecundação, e nestes casos a abcisão das sépalas ou das pétalas é muito retardada. Noutros casos *(e.g., Trifolium campestre)*, o cálice ou a corola são **marcescentes**, e embora não cresçam a seguir à fecundação, as suas peças murcham permanecendo presas ao pedúnculo floral dado que não se forma uma camada de abcisão ou esta apenas se forma muito tardiamente.

Pelo contrário, em certas espécies, caso das papoilas *(Papaver spp.)*, as sépalas são muito cedo caducas, no estado de botão floral, devido à formação precoce da respectiva camada de abcisão.

Finalmente, em certas espécies, os elementos do perianto são muito precocemente caducos e é muito invulgar a forma como se faz a "abertura" das suas flores OLIVEIRA (1991). Assim, por exemplo, em *Cleistocalyx*, os lobos do cálice apresentam-se concrescentes formando um capuz que envolve no ápice o botão floral e que se destaca por inteiro. Nas Marcgraviaceae o mesmo acontece em relação à corola. E, em *Eucalyptus*, as pétalas são pelo menos em parte concrescentes com as sépalas e o conjunto do perianto solta-se sob a forma de um opérculo (abcisão circum-séssil do perianto.

# CASOS PARTICULARES

Em algumas espécies, na sua maioria tropicais, as flores isoladas ou em inflorescências, desenvolvem-se sobre as folhas, designando-se por **flores** ou **inflorescências epífilas**. Trata-se de uma designação em sentido lato já que inclui as inflorescências **suprapeciolares**, epífilas (*sensu stricto*), **epiraquidiais** e **hipófilas,** consoante as flores se inserem respectivamente, sobre o pecíolo, página superior do limbo, ráquis ou página inferior do limbo.

Embora se tenha chegado a por em causa se se tratava verdadeiramente de folhas ou antes de caules foliáceos (cladódios) o certo é que é hoje largamente aceite que se trata de facto de folhas.

Tem-se posto então a questão de saber se as flores são mesmo de origem foliar ou antes de origem axial (caulinar) mas cujo pedúnculo se encontra adnado aos tecidos da folha.

Em certos casos, conforme referem METCALFE & CHALK (1989) foi possível mostrar que os primórdios florais se localizavam inicialmente na axila das folhas e que só mais tarde, as flores foram "arrastadas" para o limbo. O estudo anatómico da estrutura vascular do pedúnculo floral, pecíolo foliar e mesófilo, revela nalguns casos (e.g., inflorescências hipófilas de *Erythochiton* spp.) que o pedúnculo da inflorescência se encontra adnado ao limbo foliar. Noutros casos existe uma coalescência congénita entre o pecíolo foliar e o pedúnculo floral (e.g., inflorescências suprapeciolares de *Mocquerysia multiflora*). Em ambos os casos as flores parecem ter natureza caulinar, apenas acontecendo que o eixo onde se inserem (pedúnculo, ráquis) se apresenta adnado ou coalescente com os tecidos da folha. Note-se, que uma situação um tanto semelhante diz respeito às flores das tílias (*Tilia* spp.) em que o pedúnculo da inflorescência é adnado em parte com a nervura média da bráctea de modo que as flores parecem inserir-se nas brácteas.

Outra situação muito diferente diz respeito ao caso de certas flores ou inflorescências que parecem ser mesmo de origem foliar pois os estudos anatómicos não revelam a existência de um eixo que embora concrescente com os tecidos da folha estabeleça a sua ligação preferencial ao caule. Tal é o caso, por exemplo, das inflorescência epífilas de *Phyllonoma* e *Helwingia*. Refira-se ainda que no que se refere a algumas espécies, os resultados, sobre a natureza foliar ou caulinar das folhas, são aparentemente contraditórios. METCALFE & CHALK (1989).

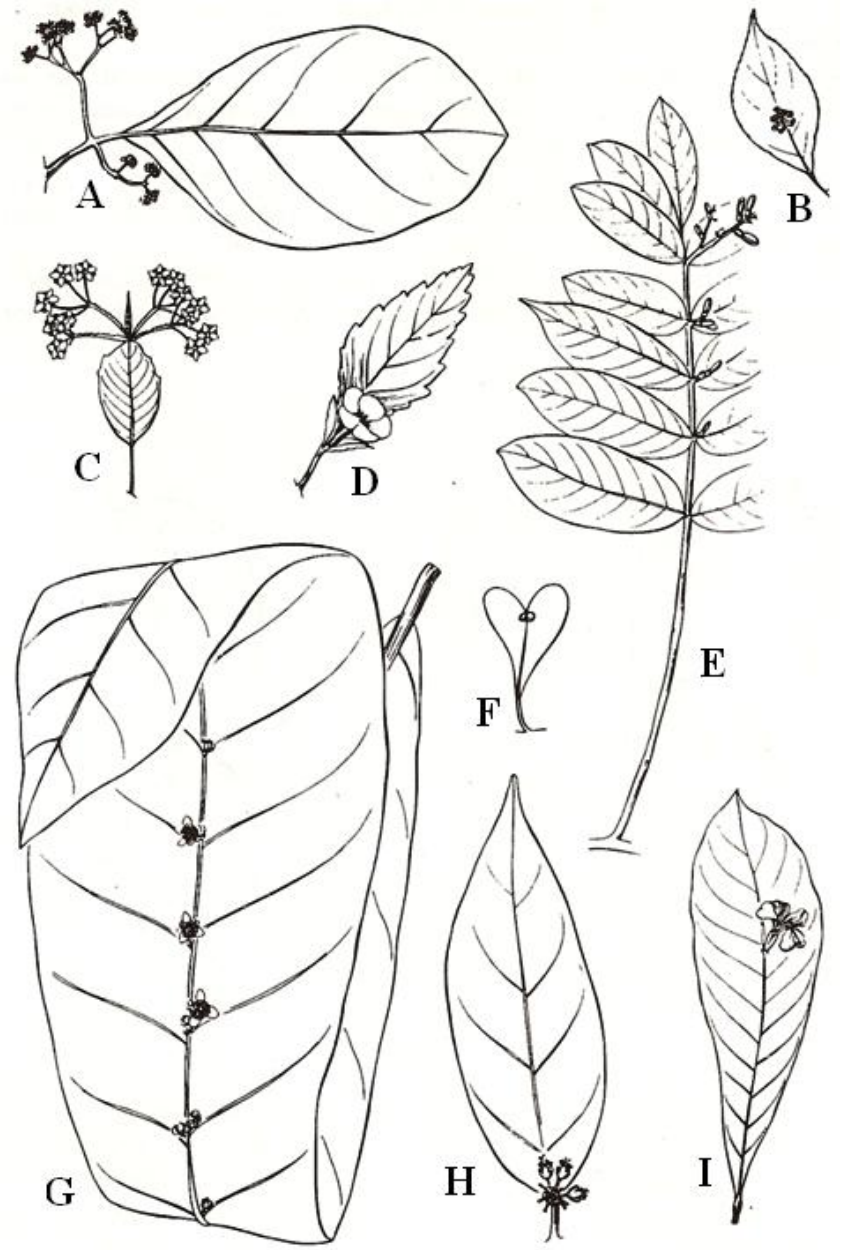



**FIGURA** 494 – Diagrama representando várias inflorescências epífilas: A, inflorescências **epipeciolares** em *Dichapetalum latifolium;* B, inflorescência epífila em *Helwingia japonica;* C, inflorescências **epífilas** em *Phyllonoma laticuspis;* D, inflorescência epipeciolar, provida de brácteas em *Turnera ulmifolia;* E, inflorescência **epiraquidial** em folha composta de *Chisocheton pohlianus;* F, inflorescência inserida no ápice emarginado da folha em *Polycardia phyllanthoides;* G, inflorescência epífila em *Phyllobotryon spathulatum;* H, inflorescência inserida na junção do pecíolo com o limbo em *Tapura latifolia;* I, inflorescência **hipófila** em *Erythrochiton hypophyllanthus.* METCALFE & CHALK (1989).

# 10. O FRUTO

O conceito de fruto tem sido objecto de ampla discussão. Em nossa opinião o fruto deve ser, em rigor, interpretado como o resultado do desenvolvimento (maturação) do ovário a seguir à fecundação. É claro que nalguns casos ao ovário propriamente dito estão desde logo associadas estruturas extracarpelares, como sejam, por exemplo, o hipanto (nos ovários ínfero e semi-ínfero), e brácteas. Considera-se correcto incluí-las como fazendo parte do fruto, pelo facto de virem a desenvolver-se em conjunto com os carpelos.

As gimnospérmicas pelo facto de não apresentarem ovários, já que os carpelos são abertos (e as sementes encontram-se a descoberto), não apresentam em rigor frutos, mas antes frutificações (OLIVEIRA, 1991).

O fruto compreende um pericarpo que pode apresentar um desenvolvimento maior (frutos carnudos) ou menor (frutos secos) e no seu interior as sementes.

Alguns frutos, originados por partenocarpia, são desprovidos de sementes (aspérmicos), já que não se dando a fecundação dos óvulos estes não se transformam em sementes (e.g., algumas cultivares de videira, bananeira, laranjeira).

Também pode acontecer que um fruto seja formado de vários frutos parciais ou frutículos (caso dos frutos múltiplos, originados nos gineceus multipistilados) ou associarem-se muito intimamente os vários frutos, com origem nas várias flores de uma inflorescência, para constituírem um só fruto agregado ou infrutescência (ananás, figo). De facto existem muitos tipos de frutos e a sua classificação é um tema que tem sido bastante abordado (OLIVEIRA, 1991; SPJUT, 1994; BOJNANSKY & FARGASOVÁ, 2007), mas que sai fora do âmbito deste trabalho.

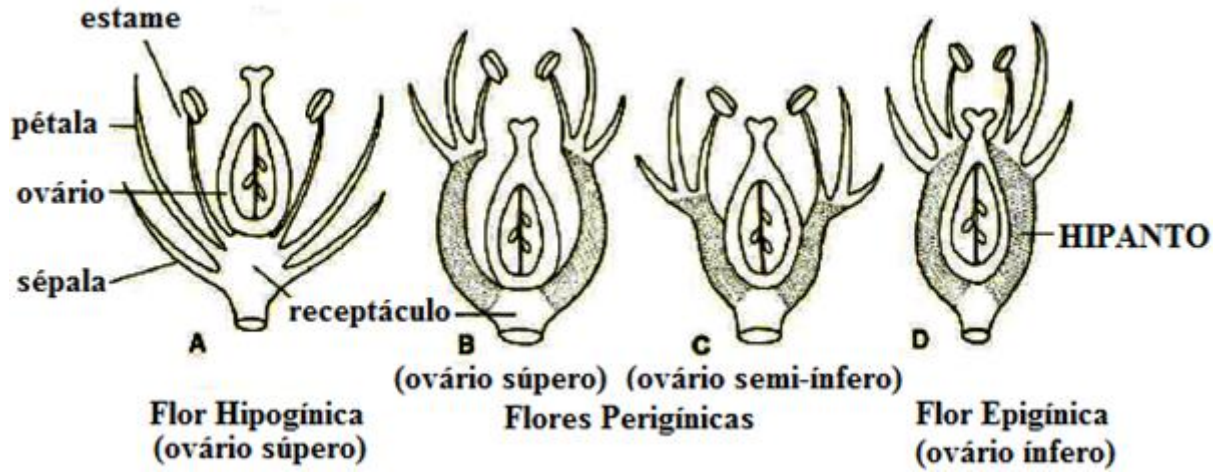



**FIGURA** 495 – Esquema que pretende ilustrar a origem do fruto (epicarpo) tendo em conta o tipo de ovário em que teve origem. Nas flores com ovário supero, quer se trate de flores hipogínicas quer perigínicas (A-B), o fruto tem origem apenas nos tecidos da ovário. Nas flores com ovário semi-ínfero (C), o fruto tem origem parcialmente em tecidos exteriores à parede do ovário, ou seja, em parte, no hipanto. Nas flores com ovário ínfero (D), o fruto tem origem tanto na parede do ovário como no tubo do hipanto.

## A FORMAÇÃO DO FRUTO

Para a formação do fruto contribui normalmente apenas o ovário. O estilete e/ou estigmas persistentes ou mesmo acrescentes, fazem parte integrante de alguns frutos (*e.g.*, *Ranunculus*, *Anemona* ...).

É frequente o fruto conservar o mesmo número de lóculos do ovário, mas nalguns casos verifica-se uma redução do seu número (*Quercus, Castanea* ) ou inversamente um acréscimo (Cruciferae).

Relativamente às outras partes florais, como sejam as sépalas, as pétalas, os estames, o pedúnculo e o receptáculo florais, elas normalmente caem ao solo. Menos frequentemente algumas destas estruturas extracarpelares desenvolvem-se bastante a seguir à fecundação vindo a contribuir para a formação da parte comestível do fruto, pericarpo "sensu lato":

- o perianto torna-se carnudo e comestível, caso do ananás *(Ananas comosus);*
- o receptáculo da inflorescência, caso da figueira *(Ficus carica);*
- as brácteas e o próprio eixo da inflorescência tornam-se carnudos, caso do ananás.

- o receptáculo floral tornam-se acrescente, carnudo e comestível (carpóforo), caso do morangueiro *(Fragaria vesca).*

- o próprio pedúnculo floral a seguir à fecundação torna-se extraordinariamente grande, carnudo e comestível, caso do cajueiro *(Anacardium occidentale).*

- na macieira para a contribuição do pericarpo do fruto contribuem sobremaneira os tecidos do hipanto. O mesmo acontece na generalidade dos frutos originados ovários ínferos (flores epigínicas). E designando-se os frutos, com maior precisão, por **pseudofrutos**.

As características anatómicas do fruto dependem em grande parte das características particulares do gineceu em que se originam mas também da natureza e intensidade das modificações histológicas a que foram sujeitos os ovários. Assim, por exemplo, no que respeita á vascularização do fruto, embora ela seja no fundamental, como regra pouco diferente da vascularização da parede do ovário, a verdade é que todo o sistema vascular é normalmente reforçado: a) por um aumento de diâmetro dos feixes em virtude dum crescimento primário e/ou secundário; b) por alongamento primário dos feixes existentes e formação de ramificações nestes.

Este processo é tanto mais evidente e necessário quanto maior for a diferença entre o tamanho do ovário e o tamanho do fruto. Em certos casos o fruto é 200-300 vezes maior que o ovário.

Como em todos os restantes órgãos o crescimento do ovário apresenta duas componentes; divisão celular (meresis) e aumento de tamanho das células (auxesis). De um modo geral a divisão celular é relativamente cedo substituída pela fase de mero aumento de tamanho das células. Nalguns frutos, caso do tomate, tem mesmo sido referido que o aumento de tamanho do fruto se deve essencialmente ao crescimento das células já que o número total de células crê-se que não aumente significativamente a seguir à fecundação ROTH (1977).

Em certos casos o aumento de tamanho das células é extraordinariamente grande. Na melancia *(Citrullus vulgaris)*, por exemplo, o aumento de tamanho das células é tão intenso que estas chegam a atingir 50 mm, tornando-se claramente visíveis a olho nu. E, ROTH (1977), estima que no melão *(Cucurbita pepo)*, algumas das células parenquimatosas do endocarpo aumentem de volume cerca de um milhão de vezes.

Em termos gerais pode dizer-se que existem três tipos de evolução distintos; um, em que o parênquima fundamental do ovário mantém mais ou menos a sua estrutura normal parenquimatosa (frutos carnudos); outro, em que na sua maior parte ele se torna esclerenquimatoso (frutos secos); e um terceiro, em que uma boa parte do pericarpo do fruto se apresenta carnuda, enquanto as camadas mais internas, são constituídas por esclerênquima na forma de um "caroço" (frutos semi-carnudos).

Tem-se por outro lado constatado (FAHN, 1990, ESAU, 2002) que existe normalmente uma estreita relação entre a estrutura histológica do pericarpo dos frutos e o tipo de deiscência que estes apresentam. Basta referir, como exemplo que a generalidade dos frutos carnudos são indeiscentes.

Nalguns frutos o crescimento dos carpelos após a fecundação não é uniforme havendo casos em que um ou mais carpelos (carpelódios) não chegam a desenvolver-se. Estes frutos tendem a apresentar simetria dorsiventral. Tratando-se de frutos originados a partir de gineceus apocárpicos este fenómeno tem como consequência a **heteromericarpia**.

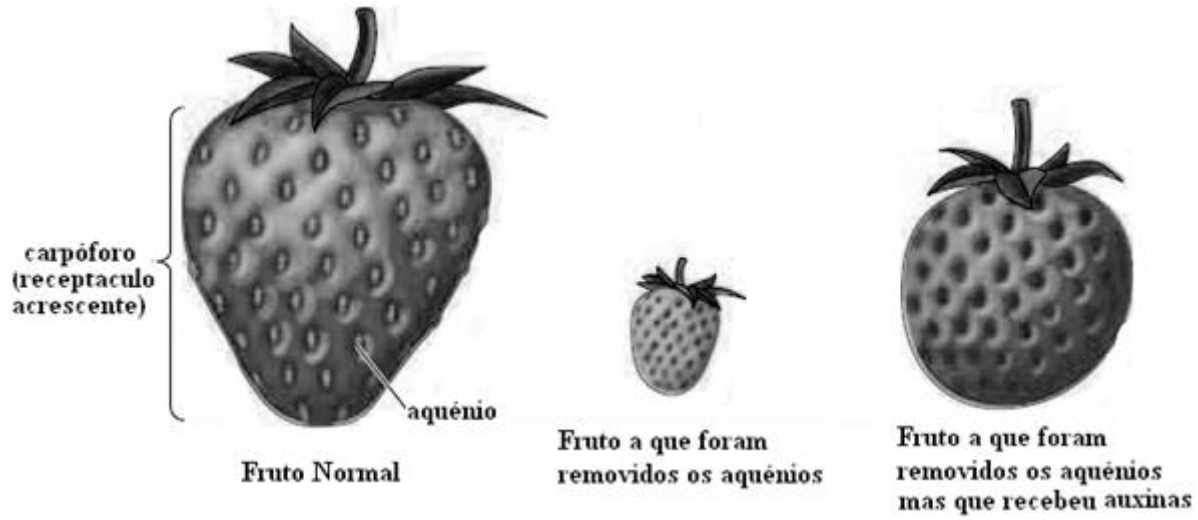



**FIGURA** 496 – O morango (*Fragaria vesca*) é um fruto múltiplo de aquénios cujos frutículos se formam sobre um carpóforo carnudo (parenquimatoso), **acrescente**, dado que se desenvolve bastante a seguir à fecundação e como consequência dessa mesma fecundação. No fruto ao qual foram removidos os aquénios o carpóforo quase não se desenvolveu, mas quando foram ministradas artificialmente auxinas o fruto teve um desenvolvimento praticamente normal. TAIZ & ZEIGLER (2002).

O ovário é constituído por carpelos pelo que o crescimento tem alguma semelhança com o crescimento foliar. O crescimento apical dos carpelos é na maior parte dos casos bastante efémero sendo substituído pela actividade dos meristemas basal e intercalar. Em frutos muito alongados o crescimento marginal dos carpelos é de menor importância tendo em contrapartida sido referida a existência de um **meristema medular** ("rib-meristem"). Em frutos com um diâmetro apreciável tem sido referida a actividade de duas regiões meristemáticas, um **meristema dorsal** e outro **meristema ventral** que são responsáveis pelo significativo acréscimo de diâmetro ROTH (1977).

Dado que o ovário é constituído por carpelos, normalmente considerados como folhas modificadas, não se assiste em regra à formação de câmbio. No entanto, conforme refere ROTH (1977), nalguns frutos, caso da espécie *Achras sapota*, os feixes dispõem-se num anel, assistindo-se mais tarde à formação de um anel cambial, compreendendo câmbio intrafascicular e interfascicular, cuja actividade, no que respeita à produção de tecidos condutores secundários é contudo bastante limitada.

Nos frutos de algumas espécies, em particular das cucurbitáceas, um invulgar desenvolvimento pós-fecundação das placentas contribui grandemente para o pericarpo do fruto. O mesmo acontece com a formação dos falsos septos, de origem placentária, nas crucíferas.

O crescimento do fruto é controlado hormonalmente. Crê-se que as auxinas libertadas pelo tubo polínico constituam o primeiro estímulo para o desenvolvimento do ovário. Posteriormente, o estímulo prolongar-se-ia através das hormonas produzidas pelas sementes em crescimento. Os compostos hormonais já identificados em frutos em crescimento e cujo papel varia ao longo das diferentes fases são auxinas, giberelinas, ácido abcísico, citocininas e etileno.

Em certas espécies a fecundação estimula não só o desenvolvimento do ovário mas igualmente e de forma muito pronunciada o crescimento de outras partes florais que ficam a envolver o fruto (caso das sépalas acrescentes do tomate-capucho, *Physalis peruviana).* Nos frutos de outras espécies trata-se de expansões aladas que contribuem de forma significativa para a sua dispersão, caso das sépalas acrescentes, aladas, das dipterocarpáceas; das brácteas aladas das *Engelhardia* spp.; das pétalas acrescentes, aladas, das *Swintonia* spp., e do estilete acrescente, alado de algumas espécies de *Ventilago.*

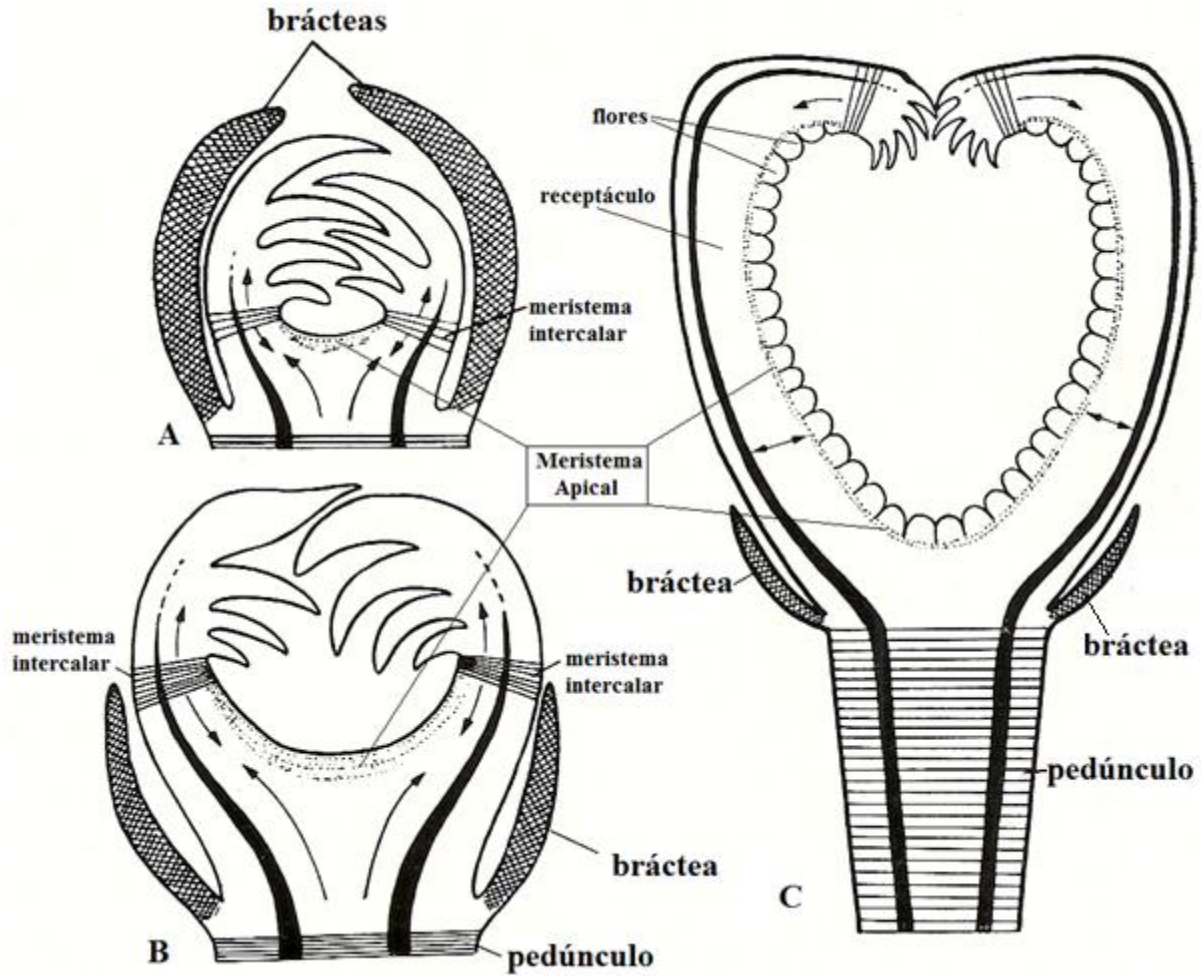



**FIGURA** 497 – A-C, diagrama representando fases sucessivas do desenvolvimento de um sícono, fruto agregado (sinantocárpico) da figueira (*Ficus carica*). As setas indicam o sentido do crescimento, ou seja, as direcções segundo as quais novas células estão sendo produzidas. ROTH (1977).

## AMADURECIMENTO E SENESCÊNCIA

O amadurecimento dos frutos é normalmente controlado pela produção de etileno que desencadeia um aumento da actividade respiratória, num estádio que é conhecido pela designação de **climatérico**. As alterações associadas ao amadurecimento são normalmente o amolecimento e alterações na cor e sabor. Elas resultam da solubilização da lamela média das células, da hidrólise de polissacaridos em açucares mais simples e do desenvolvimento de compostos aromáticos diversos.

Nos frutos secos e semi-carnudos o amadurecimento representa também a morte das células do esclerênquima e no caso dos frutos deiscentes a activação do mecanismo de deiscência.

A última fase da vida dos frutos diz respeito à senescência. Nesta fase, a par de profundas alterações a nível bioquímico pode dizer-se que do ponto de vista histológico se assiste à dissolução e/ou rotura da parede celular com consequente extravasão do conteúdo celular (STERN *et al.*, 2010).

# MECANISMOS DE DEISCÊNCIA

Em muitos frutos deiscentes o pericarpo pode desenvolver tecidos especiais, que actuam no mecanismo de deiscência. Em muitos frutos é possível delimitar muito precocemente, ainda no ovário, tecidos precursores da zona de deiscência desses frutos.

A linha de deiscência pode formar-se em locais bastante diversos, como sejam, por exemplo, ao longo da união dos carpelos (vagem); ao longo da união dos dois bordos do carpelo e também ao longo da sua nervura média (siliqua); pela formação de poros (cápsula poricida); através duma área circular abrangendo todos os carpelos (pixídio). O certo é que histologicamente, a linha de deiscência, é normalmente observável numa fase mais ou menos tardia da maturação dos frutos deiscentes.

De um ponto de vista anatómico importa distinguir duas situações:

1) os casos em que a deiscência significa a **separação ao longo de suturas naturais**, ou seja, ao longo das linhas de contacto marginal ou lateral entre os carpelos. Este tipo de deiscência é considerado primitivo e é típico dos frutos septicidas.

2) os casos em que a deiscência tem por base a **ruptura de partes do próprio carpelo** e é precedida do desenvolvimento secundário de linhas ou áreas de enfraquecimento mecânico. Normalmente muito semelhantes à camada de separação que se forma para a abcisão foliar e que compreendem células frequentemente túrgidas e que começam por apresentar amolecimento da lamela média e paredes primárias, que mais tarde são dissolvidas.

Este tipo de deiscência é considerado derivado do anterior e é típico dos frutos poricídas, valvulicídas, circum-sésseis, ... etc.

O mecanismo de deiscência propriamente dito é normalmente controlado ou activado por um dos dois processos que seguem:

1) **movimentos higroscópicos** de células mortas como resposta a alterações no seu estado de hidratação. Em geral a hidratação seguida mais tarde de desidratação, provoca uma resposta diferenciada de um grupo de células que são então responsáveis pela rotura do pericarpo;

2) pressão exercida sobre a região de deiscência pelo próprio desenvolvimento do pericarpo e/ou devido ao crescimento das sementes. Este tipo de deiscência pressupõe a formação de um **tecido de turgescência**, constituído por células vivas altamente elásticas e capazes de exercerem uma forte pressão sobre os tecidos adjacentes. Alguns destes frutos têm deiscência explosiva, espectacular, caso dos pepónios espermabólicos do pepino-de-são-gregório *(Ecballium elaterium)*.

Relativamente aos frutos indeiscentes deve referir-se que existem alguns em que apesar de tudo, na maturação se verifica — devido ao desenvolvimento de linhas ou áreas de enfraquecimento mecânico — uma divisão do fruto em pequenas porções (artículos), ficando assim facilitada a sua disseminação. Trata-se dos **frutos lomentáceos** (vagens e silíquas lomentáceas) de algumas fabáceas e crucíferas.

Muito mais invulgares são os **craspédios** característicos de algumas *Mimosa* spp., em que o fruto se decompõe na maturação em segmentos monospérmicos, indeiscentes, mas mantendo-se na planta o "esqueleto" do fruto, formado pela nervura média e sutura ventral do carpelo (OLIVEIRA, 1991).

Noutras fabáceas *(e.g., Pithecellobium multiflorum* e *Plathymenia foliosa)*, o epicarpo e o mesocarpo são deiscentes formando ao abrir as duas valvas características, enquanto o endocarpo permanece fechado e só mais tarde se apresenta septado transversalmente como se de um verdadeiro lomento se tratasse.

Nas acantáceas os frutos, deiscentes, apresentam um dispositivo especial, o **ejaculador**, que permite projectar as sementes à distância.

Nalguns frutos o mecanismo de deiscência é activado incompreensivelmente de forma muito precoce. Tal é, por exemplo, o caso dos frutos de *Anchietea* (Violaceae) que abrindo muito cedo, continuam depois a crescer mas com as sementes expostas. Em *Caulophyllum* e *Gymnospermium*, as sementes ficam também expostas antes de terem completado a sua maturação, já que o pericarpo do fruto se desagrega muito cedo.

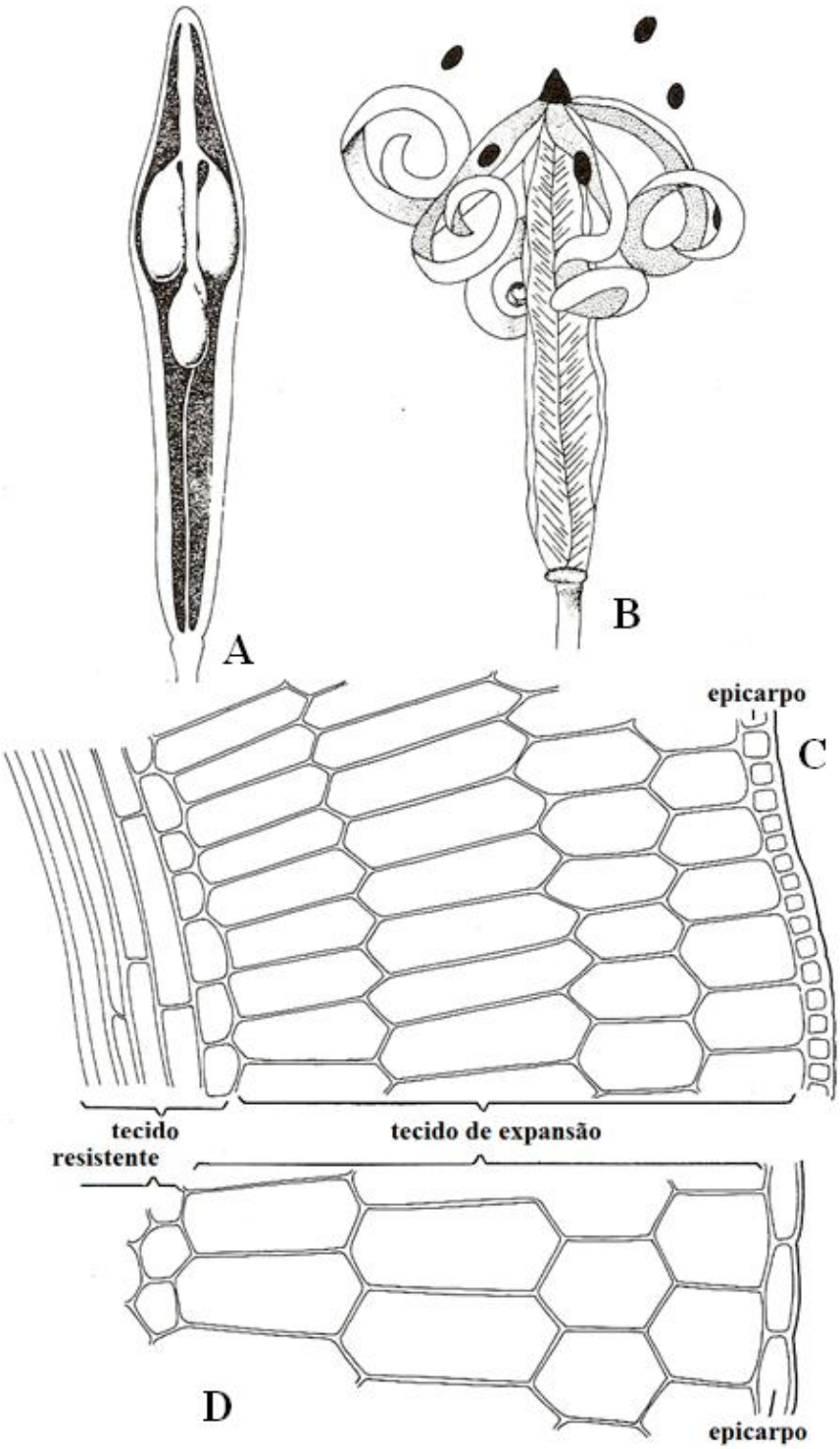



**FIGURA** 498 – Cápsula com deiscência explosiva de *Impatiens* sp.: A, corte longitudinal de um fruto intacto; B, aspecto geral de um fruto em que já se verificou a deiscência explosiva das suas sementes. As valvas apresentam-se retorcidas; C-D, cortes longitudinal e transversal, respectivamente, na região do pericarpo para evidenciar a presença dos **tecidos de expansão** e de **resistência**. Na região basal do fruto com a sua maturação começam a desenvolver-se tensões entre um tecido mais externo que apresenta potencial de expansão e um tecido mais interno que oferece resistência a estas mesmas forças de expansão. Na completa maturação o **tecido de abcisão** localizado na região sutura dos carpelos rompe-se pelo que as valvas se recurvam com extrema brusquidão expelindo com violência as sementes. FAHN (1990).

# 10.1. HISTOLOGIA DO PERICARPO

Na maioria dos frutos podem observar-se na maturação, no pericarpo, três camadas distintas, do exterior para o interior:

a) **epicarpo** ou **exocarpo**, originado na epiderme externa do ovário e compreendendo no fruto apenas a epiderme deste ou a epiderme e algumas assentadas subjacentes de células;

b) **mesocarpo**, com origem no parênquima das folhas carpelares;

c) **endocarpo**, com origem normalmente na epiderme interna dos carpelos.

## — EXOCARPO

O exocarpo é geralmente constituído por uma epiderme unisseriada de células vivas, mais ou menos isodiamétricas ou então alongadas. A parede tangencial externa das células apresenta-se normalmente cutinizada e impregnada com ceras.

Os **estomas** encontram-se frequentemente presentes e embora normalmente em baixo número apresentam geralmente maiores dimensões que os estomas foliares da mesma espécie. Em certos frutos (e.g., *Aesculus* spp., *Cucurbita* spp., *Arachis hypogaea),* os estomas são mais tarde substituídos por **lenticelas** pois a epiderme é também substituída tardiamente por uma **periderme** de células suberizadas, isto em consequência não de um engrossamento secundário mas de um sensível aumento de diâmetro do pericarpo com tecidos primários.

Em *Achras zapopa,* a periderme forma-se muito precocemente a partir de uma **felogene** com origem subepidérmica.

Nalguns casos o epicarpo é constituído por células esclerificadas.

Tricomas com diferentes formas e funções (inclusive secretoras) podem encontrar-se presentes.

As células do exocarpo contêm antocianinas e outros pigmentos responsáveis pela intensa coloração de certos frutos.

Os frutos de algumas espécies *(e.g., Amygdalus communis)* apresentam um exocarpo multisseriado.

## — MESOCARPO

O mesocarpo apresenta constituição histológica muito variável. É normalmente bem desenvolvido nos frutos carnudos e semi-carnudos apresentando-se constituído por um parênquima normalmente bastante rico em água.

Nos frutos jovens o parênquima subepidérmico pode ser do tipo clorofilino e como tal participar activamente na função fotossintética.

Muitos frutos carnudos e semi-carnudos *(e.g. Ribes spp., Berberis spp.)* apresentam uma hipoderme colenquimatosa ou constituída por fibras ou escleritos, como acontece em muitos frutos secos.

As células do colênquima subepidérmico estão normalmente envolvidas no processo de deiscência.

O mesocarpo dos frutos de algumas plantas aquáticas apresenta um aerênquima bem desenvolvido ou um tecido parenquimatoso cujas células mortas se apresentam repletas de ar.

Dado que o fruto resulta do desenvolvimento dos carpelos, a sua vascularização reflecte a forma como os feixes vasculares se distribuem no ovário, aspecto já abordado, embora de forma sucinta, no capítulo anterior.

O mesocarpo pode ainda apresentar estruturas secretoras internas bastante diversas: células ou idioblastos secretores (*e.g., Piper* spp., *Myristica* spp.); câmaras secretoras (*e.g, Citrus* spp.); canais secretores (*e.g.*, muitas mirtáceas) e laticíferos *(e.g., Achras sapota).* Os produtos de secreção são igualmente bastante diversos; taninos, óleos, mucilagens, cristais, resinas, látex.

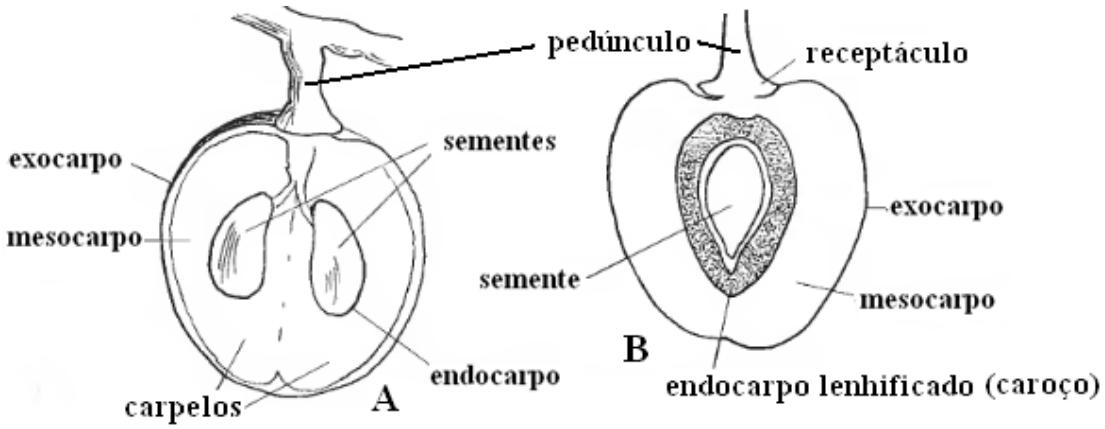



**FIGURA** 499 – Cortes longitudinais de uma uva (baga) e de uma cereja (drupa).

As partes mais internas do mesocarpo, sobretudo dos frutos secos e semi-carnudos pode apresentar esclerênquima, quer na forma de fibras, quer na de escleritos. O caso mais conhecido diz respeito ao caroço dos

frutos semi-carnudos, mas o mesocarpo de muitos outros frutos, inclusive carnudos, pode apresentar como idioblastos escleritos (células pétreas) e/ou fibras.

No caso do mesocarpo do coqueiro *(Cocos nocifera)* as fibras, muito abundantes, chegam a atingir o tamanho de 1mm, cada.

Ao invés dos frutos carnudos, nos frutos secos o mesocarpo é geralmente muito pouco desenvolvido.

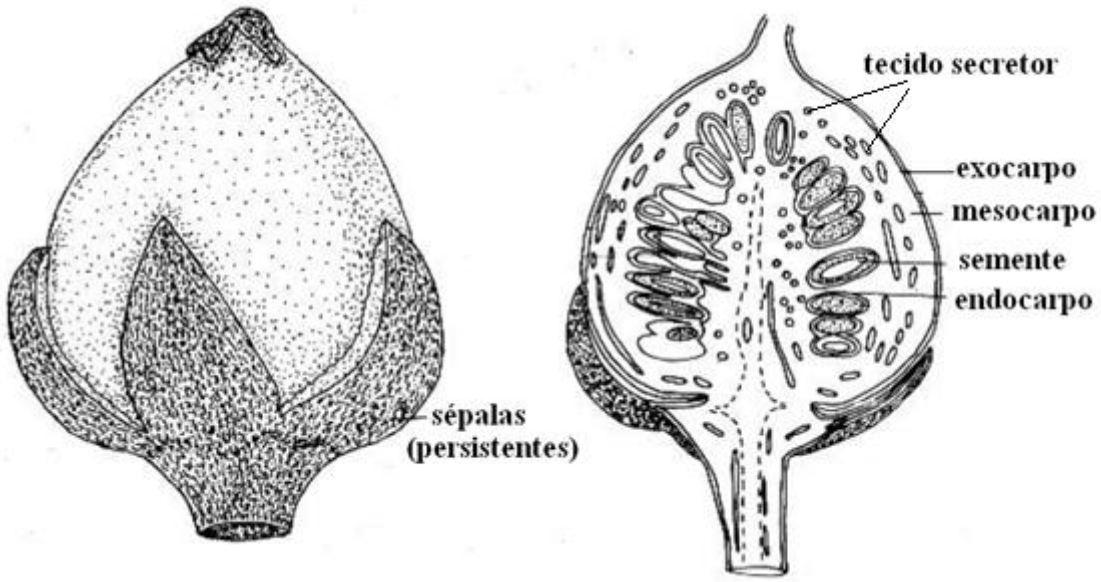



**FIGURA** 500 – Aspecto externo e corte longitudinal de uma baga de *Vismia guianensis*, cujo pericarpo apresenta câmaras de tecido secretor de compostos fenólicos. A sua presença desencoraja o consumo dos frutos pelos herbívoros podendo a maturação das sementes prosseguir geralmente com sucesso. APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006)

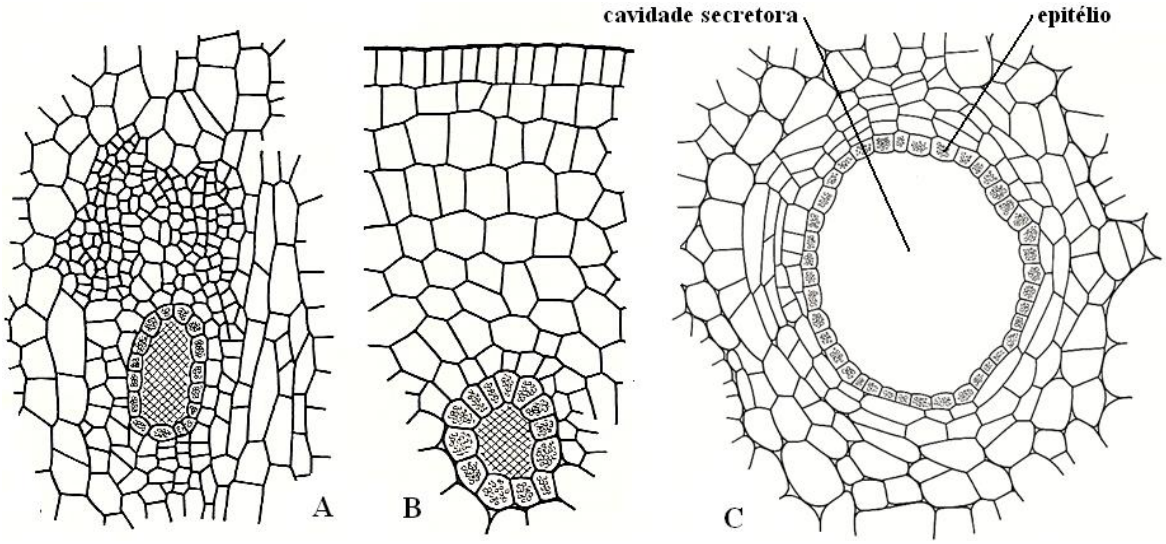



**FIGURA** 501 – Desenvolvimento de uma cavidade secretora num fruto do abacateiro, *Anacardium occidentale*: A-B, a cavidade secretora apresenta um epitélio constituído por 16 células e mais próximo do epicarpo do fruto observam-se divisões periclinais das células de parênquima do mesocarpo que parece já perfeitamente diferenciado em B; C, cavidade secretora madura com epitélio constituído por 40 células. ROTH (1977).

## — ENDOCARPO

Enquanto o exocarpo tem a função de assegurar a protecção mecânica e fisiológica do pericarpo, o endocarpo não tem geralmente uma evidente função de protecção das sementes à excepção dos **frutos semi-carnudos**, também conhecidos por frutos com caroço, em que o **endocarpo multisseriado e esclerificado ou lenhificado** conjuntamente com as camadas mais internas do mesocarpo assegura a protecção das sementes.

Os escleritos possuem paredes secundárias espessas, muito lenhificadas, com numerosas pontuações simples, que podem ser ramificadas ou não. Têm forma muito variável e designam-se escleritos: a) **fibriformes**, quando têm forma de fibra, ramificada ou não; b) **colunares**, fazem lembrar colunas e podem apresentar pequenas ramificações terminais. São frequentes no mesofilo de plantas xerófitas; c) **osteoescleritos**, assemelham-se a um osso. São frequentes no tegumento de sementes e no mesofilo de espécies xerófitas; d) **astroescleritos**, ramificados e estrelados; e) **tricoescleritos**, semelhantes a pêlos ramificados. Ocorrem nas câmaras aeríferas, das folhas de *Nymphaea* spp, *Nymphoides indica* e da oliveira *(Olea europaea)*; f) **macroescleritos**, ou **células de Malpighi**, frequentemente colunares e formando uma camada em paliçada no tegumento das sementes de leguminosas; g) **braquiescleritoss**, ou células pétreas, com forma mais ou menos isodiamétrica, desenvolvem-se a partir de células de parênquima. Frequentes no pericarpo de alguns frutos carnudos, caso da pêra (*Pyrus malus)* e do marmeleiro *(Cydonia oblonga*).

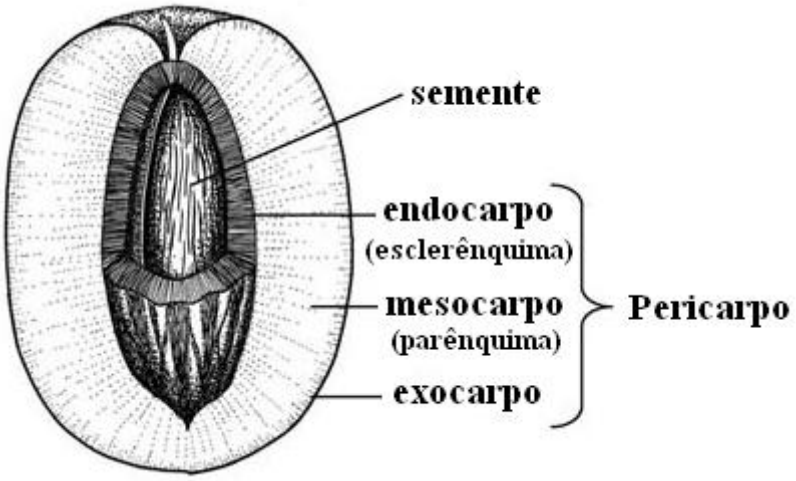



**FIGURA** 502 – Corte transversal de uma azeitona, fruto semi-carnudo da oliveira, *Olea europaea* L.

O endocarpo é normalmente unisseriado e constituído por células com características semelhantes às da epiderme dos restantes órgãos aéreos diferenciando-se no entanto desta por uma cutícula muito pouco espessa e ausência geralmente de estomas.

Os estomas quando presentes são geralmente desprovidos de câmara estomática o que tem levado alguns autores a supor que funcionariam como hidátodos ROTH (1977).

Os frutos de muitas espécies apresentam um endocarpo multisseriado não lenhificado nem esclerificado (*e.g.*, muitas leguminosas, rutáceas e simarubáceas) ou pelo contrário lenhificado ou esclerificado (*e.g.*, frutos semi-carnudos das prunóideas).

Em casos muito pouco frequentes *(e.g. Myristica fragrans)* as células do endocarpo deixam entre si evidentes espaços intercelulares. E em *Platonia insignis*, o endocarpo é parenquimatoso encontrando-se fortemente aderente à semente e separado do resto do pericarpo.

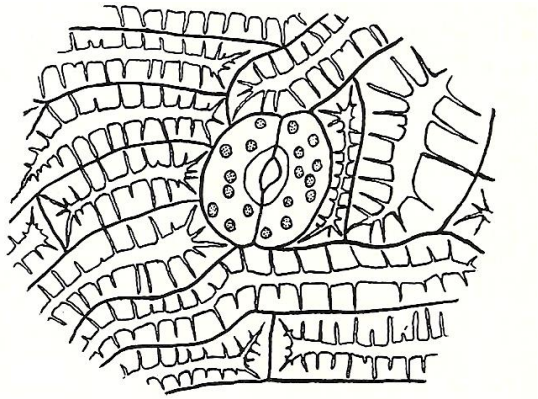


**FIGURA** 503 – Pormenor do endocarpo de um fruto de *Vaccinium corymbosum*, em que é possível observar um estoma. ROTH (1977).

Nalgumas espécies o endocarpo apresenta pêlos ou tricomas que podem ter, forma, desenvolvimento e funções diversas. No hesperídio dos citrinos o endocarpo apresenta-se revestido internamente por pêlos que crescem bastante e se tornam carnudos a seguir à fecundação, constituindo a parte comestível do fruto.

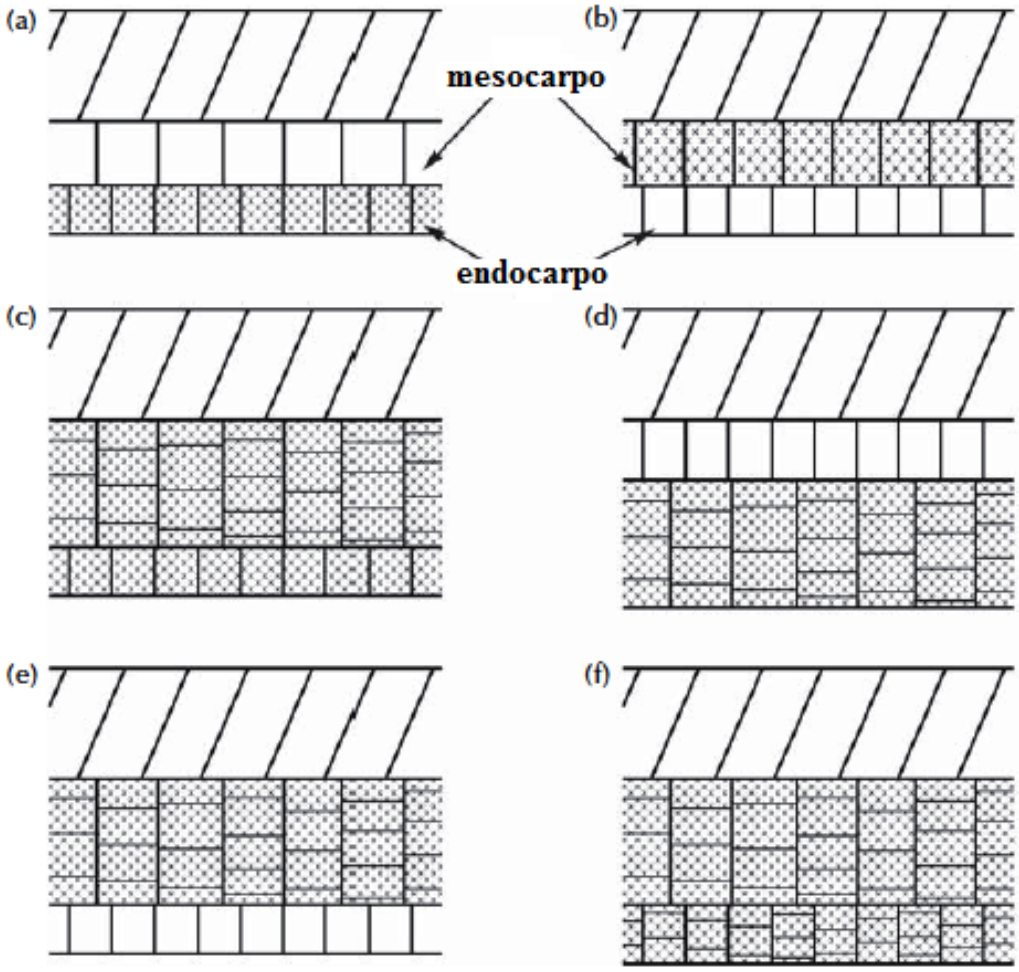



**FIGURA** 504 – A-F, diferente origem do caroço nos frutos semi-carnudos: a, endocarpo unisseriado; b, mesocarpo unisseriado; c, mesocarpo multisseriado e endocarpo unisseriado; d, endocarpo multisseriado; e, mesocarpo multisseriado; f, endocarpo e mesocarpo multisseriados. Adap. ROTH (1977).

# 10.2. FRUTOS SIMPLES

Os **frutos simples**, têm origem em gineceus **unipistilados**, ou seja, no único ovário de uma só flor.

## 10.2.1. FRUTOS CARNUDOS

Tem-se observado que o grande aumento de volume do ovário que está na origem deste tipo de fruto se fica a dever numa primeira fase a intensa multiplicação celular e posteriormente a um aumento de volume das células recém-formadas.

Frequentemente, além da parede dos carpelos, também as placentas e os septos do ovário se tornam carnudos (parênquima de reserva).

Na maioria dos frutos carnudos o epicarpo é formado de células de parede primária delgada e com cutícula bem desenvolvida.

O mesocarpo e o endocarpo apresentam-se carnudos pois são inteiramente constituídos por parênquima de reserva. As suas células podem conter certos pigmentos que lhes conferem cores variadas. O endocarpo nalguns casos (*e.g.*, pomos das pomóideas) apresenta-se cartilaginoso.

O epicarpo nalguns frutos compreende algumas assentadas de células colenquimatosas com paredes um pouco espessadas.

A epiderme externa dos frutos carnudos é normalmente o tecido de protecção que persiste durante toda a sua vida mas em certos frutos tropicais (*e.g.*, *Aesculus, Cucumis*) forma-se uma periderme bem distinta.

Alguns exemplos:

- **hesperídio dos citrinos (*Citrus* )**

O exocarpo amarelo, é compacto, colenquimatoso e com muitas câmaras secretórias (óleos essenciais); o mesocarpo, branco, é brando; o endocarpo apresenta-se dividido em câmaras (gomos) que se apresentam revestidas internamente por pêlos suculentos, carnudos, comestíveis.

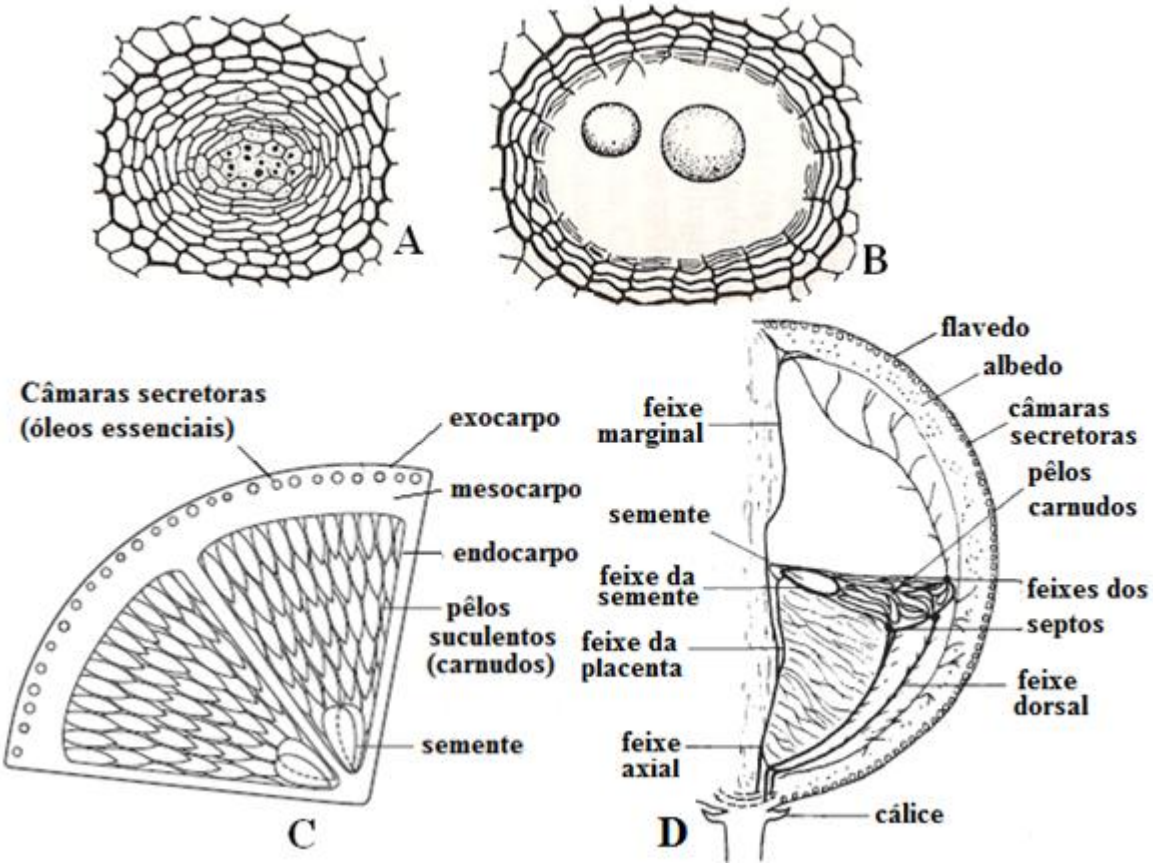



**FIGURA** 505 – *Citrus vulgaris*, laranjeira: A-B, câmara secretora de óleos essenciais do mesocarpo do fruto, antes (A) e depois da lisogénese; C, corte transversal parcial de uma laranja, hesperídio; C, corte longitudinal. Adap. STRASBURGER (1994).

- **pepónio das cucurbitáceas (melão, melancia ...)**

Trata-se de um pseudo-fruto (originado num ovário ínfero) e como tal, para a formação do pericarpo contribuem também os tecidos do hipanto floral.

O epicarpo compreende a epiderme externa e uma camada de colênquima; o mesocarpo é constituído por parênquima que em muitos casos é provido de cloroplastos; o endocarpo é inteiramente formado por parênquima cujas células têm paredes muito delgadas e se apresentam bastante túrgidas.

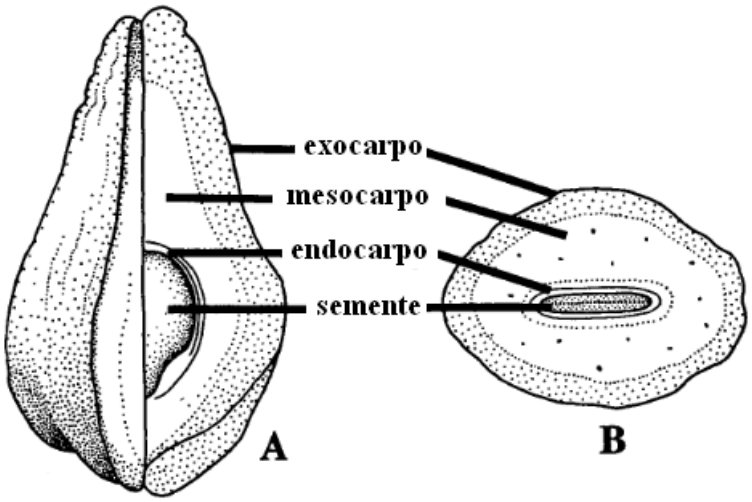



**FIGURA** 506 – Pepónio de *Sechium edule*: A, diagrama compreendendo um corte longitudinal do fruto; B, corte transversal. SPJUT (1994).

- **pomo das pomóideas (pereira, macieira ... )**

Trata-se também de um pseudo-fruto, e nalguns casos, o limite entre o pericarpo e os tecidos do hipanto pode ser perceptível. Além disso, os feixes vasculares das sépalas e pétalas são visíveis na região periférica (extracarpelar) do fruto.

O epicarpo é de natureza parenquimatosa assim como o mesocarpo. O endocarpo é cartilaginoso, sendo constituído por algumas camadas de escleritos.

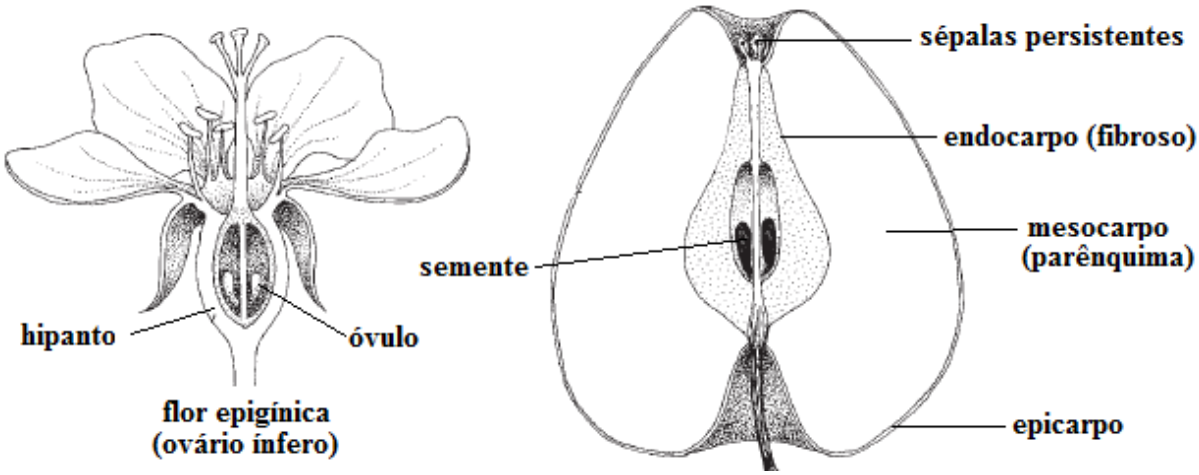



**FIGURA** 507 – Corte transversal de uma flor da macieira e de uma maçã. Pode observar-se que a maçã é um pseudofruto (pseudo-baga), ou seja, um fruto originado num ovário ínfero. Como tal, para a formação do pericarpo do fruto contribuem não só os carpelos desenvolvendo-se a seguir à fecundação, mas também, e sobretudo, o hipanto (tecido extracarpelar). Assim acontece na generalidade dos pseudofrutos.

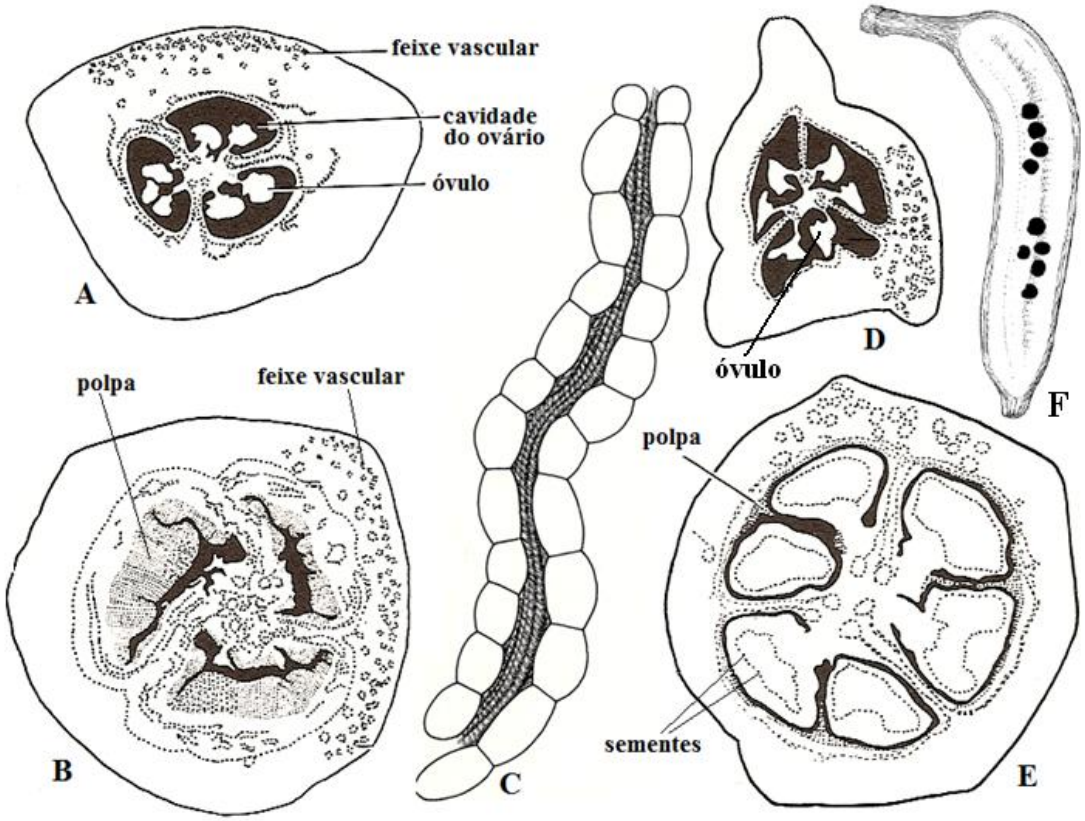



**FIGURA** 508 – A-B, cortes transversais de uma pseudo-baga de uma variedade de bananeira (*Musa acuminata* var. *'canvendish'*) que produz frutos partenocárpicos (desprovidos de sementes). Os óvulos chegam a formar-se mas não ocorre fecundação o que não impede que o fruto se desenvolva. A cavidade do ovário é preenchida por polpa cuja natureza não é inteiramente conhecida; C, feixe vascular compreendendo traqueídos helicoidais da região central do fruto; D-E, cortes transversais de uma variedade de bananeira que produz frutos com sementes; F, corte longitudinal. Adap. CUTTER (1987).

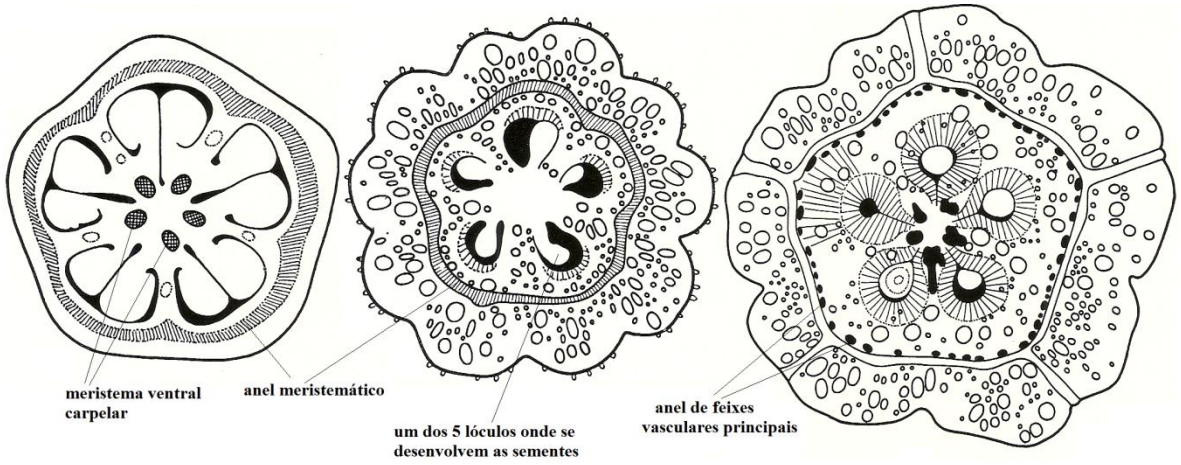



**FIGURA** 509 – Cortes transversais de frutos do cacaueiro, *Theobroma cacao*, em estádios sucessivos de desenvolvimento, observando-se um anel meristemático principal responsável, conjuntamente com o meristema ventral carpelar, pelo desenvolvimento do fruto. As sementes dispõem-se em cinco lóculos e constituem a matéria-prima para o fabrico do chocolate. ROTH (1977).

- **baga do tomateiro, pimentão … etc.**

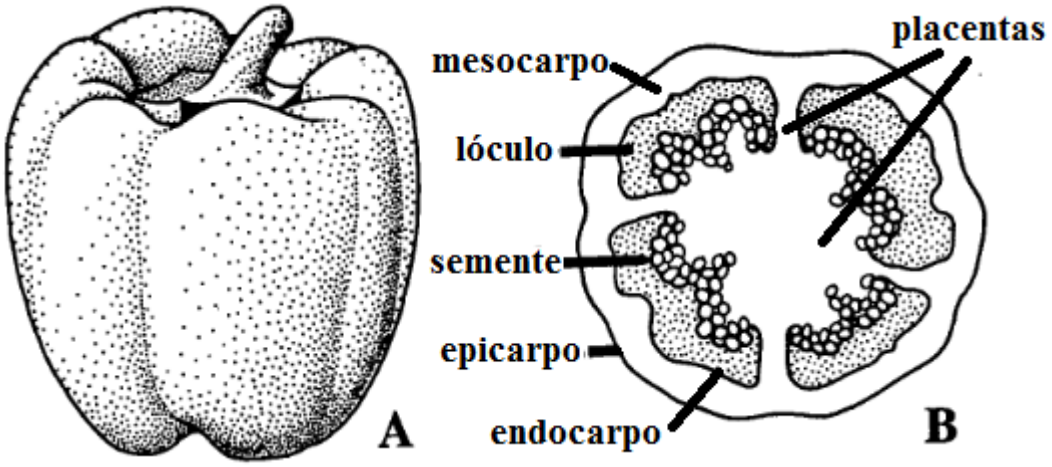



**FIGURA** 510 – Baga do pimentão, *Capsicum anuum*: A, aspecto geral do fruto; B, corte transversal, distinguindo-se uma epiderme externa (epicarpo), um mesocarpo carnudo (parênquima de reserva) e uma epiderme interna (endocarpo). As placentas onde se encontram inseridas as sementes, apresentam-se bastante desenvolvidas. SPJUT (1994).

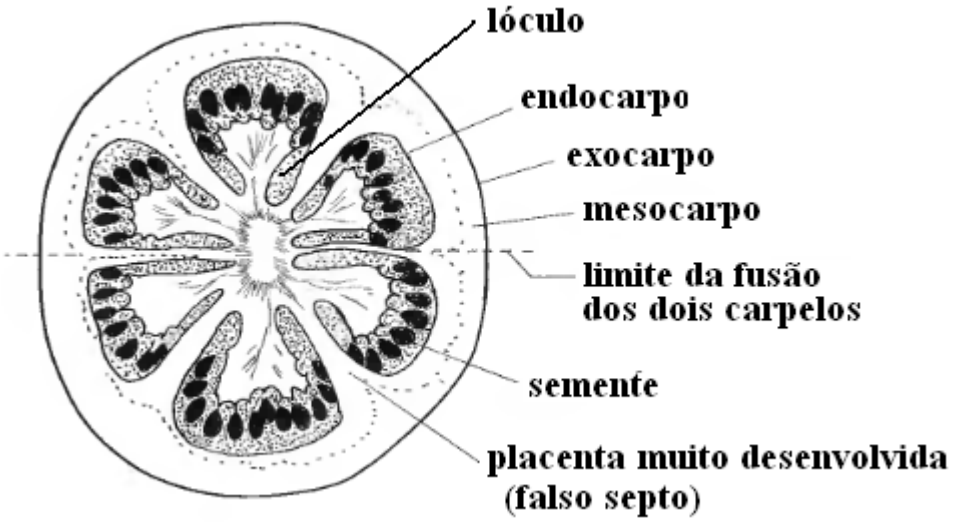



**FIGURA** 511 – Baga do tomateiro, *Lycopersicon esculentum* em corte transversal.

# 10.2.2. FRUTOS SECOS

## i) FRUTOS SECOS DEISCENTES

Estes frutos são normalmente polispérmicos e os processos de formação da região de abertura ou deiscência do fruto, referidos anteriormente de forma bastante sucinta, têm sido largamente estudados e podem ser aprofundados em: ROTH (1977) e STIDWORTHY (1990).

**-vagem do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* )**

O pericarpo compreende a epiderme e algumas assentadas de células subepidérmicas com paredes espessadas (colênquima); o mesocarpo, embora pouco espesso é de natureza parenquimatosa; o endocarpo é constituído por células também de paredes espessadas.

O sistema de vascularização compreende dois feixes principais, um dorsal (nervura dorsal do carpelo) e um ventral (na região de sutura das margens do carpelo); além de vários feixes secundários.

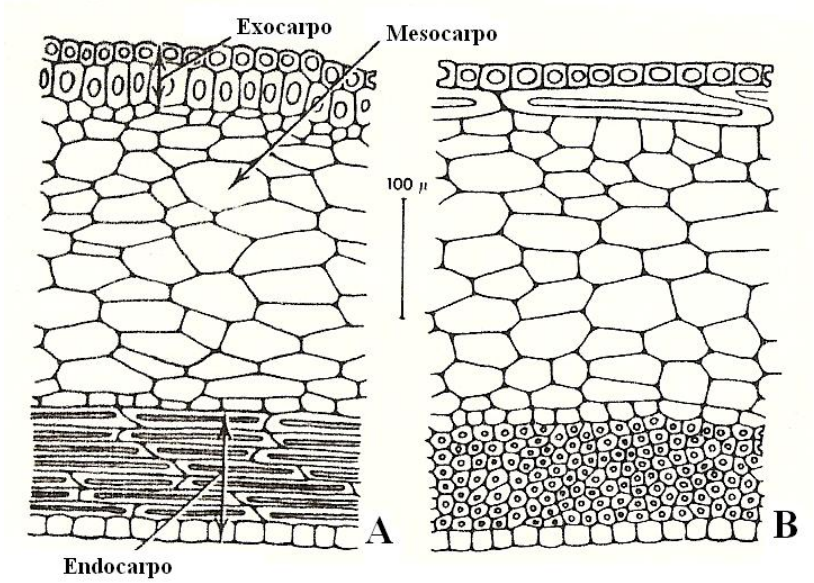



**FIGURA** 512 - Cortes transversal (A) e longitudinal (B) da vagem da soja (*Glycine max* ). ESAU, 2002.

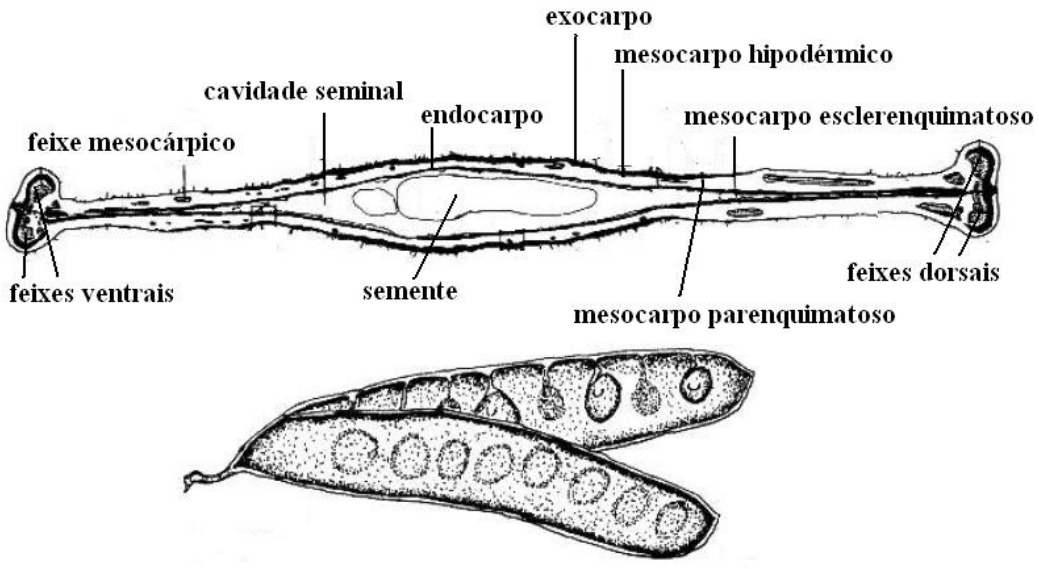



**FIGURA** 513 – Aspecto externo e corte transversal da vagem de *Acacia paniculata*. O exocarpo, é uma epiderme unisseriada cutinizada que apresenta pêlos, alguns dos quais secretores e estomas. O mesocarpo compreende uma hipoderme (escleritos), uma parte média parenquimatosa. O endocarpo corresponde à epiderme que reveste a cavidade onde se encontra a semente. Na região de deiscência, situada entre as valvas da vagem, encontra-se o parênquima de separação que se rompe aquando da deiscência do fruto, por duas fendas longitudinais deixando sair as sementes. A vagem apresenta feixes vasculares dorsais, ventrais e mesocárpicos. APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006)

**-cápsulas**

As cápsulas são constituídas por parênquima e esclerênquima associados de modo diverso. Assim, enquanto no fruto do tabaco, o epicarpo e o mesocarpo são parenquimatosos sendo o endocarpo esclerenquimatoso, na cápsula do linho o epicarpo é que é esclerenquimatoso e o mesocarpo e o endocarpo são parenquimatosos.

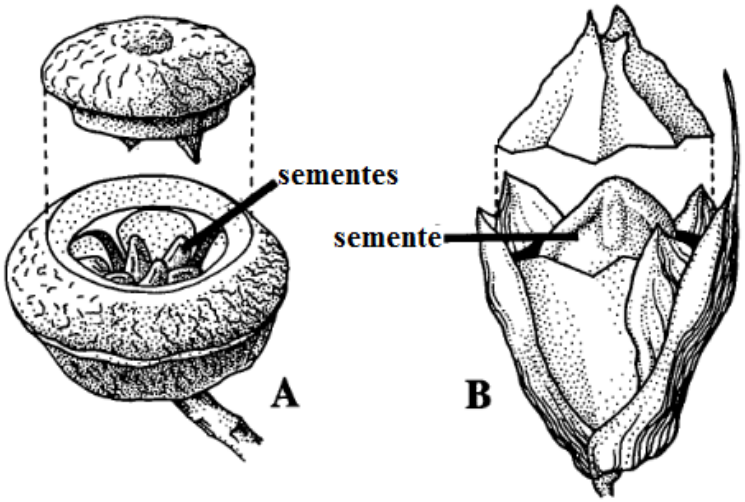



**FIGURA** 514 – Pixídos de *Lecythis sp.* (A) e *Amaranthus caudatus* (B). Trata-se de cápsulas com um tipo muito particular de deiscência: a parte superior do ovário (ou a parte correspondente ao estigma e ao estilete) destaca-se do resto do fruto na maturação, como uma tampa, devido à formação de um anel de tecido de separação cuja formação é observável anatomicamente. SPJUT (1994).

## II) FRUTOS SECOS INDEISCENTES

Trata-se na maioria dos casos de frutos monospérmicos.

**- cariopse do trigo (*Triticum aestivum*)**

O epicarpo consiste duma única camada de células com paredes espessadas; o mesocarpo compreende 3-4 camadas de células parenquimatosas das quais uma delas contém de início cloroplastos; o endocarpo consiste numa única assentada de parede primária delgada.

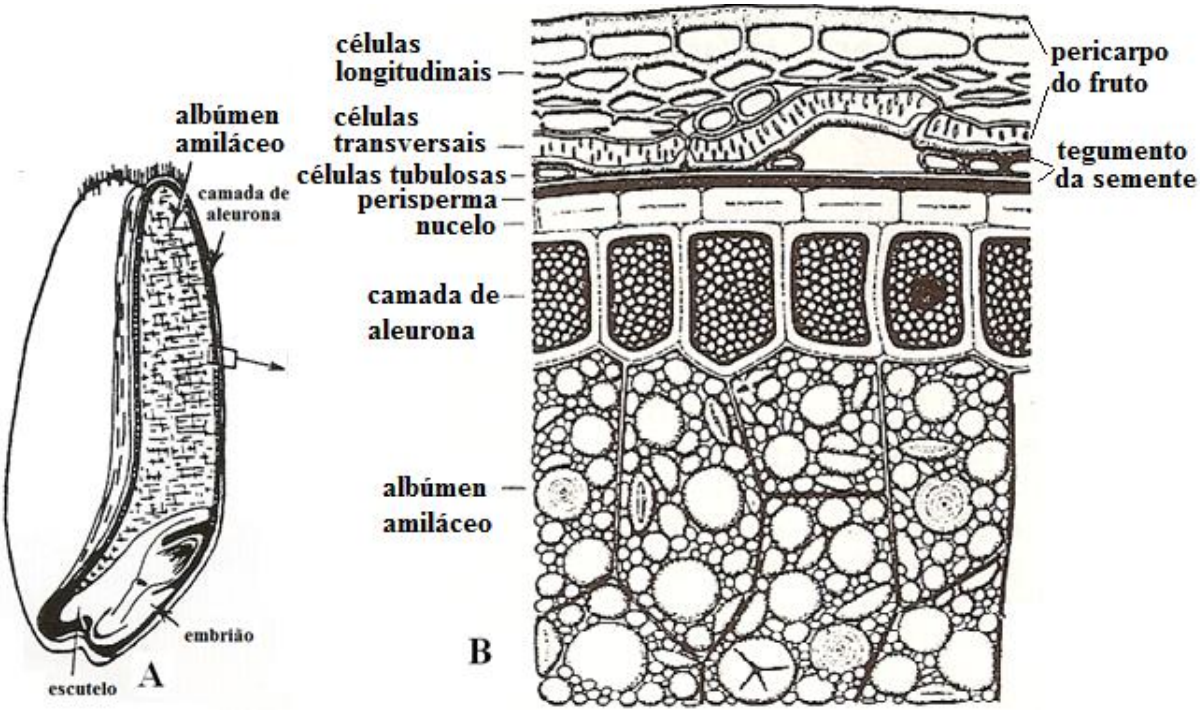



**FIGURA** 515 - Cariopse do trigo (*Triticum aestivum*): Corte longitudinal (A) e aspecto de pormenor do pericarpo do fruto e do tegumento da semente (B). Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

- **aquénio de *Bidens sulphurea*.**

Fruto seco, bicarpelar, indeiscente, monospérmico, alongado, levemente arqueado, coroado por um papilho de aristas que constitui uma adaptação à anemocoria. Ao contrário do que acontece na cariopse o pericarpo do fruto não se apresenta aderente ao tegumento da semente.

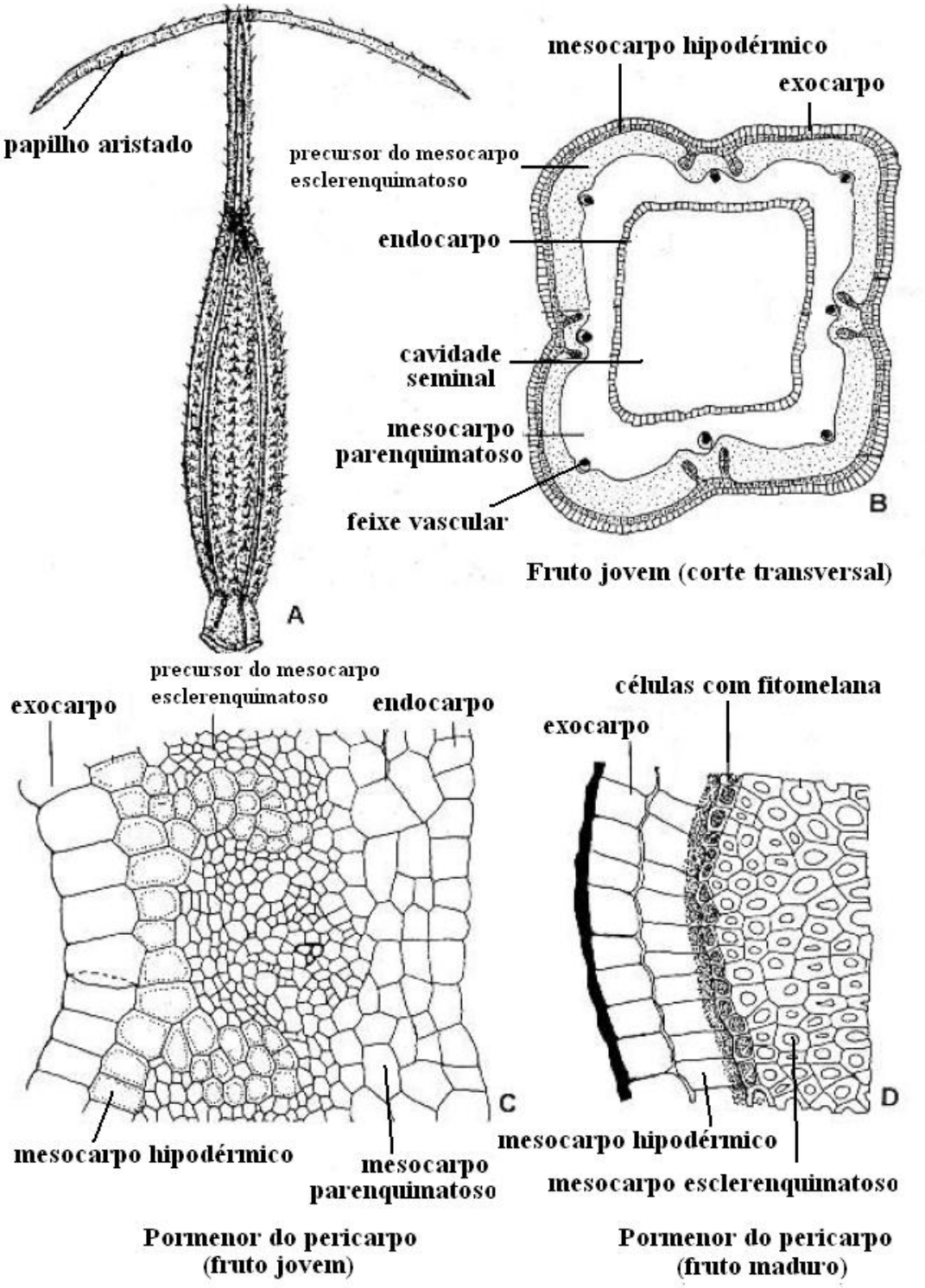



**FIGURA** 516 – Aquénio de *Bidens sulphurea*: A, aspecto externo; B, corte transversal de um fruto jovem; C, pormenor do pericarpo de um fruto jovem; D, pormenor do pericarpo de um fruto maduro. O epicarpo é uma epiderme unisseriada com pêlos. O mesocarpo compreende uma hipoderme de células parenquimatosas; esclerênquima fibroso multisseriado e parênquima interno. Os feixes vasculares são colaterais, com o floema quase envolvendo completamente o xilema. Entre a hipoderme e o tecido esclerenquimatoso encontra-se a fitomelana, substância frequente no pericarpo de muitas compostas. O endocarpo é representado por uma epiderme interna, uniestratificada. Adap. STIDWORTHY (1990).

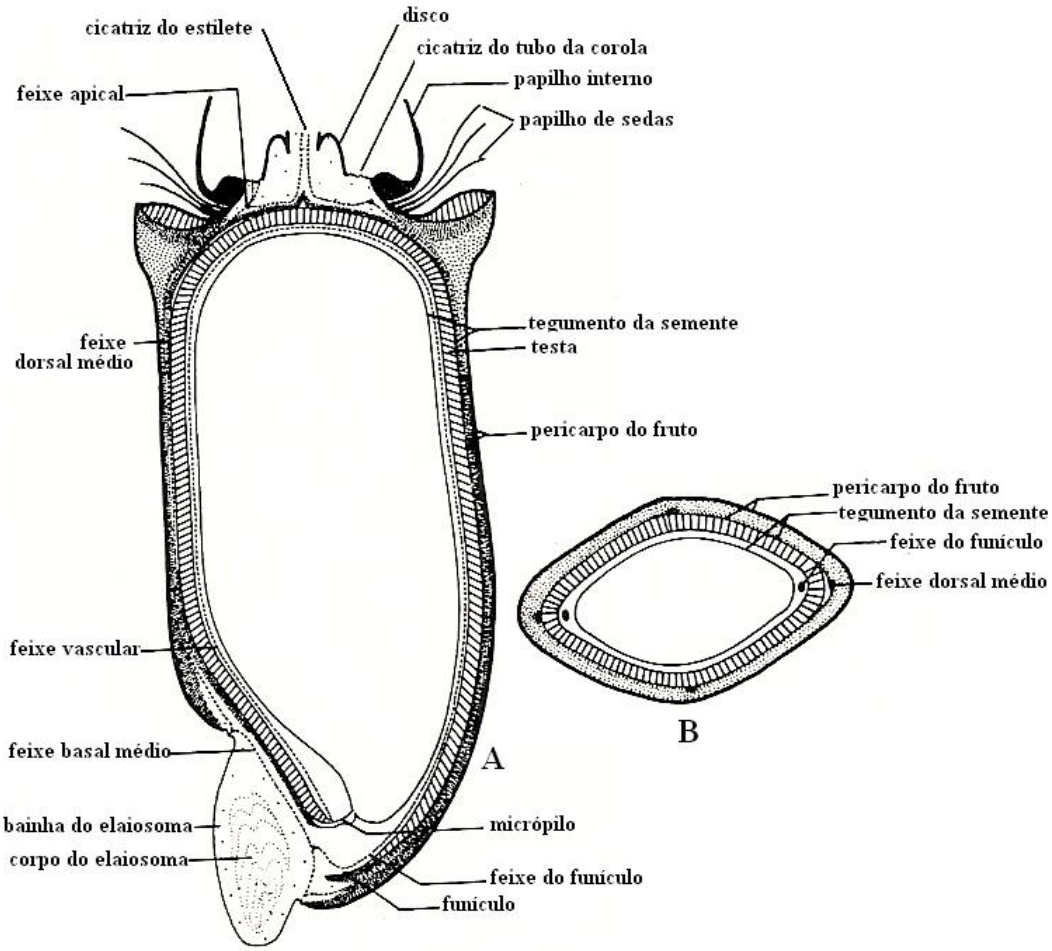



**FIGURA** 517 – Aquénio de *Centaurea sulphurea*: A, corte longitudinal; B, corte transversal. ROTH (1977).

**- craspédios e frutos lomentáceos.**

Entre os frutos indeiscentes existem alguns que apesar de tudo, na maturação se dividem em pequenas porções (artículos), ficando assim facilitada a sua disseminação; trata-se dos **frutos lomentáceos**, em particular, vagens e silíquas lomentáceas de algumas fabáceas e crucíferas.

Muito mais invulgares são os **craspédios** característicos de algumas *Mimosa* spp., em que o fruto se decompõe na maturação em segmentos monospérmicos, indeiscentes, mas mantendo-se na planta o "esqueleto" do fruto, formado pela nervura média e sutura ventral do carpelo.

Noutras fabáceas *(e.g., Pithecellobium multiflorum* e *Plathymenia foliosa),* o epicarpo e o mesocarpo são deiscentes formando ao abrir as duas valvas características, enquanto o endocarpo permanece fechado e só mais tarde se apresenta septado transversalmente como se de um verdadeiro lomento se tratasse.

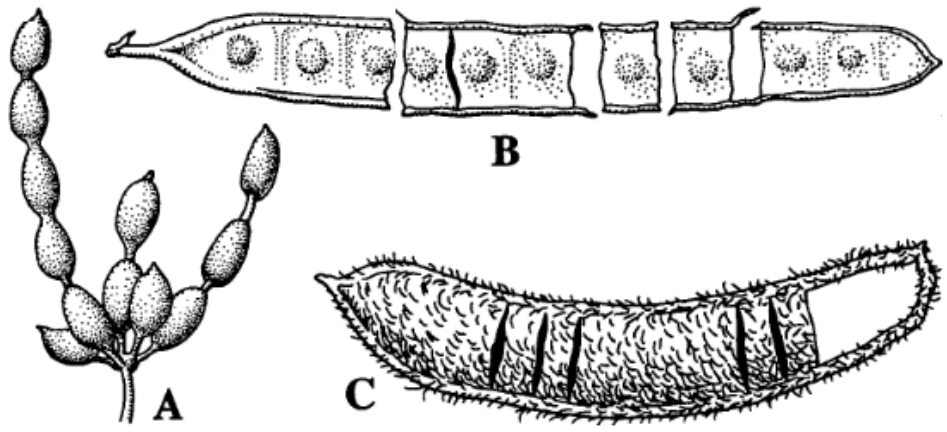



**FIGURA** 518 – A-B, **lomentos**. A, lomento de cinco segmentos apocárpicos de *Monanthotaxis schweirfurthii*; B, lomento divisível em artículos monospérmicos de *Albizia berteriana*; C, **craspédio** de *Mimosa pudica*. SPJUT (1994).

# 10.2.3. FRUTOS SEMI-CARNUDOS

Trata-se de frutos no geral muito semelhantes aos frutos carnudos com a diferença que nestes o endocarpo se encontra fortemente endurecido, e isto porque é constituído por esclerênquima, formando-se um "caroço " que envolve a semente, como acontece nas prunóideas (e.g., cerejeira, pessegueiro, ameixieira).

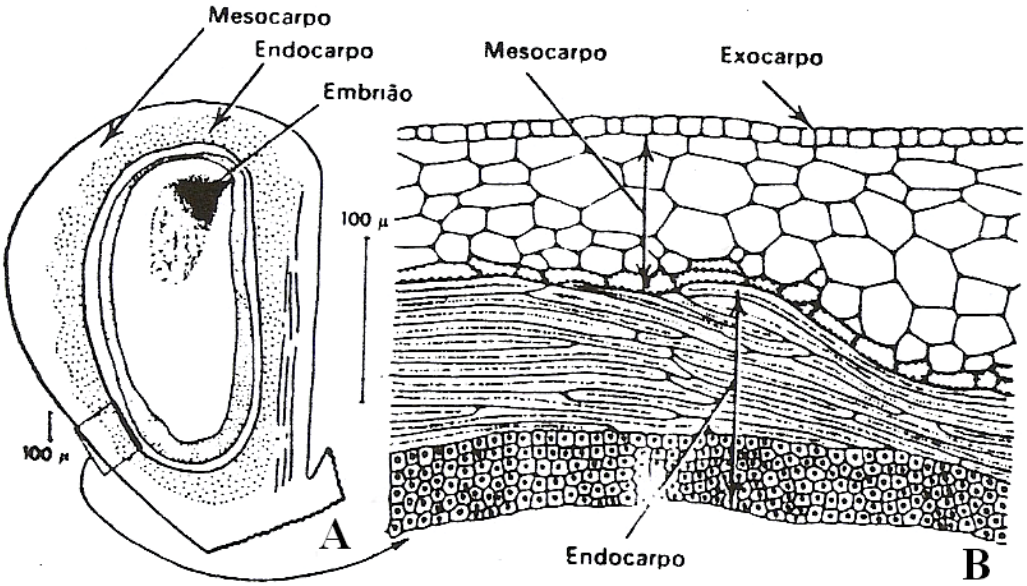



**FIGURA** 519 - Drupa da framboesa (*Rubus idaeus*); corte longitudinal (A) e pormenor do pericarpo (B). ESAU (2002).

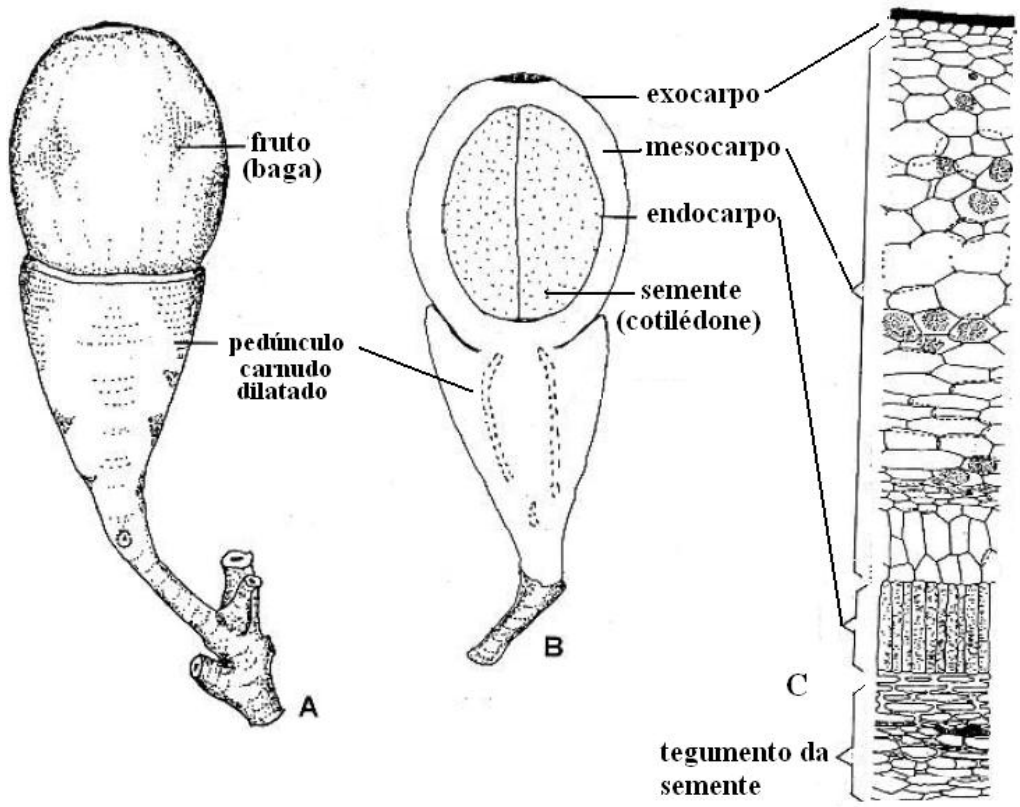



**FIGURA** 520 – Drupa de *Nectandra magapotamica*: A, aspecto externo observando-se um pedúnculo extraordinariamente desenvolvido, carnudo; B, corte longitudinal; C, pormenor do pericarpo do fruto e tegumento da semente. O epicarpo (exocarpo) tem origem na epiderme externa do ovário e consta de uma epiderme simples fortemente cutinizada e com ceras epicuticulares. O mesocarpo tem origem no mesófilo do ovário, é relativamente desenvolvido e constituído por parênquima. O endocarpo (caroço) tem origem na epiderme interna do ovário e é constituído por esclerênquima (macroescleritos dispostas em paliçada). APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006).

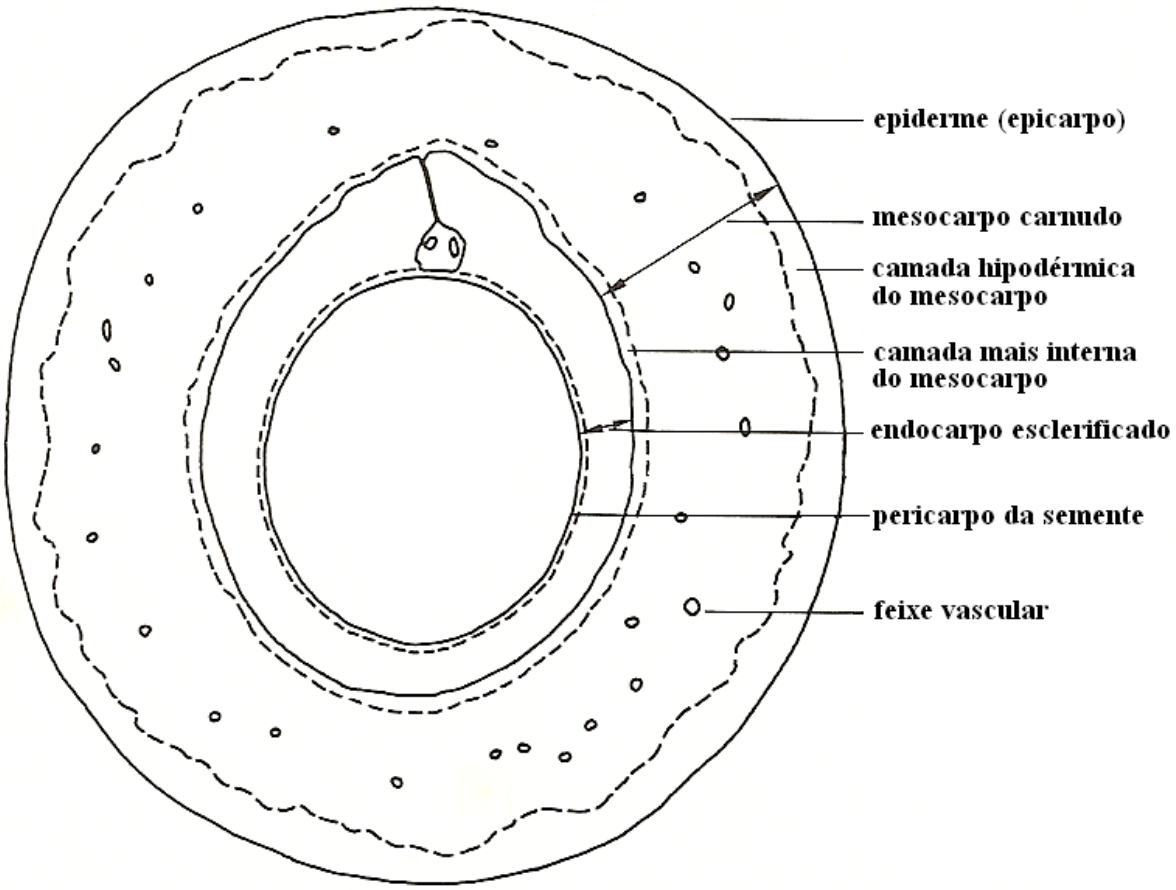



**FIGURA** 521 – Corte longitudinal de uma drupa madura de *Prunus avium*, evidenciando os vários tecidos presentes. CUTTER (1987).

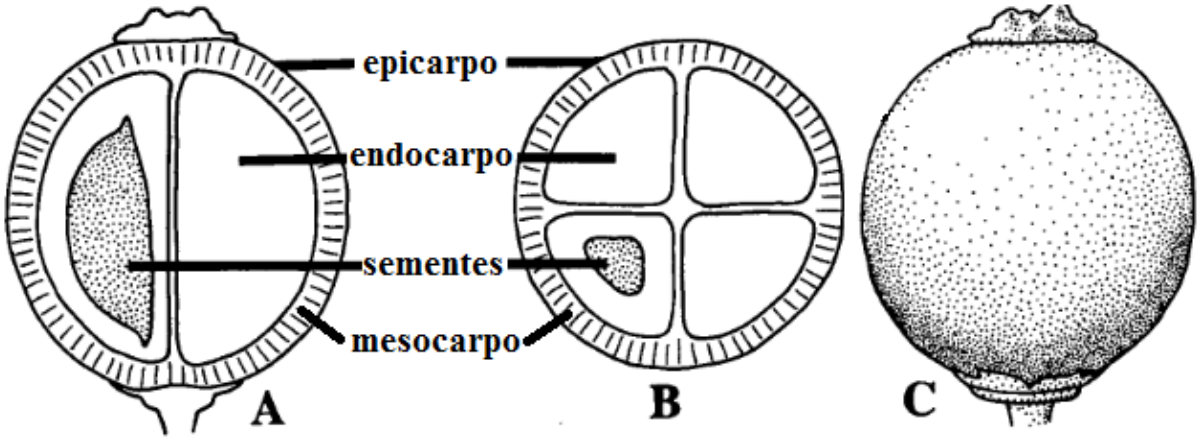



**FIGURA** 522 – **Nuculânio**, ou seja, drupa em que se formam vários caroços (neste caso, quatro por fruto) de *Ilex opaca*: A, corte longitudinal, observando-se um exocarpo epidérmico, um mesocarpo pouco desenvolvido e um endocarpo esclerificado; B, corte transversal; C, aspecto geral do fruto. SPJUT (1994).

## 10.3. FRUTOS MÚLTIPLOS

Os **frutos múltiplos** têm origem em gineceus **multipistilados**, ou seja, nos vários ovários de uma mesma flor.

Um caso particular deste tipo de frutos, são os **esquizocarpos** em que os vários frutos parciais se separam na maturação.

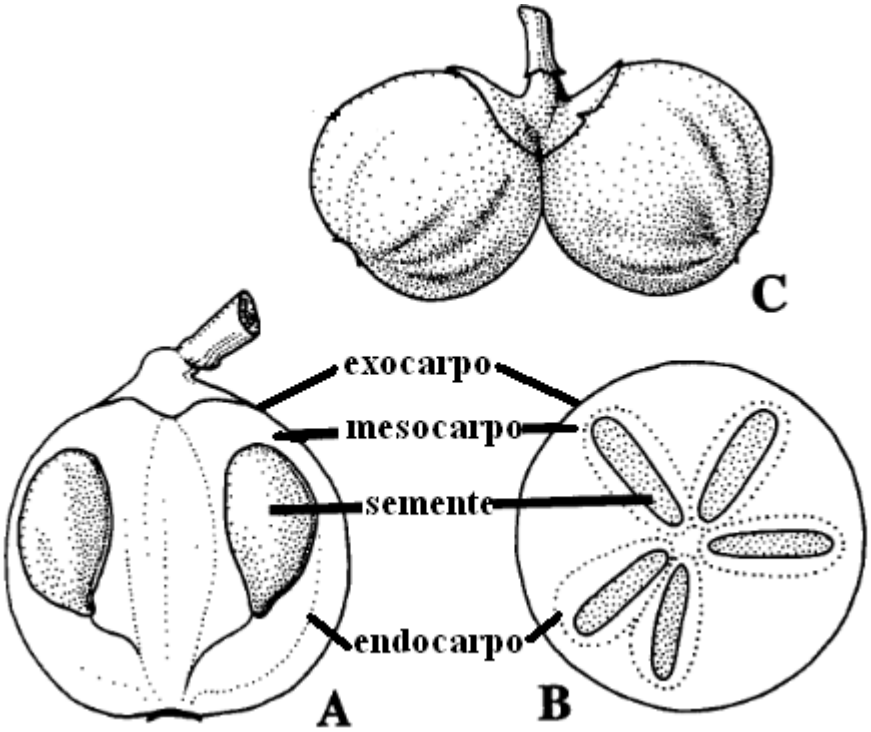



**FIGURA** 523 – **Bibaga**, ou seja, fruto múltiplo de bagas (neste caso, apenas duas por fruto) de *Lonicera maackii*: A, corte longitudinal, observando-se um exocarpo epidérmico, um mesocarpo carnudo e um endocarpo membranáceo; B, corte transversal; C, aspecto geral do fruto. SPJUT (1994).

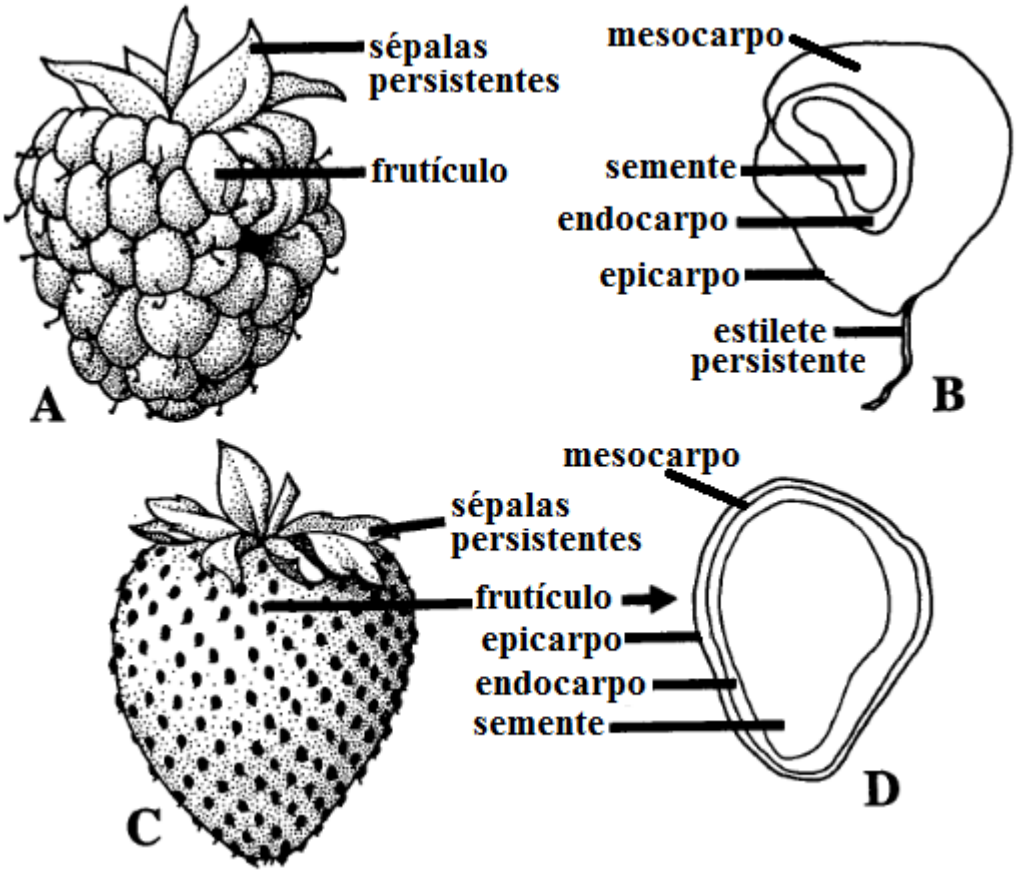



**FIGURA** 524 – A-B, fruto múltiplo de drupas de *Rubus ulmifolius* (amora-da-silva); A, aspecto geral do fruto; B, pormenor de uma das pequenas drupas, com mesocarpo carnudo e endocarpo esclerificado, ou seja, transformado num pequeno caroço; C-D, fruto múltiplo de aquénios de *Fragaria idaeus* (morangueiro); C, aspecto geral do fruto; B, pormenor de uma dos pequenos aquénios, com mesocarpo e endocarpo pouco desenvolvidos e uma única semente. SPJUT (1994).

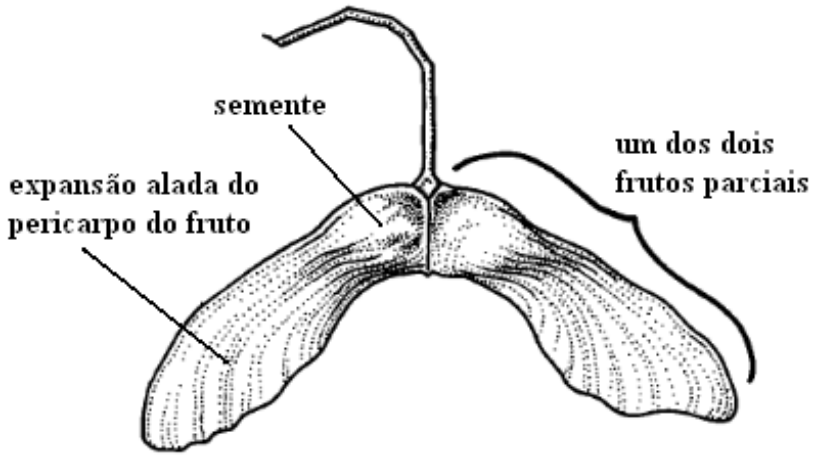



**FIGURA** 525 – **Dissâmara**, ou seja, fruto múltiplo de sâmaras (neste caso, apenas duas por fruto) de *Acer platanoides*.: A,. SPJUT (1994).

# 10.4. FRUTOS AGREGADOS

Os **frutos agregados**, **sinantocárpicos** ou **infrutescências**, têm origem nos vários ovários mais ou menos concrescentes de várias flores de uma inflorescência. Isto deve-se ao facto de que nalgumas inflorescências, as flores se apresentam muito próximas umas das outras (nalguns casos concrescentes desde início) de modo que, a seguir à fecundação os vários frutos não se conseguem individualizar, originando-se **frutos agregados.** Normalmente, o perianto, as brácteas e nalguns casos o próprio eixo da inflorescência, também se tornam carnudos e comestíveis.

Os frutos agregados mais conhecidos são o **sícone** (sícono) de *Ficus carica* (figueira); a **sorose** de *Ananas comosus* (ananaseiro); e o **fruto agregado de cápsulas** de *Syncarpia laurifolia.*

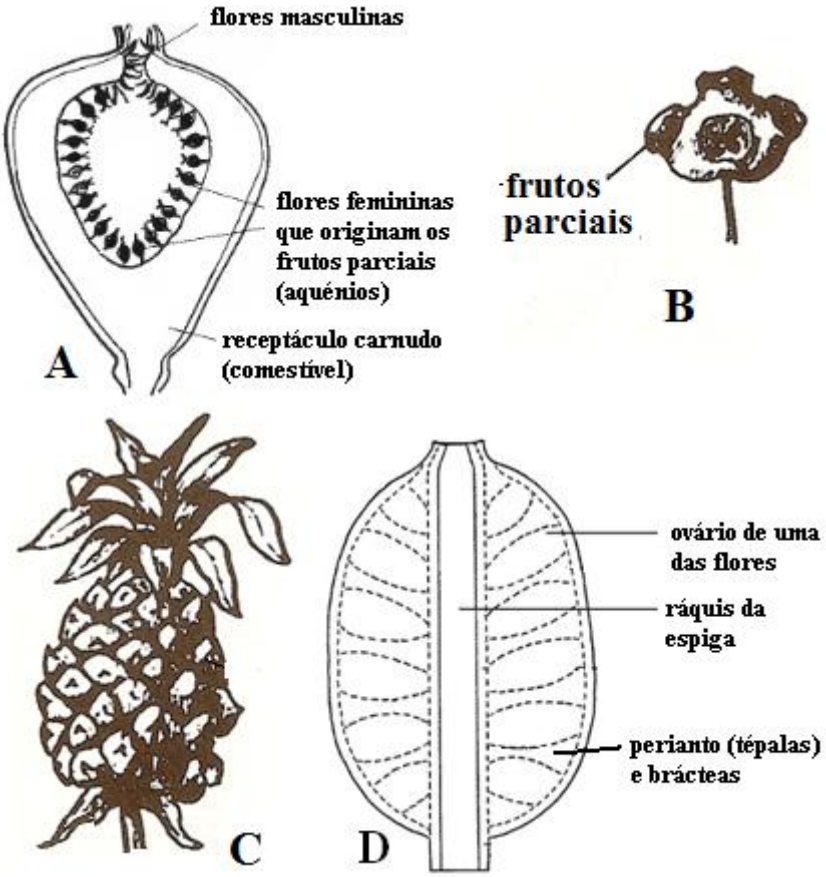



**FIGURA** 526 - Frutos agregados (sinantocarpos): A, corte longitudinal de um sícone de *Ficus carica* (figueira); B, fruto agregado de cápsulas de *Syncarpia laurifolia;* C-D, sorose de *Ananas comosus* (ananaseiro), aspecto externo e corte longitudinal (D). OLIVEIRA (1991).

# 10.5. VASCULARIZAÇÃO

A vascularização do pericarpo do fruto espelha a estrutura básica da organização do tecido vascular dos carpelos nos quais teve origem. Por isso mesmo, o pericarpo possui um padrão que é comum aos carpelos, ou seja, geralmente, um feixe dorsal e um ou dois feixes ventrais (marginais). Alguns frutos apresentam o sistema vascular constituído por apenas um, ou então cinco ou mais feixes vasculares. No pericarpo ocorrem ramificações mais ou menos pronunciadas desses feixes, originando outros de menor calibre. Os feixes individualmente, podem ser colaterais, bicolaterais e concêntricos, e os de maior porte podem apresentar, em certos casos, actividade cambial.

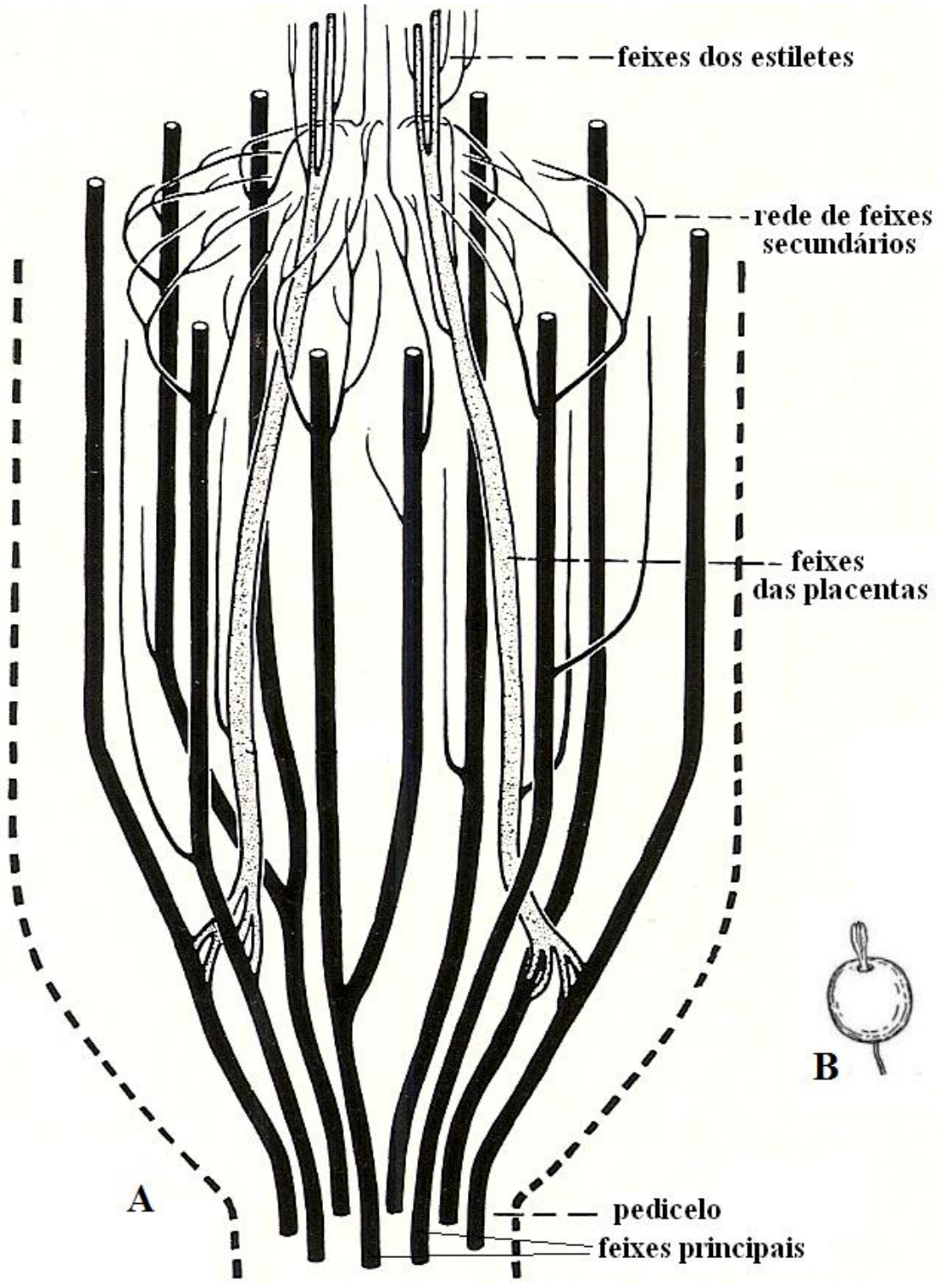



**FIGURA** 527 – A, Diagrama tridimensional da vascularização geral do fruto (baga) de *Ribes aureum*; B, aspecto externo do fruto. ROTH (1977).

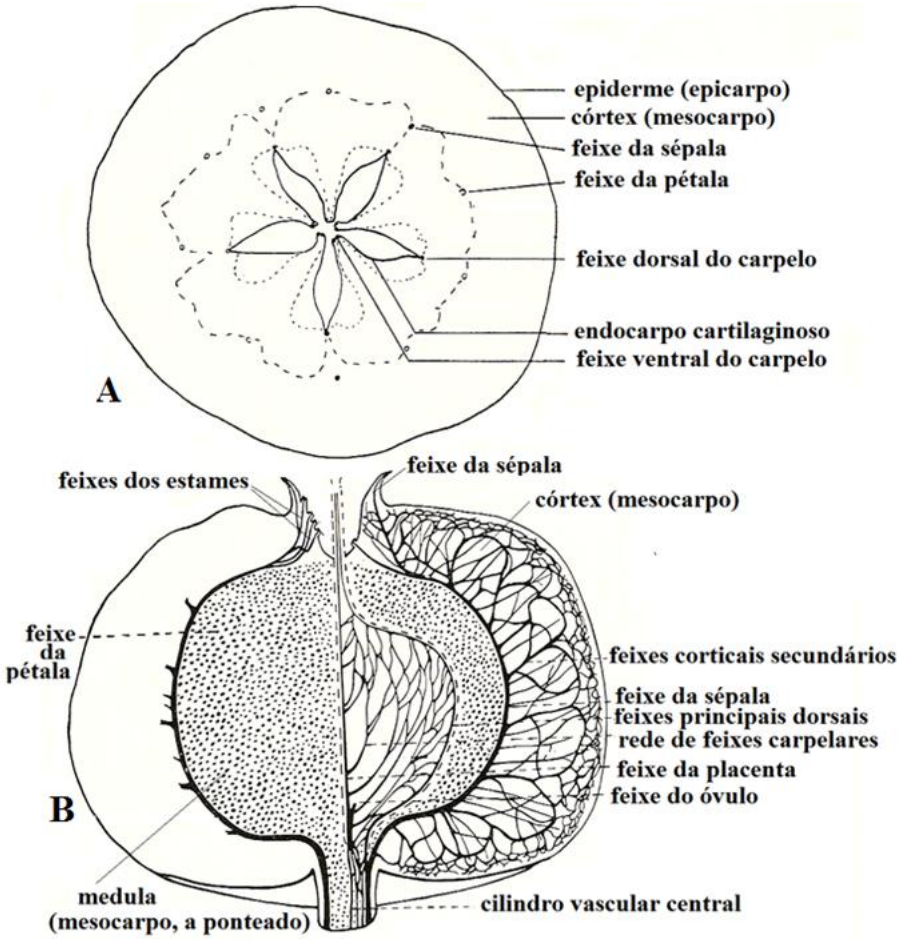



**FIGURA** 528 – Corte transversal (A) e diagrama duma maça, ilustrando a sua vascularização geral. ROTH (1977).

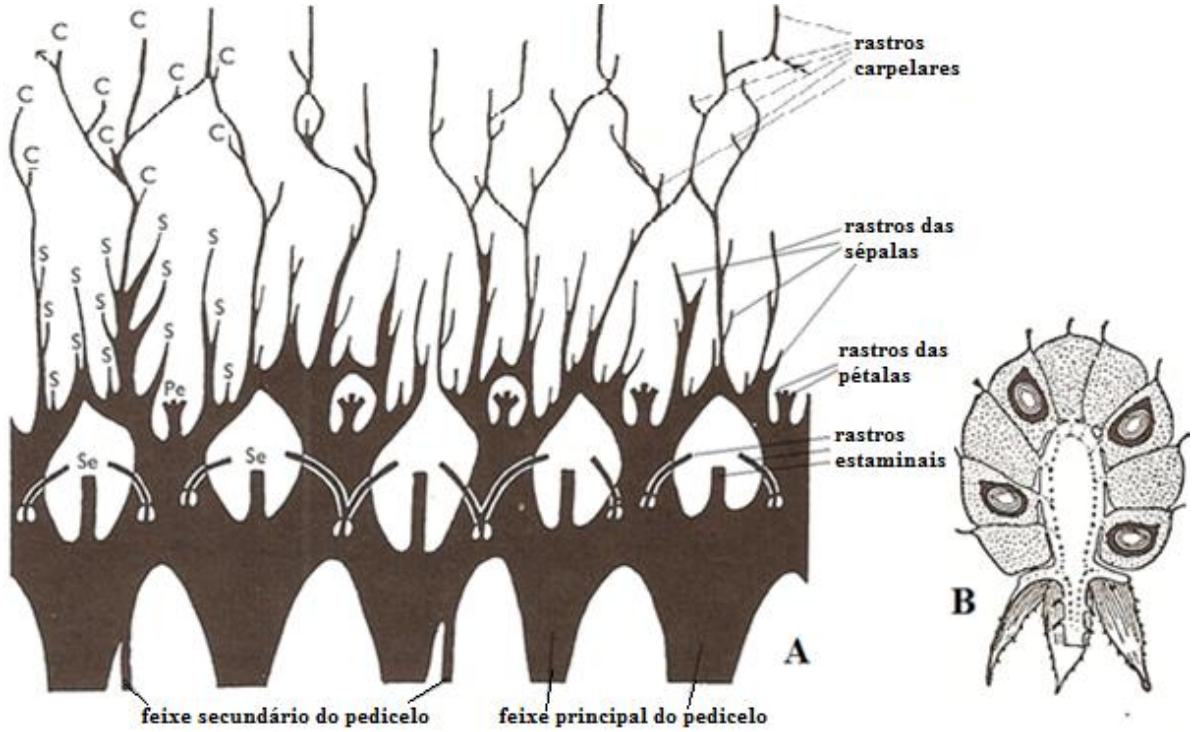



**FIGURA** 529 – Diagrama da vascularização geral do fruto múltiplo de aquénios de *Ranunculus repens*, quando representado a duas dimensões. Os inúmeros frutos parciais têm origem nos vários pistilos de um gineceu apocárpico (multipistilado) de uma única flor, a vascularização é muito mais complexa do que se tratasse de um fruto simples; B, aspecto geral do fruto, em corte longitudinal. CUTTER (1987).

# 10.6. ABCISÃO DOS FRUTOS

A abcisão dos frutos — à semelhança do que acontece com as folhas — é normalmente preparada pela própria planta através da diferenciação de uma **zona de abcisão**, frequentemente visível externamente como um anel de constrição.

Nos casos em que os frutos ocorrem isoladamente o pedúnculo forma normalmente uma única zona de abcisão na sua parte distal ou proximal. Neste último caso os frutos caiem com o pedúnculo.

No caso dos frutos que se formam a partir dos ovários das flores dispostas numa inflorescência, é frequente formarem-se duas zonas de abcisão, uma na base e outra no ápice do pedúnculo. Primeiro ocorre a abcisão do fruto e mais tarde a do pedúnculo. Em certos casos (e.g. *Prunus* spp.), formam-se 3 zonas de abcisão, uma na região distal do pedúnculo, outra na região distal do mesmo e ainda, mais tarde, outra na base do esporão.

Nalguns frutos não foi ainda observada a formação da zona de abcisão *(e.g. Rubus strigosa)* (ROTH, 1972).

À semelhança do que acontece na folha, a zona de abcisão compreende normalmente duas camadas, uma mais externa, a camada de separação e outra, mais interna, a camada de cicatrização. Nas células da camada de separação assiste-se à dissolução da lamela média e à desintegração (ROTH, 1972) ou dissolução (ESAU, 2002) das paredes primária e de parte da parede secundária. Noutros casos as células da camada de separação apenas se apresentam túrgidas, aumentando de tamanho. E, noutras espécies tem sido referida uma conjugação dos dois processos, ou seja, aumento de tamanho das células e dissolução da lamela média.

O processo de abcisão dos frutos é controlado hormonalmente e tem a ver sobretudo com a evolução nos frutos das importâncias relativas de auxinas, giberelinas e etileno.

Após a queda dos frutos, várias transformações podem ocorrer nas células que ficam expostas: cutinização, suberização, lenhificação, impregnação com taninos ou ainda lenhificação acompanhada de formação de uma periderme de cicatrização. Frequentemente estas alterações têm início antes da queda dos frutos.

Nalgumas espécies os frutos, ditos **macrobiocárpicos**, conservam-se largos anos sobre a árvore ou arbusto onde são formados sem que se verifique a sua abcisão ou mesmo a sua deiscência. Inversamente, noutros casos e sem que actuem factores de *stress* ambiental, verifica-se uma abcisão precoce dos frutos sem que esteja completado o desenvolvimento das sementes.

Um dos casos mais interessantes em que a abcisão dos frutos é significativamente retardada diz respeito à viviparidade, como acontece, por exemplo, em certas espécies do ecossistema de mangue em que os embriões não entram em estado de vida latente, prosseguindo o seu desenvolvimento dentro da semente e, nesta, dentro do fruto. Estes só apresentam deiscência da planta-mãe quando as plântulas já se encontram bastante desenvolvidas.

Nos **frutos esquizocárpicos**, pluriloculares, com origem em ovários pluricarpelares, dá-se na maturação a separação dos vários carpelos em outros tantos frutos parciais ou **mericarpos**. Cada um destes pode ser deiscente *(e.g.,* Geraniaceae, Euphorbiaceae, Tropaeolaceae*)* ou indeiscente (e.g., Malvaceae). Em todo o caso antes da abcisão do fruto é que ocorre normalmente a sua separação em mericarpos dado que se formam linhas de enfraquecimento mecânico entre os vários carpelos.

# 10.7. ADAPTAÇÕES À DISPERSÃO

Inúmeros frutos e **diásporos** em geral, ou seja, unidades de dispersão (sementes, frutos, frutos e elementos acessórios ou invólucros) apresentam estruturas que apoiam a sua dispersão.

— dispersão através de animais (**zoocoria**)

Muitos frutos **epizoocóricos** apresentam o epicarpo revestido externamente por tricomas e emergências com as formas mais diversas mas que têm em comum a finalidade de promover a aderência ao corpo dos animais que colaboram assim na sua dispersão. Nalgumas espécies *(e.g., Plumbago capensis)* o epicarpo dos frutos ou os elementos do perianto apresentam-se revestidos por tricomas glandulosos responsáveis pela secreção de mucilagens.

Os frutos **endozoocóricos**, pelo contrário, não apresentam normalmente pêlos ou tricomas mas têm como regra um pericarpo mais ou menos rico em parênquima, frequentemente cores vistosas e exalam odores diversos no sentido de atrair os animais a consumi-los. Dado que estes frutos percorrem o tracto digestivo dos animais, a protecção do embrião é normalmente garantida pelo facto do tegumento da semente se apresentar enrijecido com a presença de esclerênquima ou então o pericarpo se apresentar parcialmente esclerificado (caroço).

Alguns frutos, em particular os **mirmecocóricos**, desenvolvem elaiosomas, ou seja, estruturas uni- ou multisseriadas com consistência um tanto carnuda, constituídas por células, particularmente ricas em óleos,

ácidos gordos e hidratos de carbono. Estes produtos são particularmente importantes na alimentação de formigas que assim ajudam a promover a dispersão da espécie.

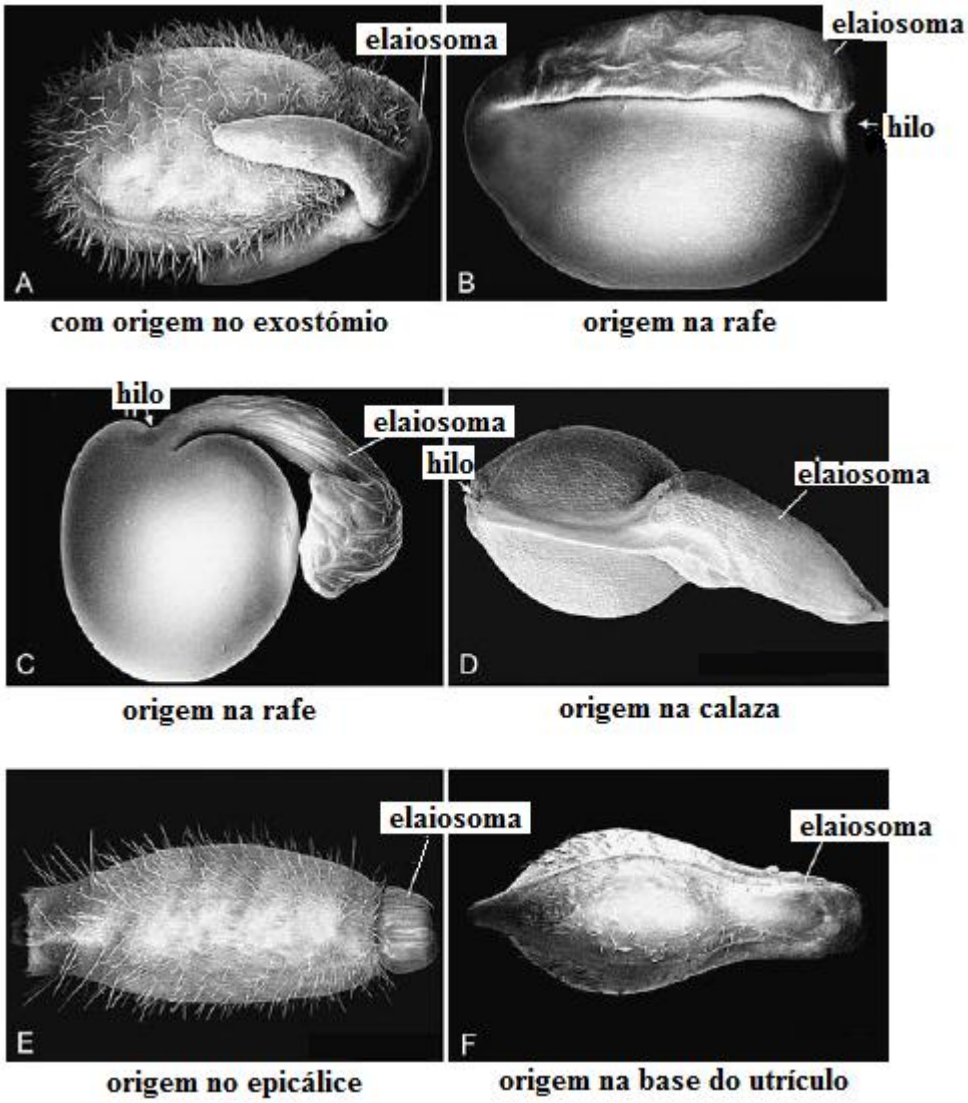



**FIGURA** 530 – Origem e forma de vários elaiosomas: A, *Polygala chamaebuxus;* B, *Helleborus niger;* C, *Corydalis cava;* D, *Luzula luzulina;* E, *Knautia arvensis;* F, *Carex digitata.* FORGET *et al.* (2002).

— dispersão pela água (**hidrocoria**)

Estes frutos têm em comum o facto de apresentarem um tecido que assegura a sua flutuação. Este pode constar de: 1) um tecido de células mortas repletas com ar e pequenos espaços intercelulares (e.g., *Ranunculus* spp., *Sparganium* spp.); 2) um tecido com largos espaços intercelulares repletos de ar, ou seja, um aerênquima (*Nypa* spp., *Cerbera* spp.); 3) estruturas especiais repletas de ar, que se localizam entre o pericarpo e a testa da semente, entre camadas distintas do pericarpo, ou são expansões do epicarpo para o exterior.

Frequentemente o epicarpo é extraordinariamente repelente à água pois a parede tangencial externa das células apresenta-se fortemente cutinizada e impregnada com ceras. Em muitos casos desenvolve-se também um tecido de protecção constituído por fibras ou por células suberizadas. No coqueiro *(Cocos nocifera),* o mesocarpo fibroso assegura a flutuação e protege simultaneamente o fruto nos embates contra as vagas no mar ou mesmo contra as rochas.

— dispersão pelo vento (**anemocoria**)

À semelhança do que acontece com os frutos hidrocóricos, o peso específico destes frutos encontra-se normalmente bastante reduzido pela presença de aerênquima, de um tecido de células mortas repletas com ar ou de estruturas especiais repletas de ar. Além disso, o epicarpo de muitos frutos anemocóricos apresenta-se provido de expansões aliformes ou diversamente revestido por pêlos frequentemente longos, ramificados e densos e que constituem um óptimo apoio à sua dispersão pelo vento. Os elementos do perianto podem também colaborar nesta função.

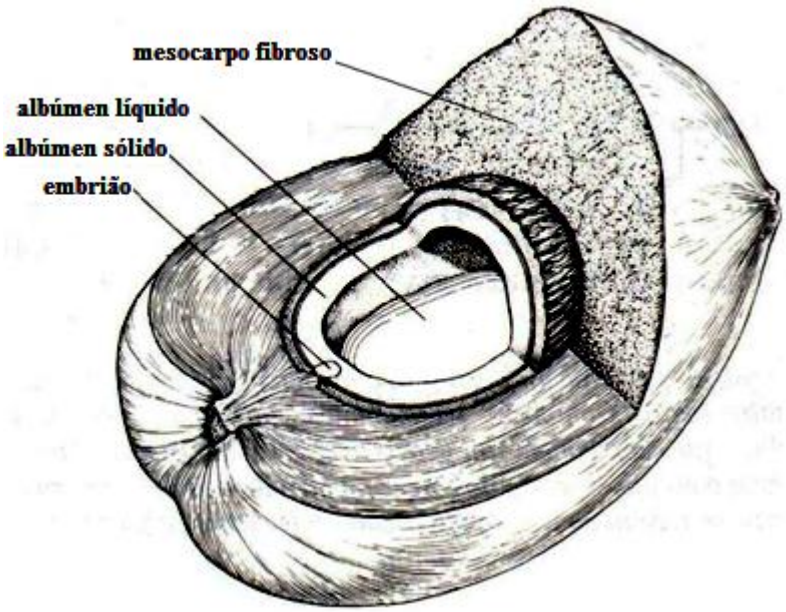



**FIGURA** 531 - Fruto do coqueiro *(Cocos nocifera)*, provido de um abundante mesocarpo fibroso que assegura a sua flutuação possibilitando o transporte a longa distância levado pelas correntes marinhas (hidrocoria). RAVEN *et al.* (2004).

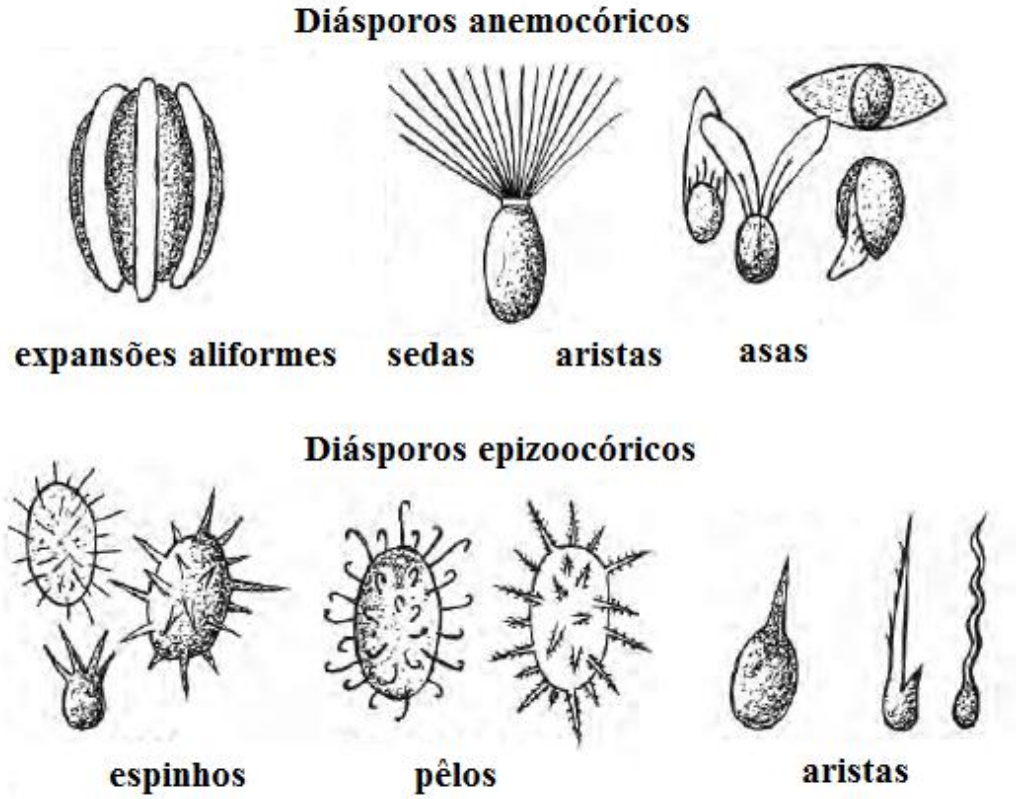



**FIGURA** 532 – Representação de alguns diásporos adaptados à anemocoria (dispersão pelo vento) e à epizoocoria (agarrados aos pêlos, penas, asas, dos animais).

Muitos destes aspectos estruturais que constituem adaptações da anátomo-morfologia dos frutos a diversas formas de dispersão, ocorrem de forma muito semelhante em sementes.

## HETEROCARPIA

Certos espermatófitos apresentam **heterocarpia**, ou seja, os frutos produzidos na parte aérea de um mesmo indivíduo são morfologicamente diferentes.

O significado deste facto tem sido interpretado como uma adaptação a várias formas de disseminação, **policorismo**, e pode muito bem significar um maior potencial de dispersão.
Em *Fedia cornucopiae*, formam-se quatro tipos de frutos morfologicamente distintos (sobretudo de um ponto de vista anatómico), nos quais os mecanismos de dispersão são também aparentemente diferentes.

O gineceu é tricarpelar e trilocular sendo dois lóculos estéreis e um fértil. As diferenças dizem respeito às características estruturais dos dois lóculos estéreis bem como do pericarpo em geral.

Apenas nos frutos mirmecocóricos ou "elaiosómicos", há desenvolvimento significativo de elaiosoma na parte externa do pericarpo por fora do septo que separa os dois lóculos estéreis. Em todos os frutos há desenvolvimento de aerênquima nos lóculos estéreis mas este é proporcionalmente menos importante nos frutos "elaiosómicos". Nos frutos anemocóricos o epicarpo apresenta-se ligeiramente expandido para o exterior em formações aliformes. Finalmente, nos frutos comprimidos observa-se um desenvolvimento muito menor dos dois lóculos estéreis.

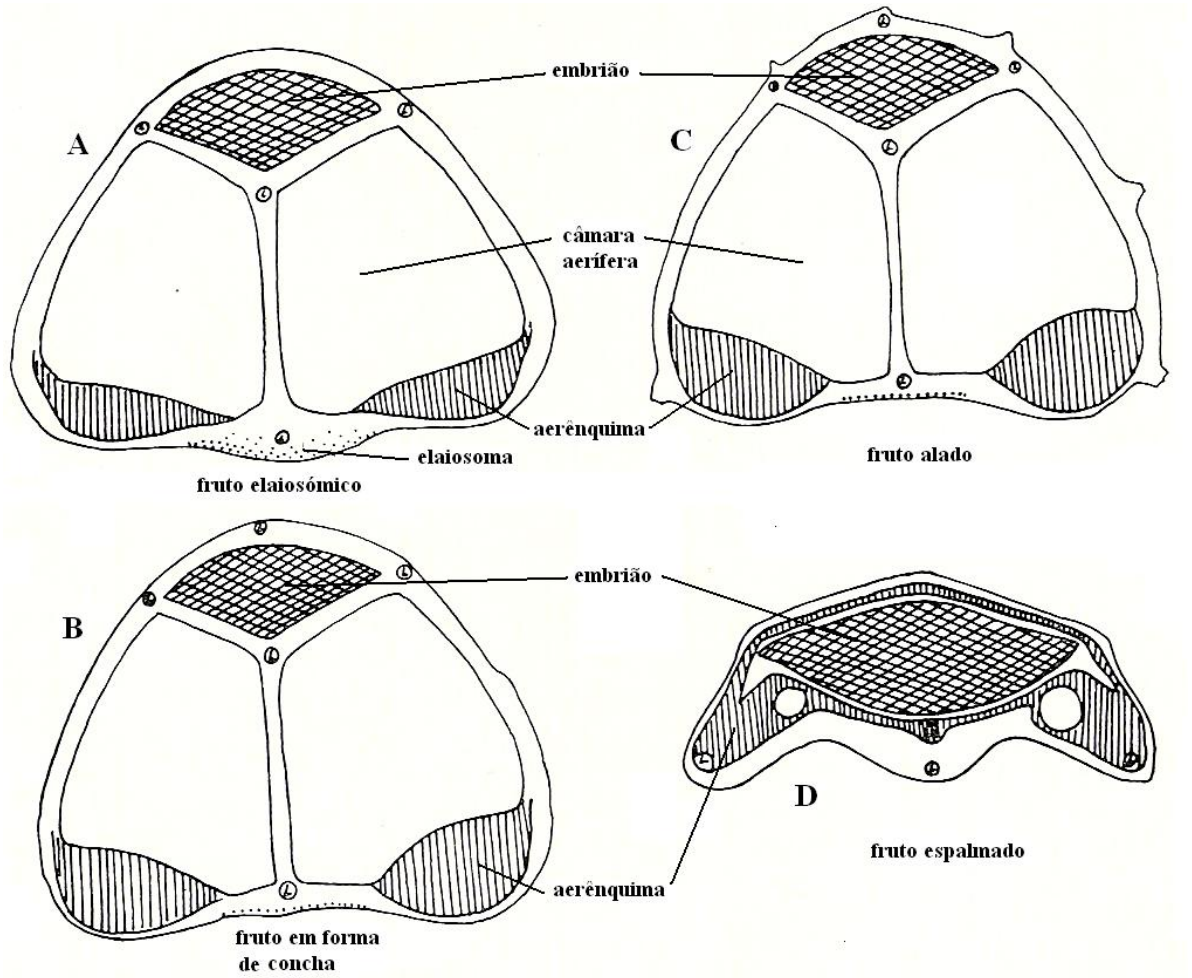



**FIGURA** 533 - Corte transversal de 4 frutos diferentes (heterocarpos) formados na parte aérea de um mesmo indivíduo de *Fedia cornucopiae*: 1, fruto mirmecocórico ou "elaiosómico"; 2, fruto em forma de concha; 3) fruto ligeiramente alado; 4, fruto espalmado (muito comprimido). Estruturalmente o ovário apresenta três lóculos, dois dos quais se tornam estéreis e se transformam em câmaras aeríferas bastante extensas, excepto nos frutos espalmados. Os frutos elaiosómicos apresentam um ealiosoma bem desenvolvido estando, por isso, melhor adaptados à zoocoria. Os frutos alados estão melhor adaptados à anemocoria. ROTH (1977).

# ANFICARPIA

Alguns espermatófitos, como é o caso de *Vicia sativa* subsp. *amphicarpa*, produzem dois tipos de frutos, uns que amadurecem fora do solo ou seja em contacto com o ar (**aerocárpicos**) e outros enterrados no solo (**geocarpia)**. Este fenómeno é conhecido por **anficarpia**. Do ponto de vista anátomo-morfológico os frutos aéreos são normalmente mais complexos pois apresentam normalmente a diferenciação de uma região de deiscência o que não acontece, por regra, nos frutos subterrâneos.

Os frutos subterrâneos tendem também a apresentar um menor desenvolvimento e um menor número de sementes. Uma espécie **geocárpica** bem conhecida é a planta do amendoim (*Arachis hypogaea)* que como sabemos apresenta frutos **hipógeos**.

# 11. A SEMENTE

## 11.1. INTRODUÇÂO

A semente tem origem no desenvolvimento do **óvulo** (ou **rudimento seminal**) fecundado.

Cada óvulo está ligado à placenta do ovário através dum curto cordão ou **funículo**, cujo ponto de união com o óvulo se designa hilo. Dos tegumentos do óvulo, o mais externo, **primina** origina a **testa**, camada mais externa do tegumento da semente, enquanto o mais interno, **secundina**, origina o **tégmen**. A pequena abertura nos tegumentos por onde ocorre normalmente a entrada do tubo polínico é o **micrópilo**. Em muitos óvulos o funículo alongado adere a estes formando a **rafe**. Nestes casos a região oposta à rafe é designada **anti-rafe**. A **calaza** é a região onde normalmente termina o feixe condutor que alimenta o óvulo.

A semente considera-se, em geral, constituída por duas partes:

a) o **tegumento**, invólucro que lhe garante uma certa hermeticidade, e compreende frequentemente duas camadas histologicamente mais ou menos distintas, do exterior para o interior, a **testa** e o **tégmen**;

b) a **amêndoa**, contendo o embrião e muitas vezes também tecido de reserva, como sejam o **endosperma**, o **albúmen** ou o **perisperma** (consoante os casos).

Como regra a testa, apresenta-se mais ou menos esclerificada e cutinizada, para melhor garantir a hermeticidade do conjunto. Excepcionalmente, como acontece na romãzeira, a testa, apresenta-se carnuda, constituindo a parte comestível dos frutos.

Tudo o que está no interior do tegumento, ou seja o embrião e o tecido de reserva, é designado por amêndoa. Nas gimnospérmicas, o tecido de reserva, endosperma (ou endosperma primário), tem geralmente origem anterior à fecundação daí que, como regra, as sementes tenham quase o mesmo tamanho que os óvulos que as originaram. Pelo contrário, nas angiospérmicas, que apresentam dupla fecundação, o tecido de reserva, triplóide, o albúmen (ou endosperma secundário) é de origem posterior à fecundação.

As reservas apresentam-se geralmente na forma sólida, excepto em casos muito raros, como é o caso do coqueiro (*Cocos nocifera*).

Nem sempre as reservas se apresentam num tecido à parte. Em muitos casos as reservas podem encontrar-se no próprio embrião, normalmente nos cotilédones (como acontece nas leguminosas) ou raramente no hipocótilo (e.g., *Bertholletia excelsa).*

O embrião tem origem no oosfera fecundada e apresenta-se normalmente diferenciado em radícula(s), caulículo (hipocótilo, epicótilo), cotilédone(s) e plúmula (ou gémula).

Como regra, nas eudicotiledóneas os cotilédones são dois e nas monocotiledóneas apenas um, mas existem inúmeras excepções.

Em certos grupos vegetais, como acontece nas orquidáceas, o embrião apresenta-se indiferenciado e as reservas são insuficientes pelo que o êxito da germinação das sementes está obrigatoriamente dependente do estabelecimento de simbioses com fungos do solo.

Em geral, as sementes apresentam um único embrião. A poliembrionia é rara nas angiospérmicas embora seja relativamente frequente nas gimnospérmicas.

No tegumento externo de certas sementes, e com origem em pontos bastante distintos (no funículo, no micrópilo, no hilo, na rafe ou na calaza) e atingindo dimensões bastante variáveis, formam-se por vezes excrescências, arilos, cuja função é, como regra, a de atrair diversos animais que assim ajudam à sua disseminação zoocórica.

A semente pode apresentar inúmeras adaptações estruturais no sentido de melhor favorecerem a sua dispersão seja pelo vento, pelos animais, pela água .. etc.

Certas espécies, apresentam **heterospermia acentuada** cujo significado pode muito bem ser interpretado como uma adaptação a várias formas de disseminação, **policorismo**; as sementes num mesmo indivíduo assumem anátomo-morfologia muito distintas.

A forma, a cor, o aspecto da superfície e sobretudo as dimensões das sementes (desde as minúsculas sementes das orquidáceas até às sementes com mais de 10 Kg de *Lodoicea maldivica* ) podem ser muito variáveis.

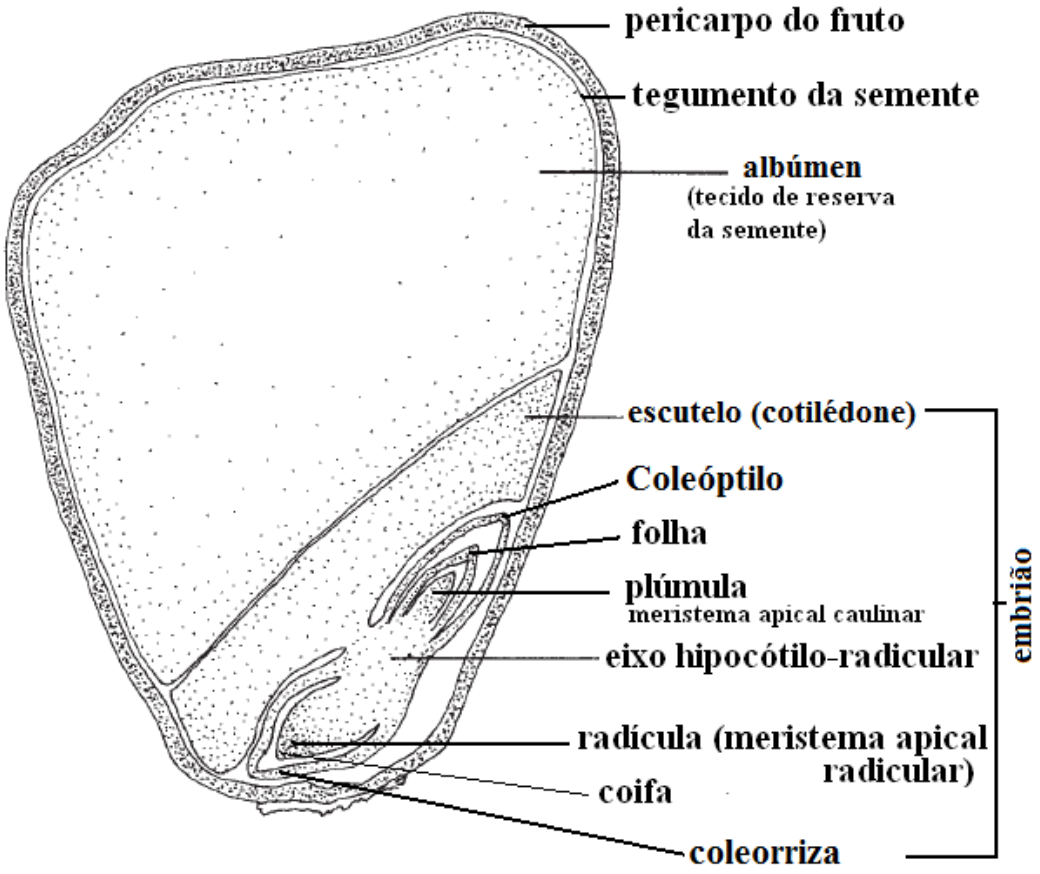



**FIGURA** 534- Corte longitudinal da cariopse do milho (*Zea mays*). Em rigor, trata-se não de uma semente mas de um fruto monospérmico, indeiscente, cujo pericarpo se encontra intimamente ligado ao tegumento da semente. É normalmente aceite que o escutelo é homólogo do limbo do cotilédone enquanto o coleóptilo é homólogo da bainha do cotilédone. JOHRI (1984).

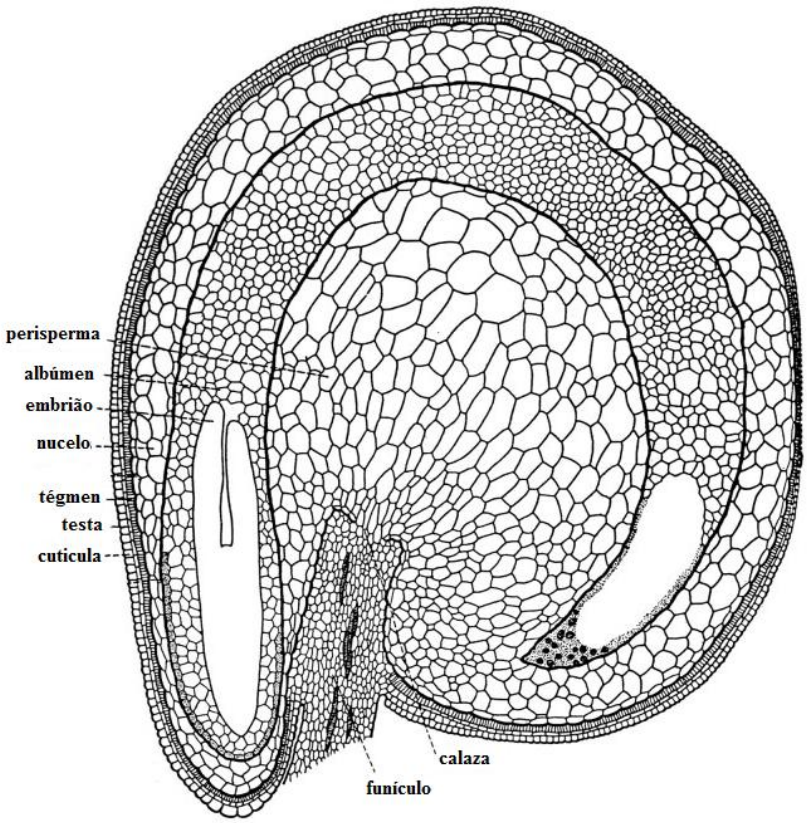



**FIGURA** 535- Corte transversal da semente de uma eudicotiledónea, *Beta vulgaris* (beterraba). JOHRI (1984).

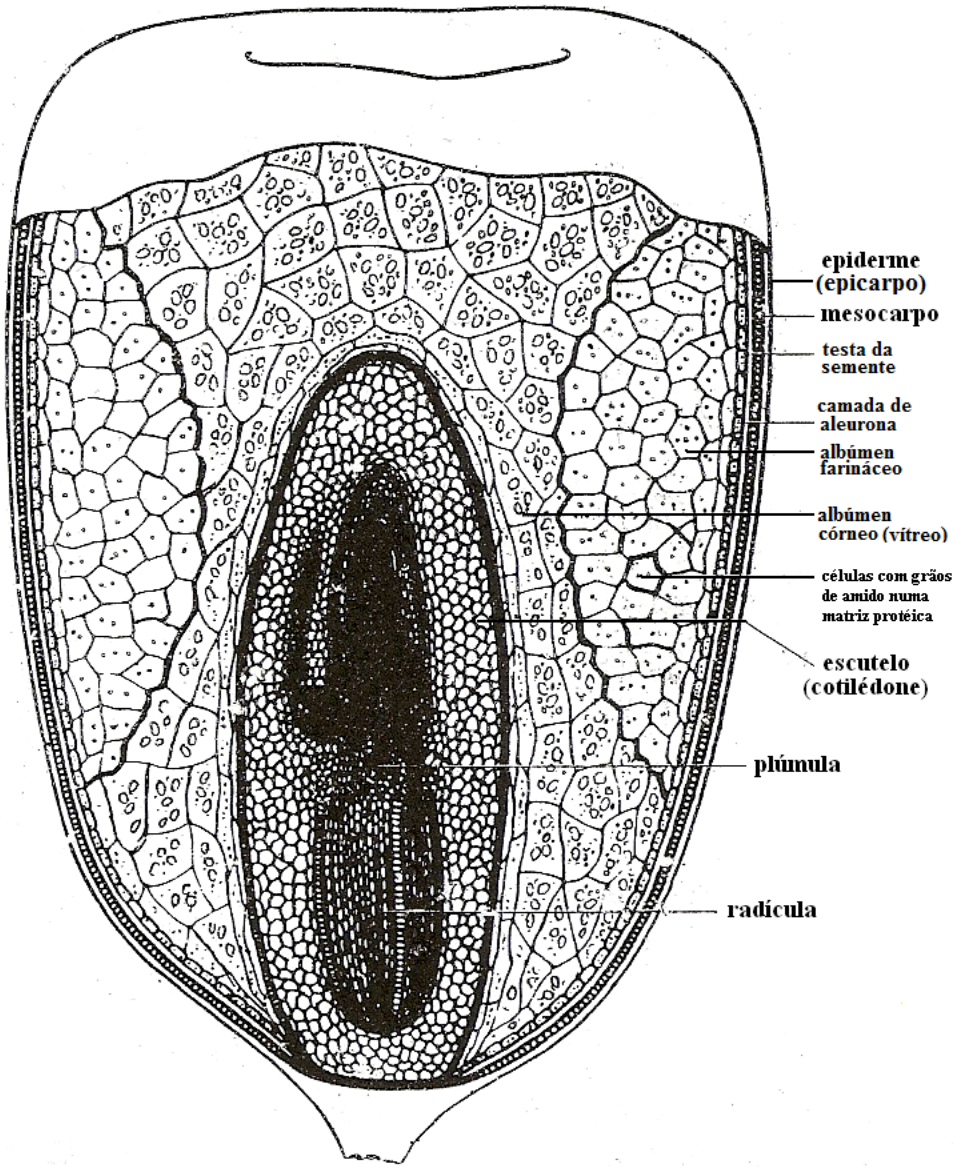



**FIGURA** 536- Corte longitudinal da cariopse do milho (*Zea mays*) ilustrando a relação do embrião com as substâncias de reserva, camada de aleurona, albúmen córneo (vítreo) e albúmen farináceo. A camada mais externa do albúmen é designada de camada de aleurona, é muito rica em proteínas e desempenha um papel importante na germinação da semente. O pericarpo do fruto compreende, epicarpo (epiderme) e mesocarpo. A testa corresponde ao tegumento da semente. JOHRI (1984).

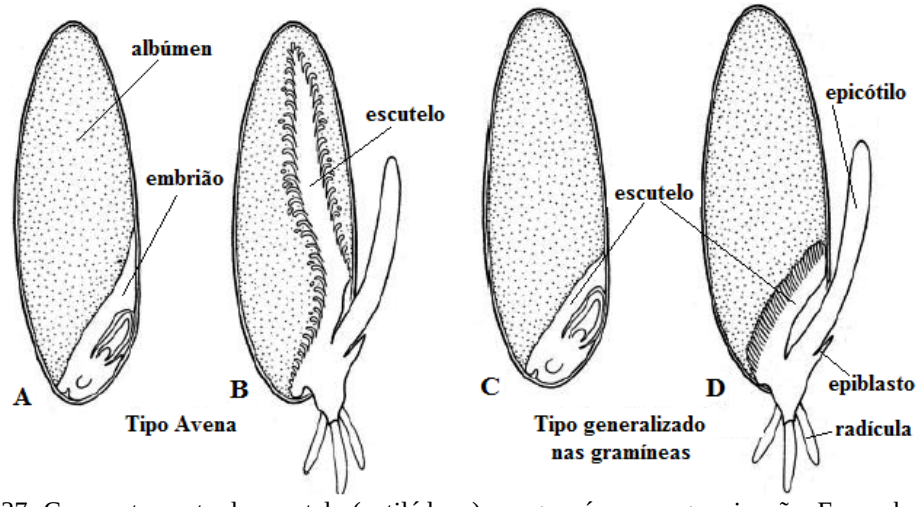



**FIGURA** 537- Comportamento do escutelo (cotilédone) nas gramíneas na germinação. Em ambos os casos o escutelo desenvolve expansões haustoriais para absorver os nutrientes do albúmen e transmiti-los ao embrião em crescimento: A. O escutelo alonga-se extraordinariamente; B, o escutelo aumenta de volume. LERSTEN (2006).

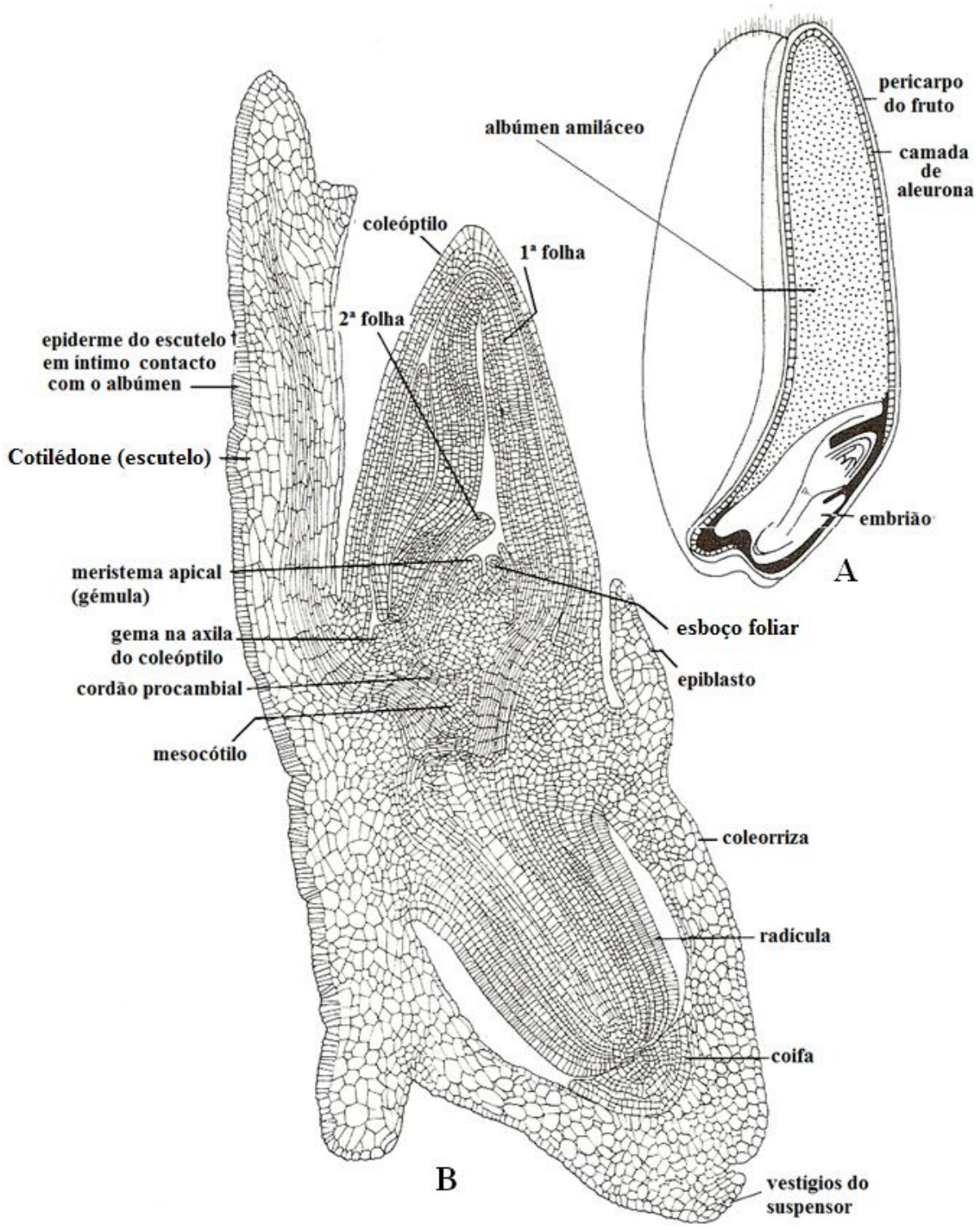



**FIGURA** 538- A, diagrama da cariopse de trigo (*Triticum aestivum*) observando-se a localização do embrião, o albúmen e o pericarpo do fruto. Em rigor, trata-se não de uma semente mas de um fruto monospérmico, indeiscente, cujo pericarpo se encontra intimamente ligado ao tegumento da semente; B, pormenor do embrião, em corte longitudinal. O escutelo é homólogo do limbo do cotilédone enquanto o coleóptilo é homólogo da bainha do cotilédone. Segundo outros autores o epiblasto pode ser considerado um cotilédone rudimentar. FAHN (1990).

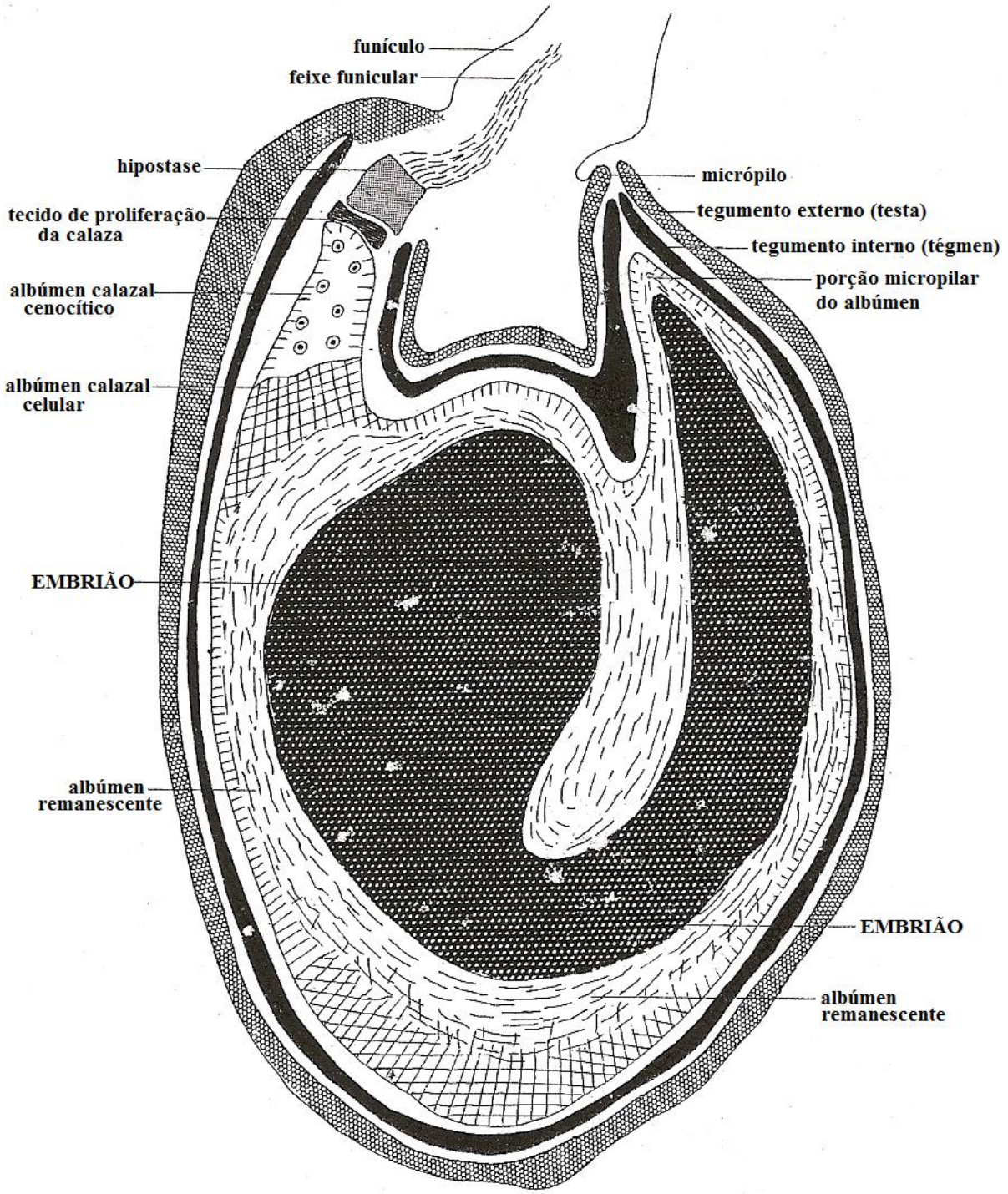



**FIGURA** 539- Corte transversal da semente de *Iberis amara*, observando-se o tegumento constituído por testa e tégmen, um embrião com dois cotilédones e tecido de reserva com natureza e localização bastante diversa. JOHRI (1984).

# 11.2. TEGUMENTO

As características do tegumento dependem, em primeiro lugar das características dos óvulos (número e espessura dos tegumentos) e em segundo lugar do tipo de evolução destes mesmos tegumentos durante o desenvolvimento e maturação das sementes.

O tegumento (ou casca) das sementes, nomeadamente a sua camada mais externa, a testa, apresenta-se normalmente cutinizada e/ou esclerificada, por forma a melhor garantir, uma certa hermeticidade, face aos agentes exteriores.

As sementes de *Canna*, apresentam um tegumento (e albúmen também) extraordinariamente rijo. As sementes de *Canna brittonii*, foram outrora, largamente utilizadas no Novo Mundo como unidade de peso, à

semelhança do que acontecia no Velho Mundo com as sementes da alfarrobeira (*Ceratonia siliqua*), unidade importante de peso no comércio do ouro. As sementes de *Canna bidentata* são utilizadas no fabrico artesanal de pequenas jóias.

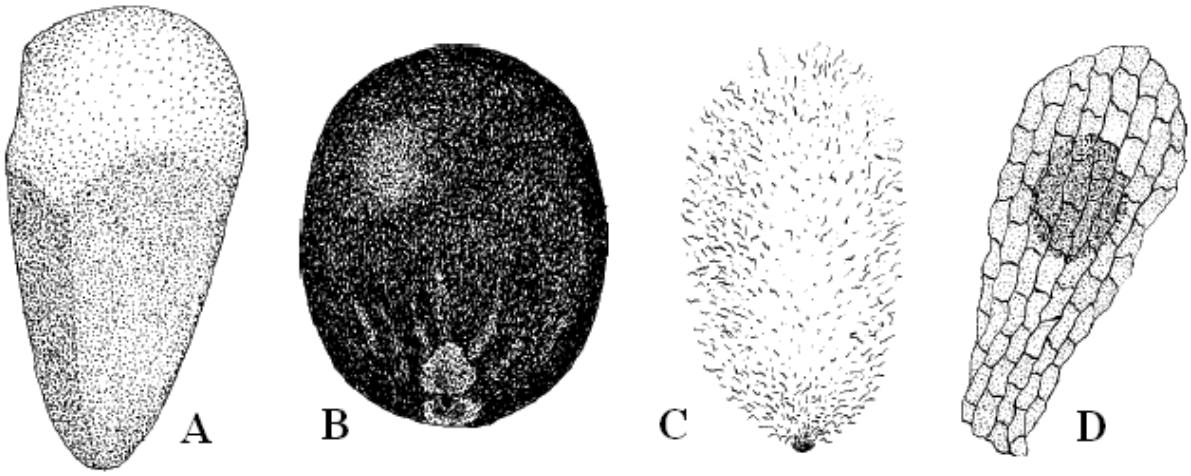



**FIGURA** 540- Aspecto externo de algumas sementes muito particulares: A, semente da romãzeira *(Punica granatum)* com sarcotesta, ou seja, um tegumento cuja camada externa (testa) é carnudo e constitui a parte comestível do fruto; B, semente de *Canna* sp, com um tegumento (e albúmen também) extraordinariamente rijo; C, semente do algodoeiro (*Gossypium hirsutum*). O tegumento apresenta-se revestido por um conjunto muito denso de pêlos que a seguir à fecundação se desenvolvem extraordinariamente vindo a constituir o algodão; D, semente de uma orquídea, *Platantera hyperborea*, com um albúmen escasso e um embrião rudimentar, indiferenciado, como aliás acontece na generalidade das orquidáceas. BOJNANSKY & FARGASOVA (2007).

No caso mais geral em que os óvulos apresentam dois tegumentos (primina e secundina), frequentemente apenas o externo contribui para a formação do futuro tegumento da semente, pois que o interno desintegra-se mais cedo ou mais tarde. Considera-se por isso que as **sementes unitegumentadas** apenas apresentam a testa. Em casos excepcionais, como acontece em algumas espécies parasíticas (*e.g.*, Santalaceae, Loranthaceae), as sementes são **desprovidas de tegumentos**.

A estrutura dos tegumentos é como regra bastante complexa e variável. Mesmo nos casos em que se distinguem duas camadas, cada uma delas pode ser constituída por um número variável de assentadas de células. No caso mais geral, a camada externa (testa) compreende células de parede fortemente lenhificada e a mais interna (tégmen) consiste de células parenquimatosas de parede primária delgada. No entanto, em muitos sementes a camada constituída por tecidos com função essencialmente mecânica é a camada interna e não a mais externa.

O tegumento de algumas espécies apresenta estomas mas não existe suficiente prova experimental da sua funcionalidade.

Segundo BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) o tegumento externo de certas sementes, nomeadamente no caso de algumas sementes hidrocóricas, pode apresentar-se constituído por células espessadas com suberina, como se de um súber se tratasse.

A presença de tecidos secretores no tegumento das sementes é relativamente rara. No entanto, células secretoras de taninos desenvolvem-se no tegumento de algumas sementes e parecem estar relacionadas com a função de protecção contra predadores e microrganismos, ao conferirem maior dureza e adstringência às sementes. Cristais de oxalato de cálcio, isolados ou constituindo drusas ou ráfides, podem ocorrer em diversas partes dos tegumentos das sementes. A presença de uma calote de células com paredes suberizadas é comum na região da calaza. Estas células podem, também, estar presentes nos tegumentos de sementes hidrocóricas; formando uma camada impermeabilizantes nos tecidos que asseguram a flutuação da semente, evitando a entrada de água.

Laticíferos e canais de resina podem ser observados, por exemplo, em Clusiaceae; idioblastos oleíferos ocorrem, por exemplo, em Lauraceae e Meliaceae*;* cavidades mucilaginosas estão presentes na testa e no tégmen de certas Sterculiaceae e no tégmen de algumas Ebenaceae.

Estomas têm sido observados na epiderme externa da testa em cerca de 30 famílias de angiospérmicas BOESEWINKEL & BOUMAN, 1984).

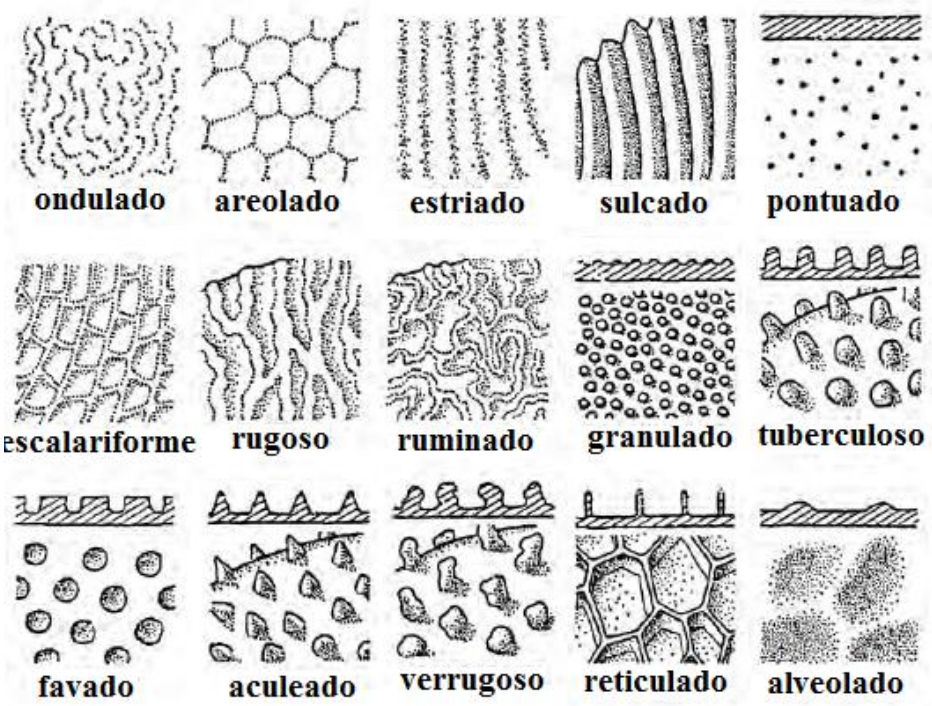



**FIGURA** 541 – Alguns dos tipos mais correntes de ornamentação da testa das sementes. BOJNANSKY & FARGASOVA (2007).

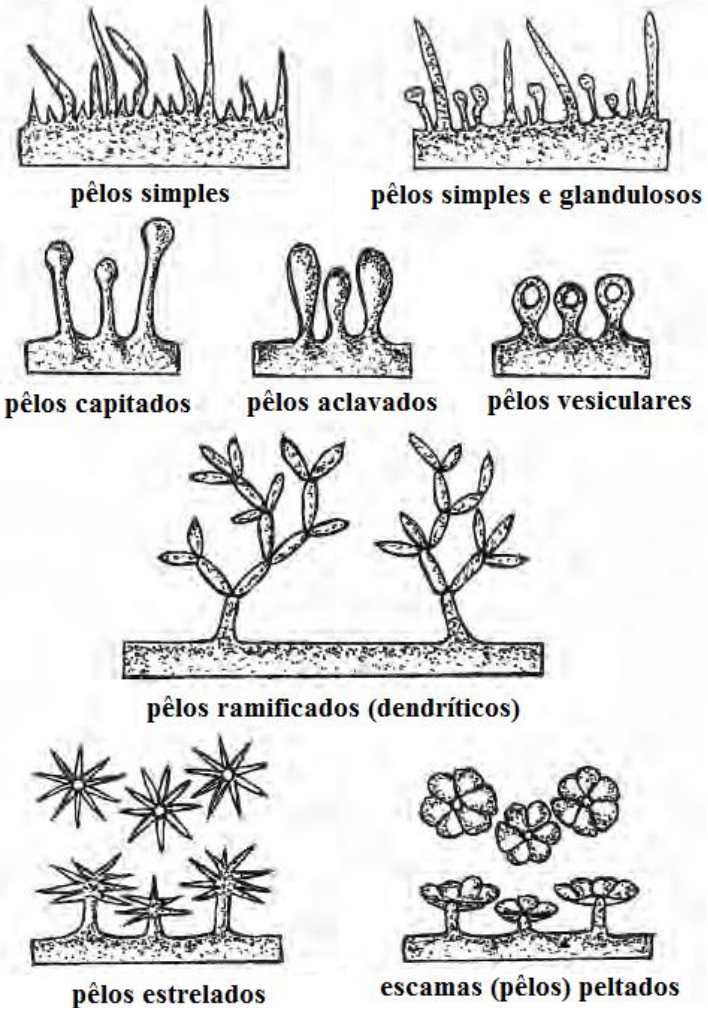



**FIGURA** 542 – Alguns dos tipos mais correntes de tricomas que podem ocorrer na testa das sementes. BOJNANSKY & FARGASOVA (2007).

**Alguns exemplos:**

**- SEMENTE DO FEIJOEIRO (*Phaseolus vulgaris* )**

A camada externa (testa) é unisseriada e formada por escleritos (macroescleritos), células prismáticas, alongadas, com parede desigualmente espessada, lúmen geralmente mais largo na base, que se dispõem em paliçada sem espaços intercelulares. Estes **macroescleritos** são típicos das leguminosas, sendo conhecidos por **células de Malpighi**. Em corte transversal pode observar-se uma linha contínua, ténue, de luz, que passa pelo interior das células de Malpighi e é paralela à parede tangencial das células. Esta **linha lúcida**, deve-se ao facto da refracção da luz aí ser diferente da parte restante das células, devido a uma orientação diferente das microfibrilas. Noutras leguminosas crê-se que seja devida à deposição de gotículas de cera.

O tégmen compreende várias assentadas de células parenquimatosas.

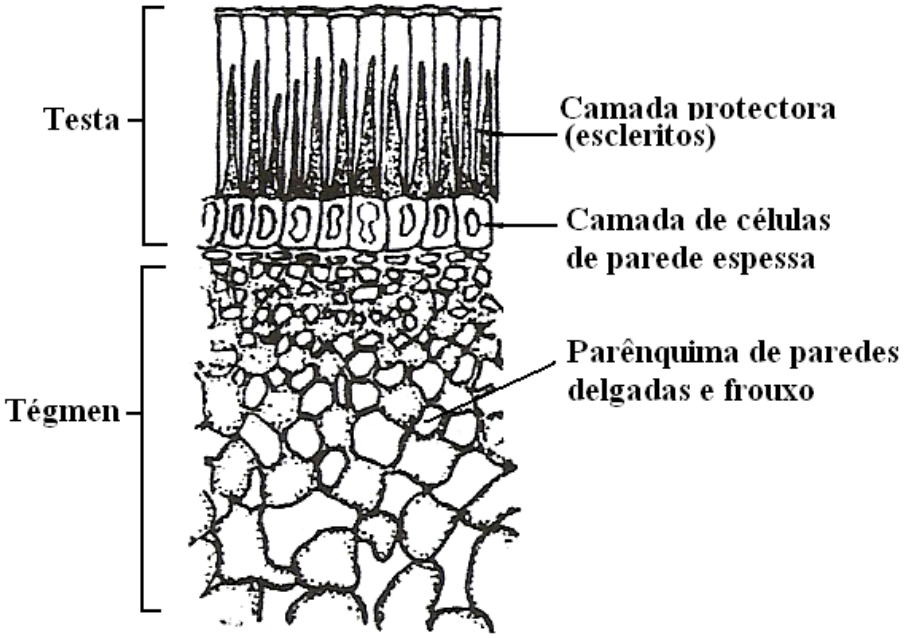



**FIGURA** 543 - Estrutura do tegumento da semente do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*). VASCONCELLOS & COUTINHO (1960).

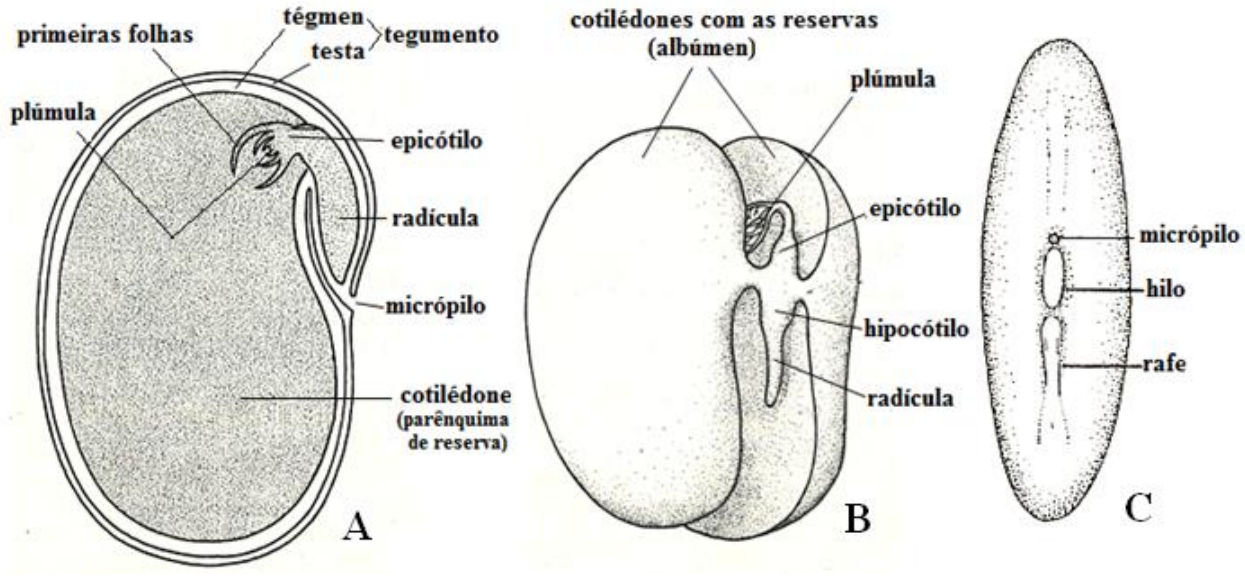



**FIGURA** 544 - Semente do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*): A, corte longitudinal; B, diagrama (depois de retirado o tegumento); C, aspecto geral com vista pela região onde o óvulo se encontrava ligado à placenta do ovário (hilo).

**- SEMENTE DA COUVE (*Brassica oleracea* )**

O tegumento apresenta do exterior para o interior: uma assentada de células com mucilagens; uma assentada de células de paredes desigualmente espessadas com lenhina; duas fiadas de células parenquimatosas.

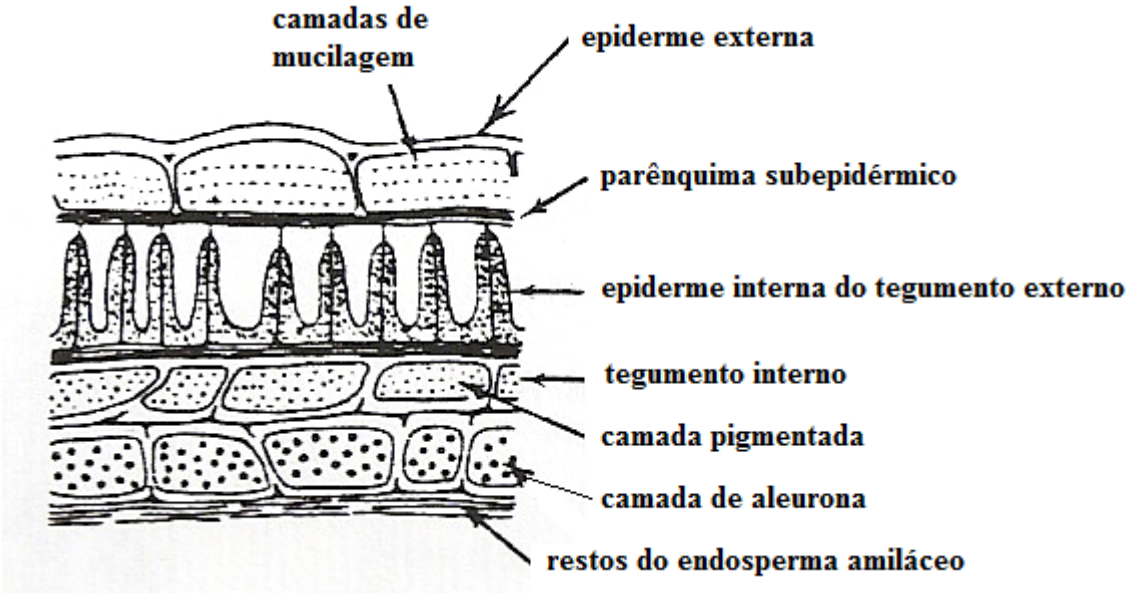



**FIGURA** 545 - Estrutura do tegumento da semente da couve (*Brassica oleracea*), incluindo também a camada de aleurona (da amêndoa). ESAU (2002).

**- SEMENTE DO LINHO (*Linum usitatissimum* )**

O tegumento compreende do exterior para o interior: uma assentada de células com a parede externa fortemente cutinizada e contendo mucilagens; duas assentadas de células parenquimatosas; uma camada de escleritos.

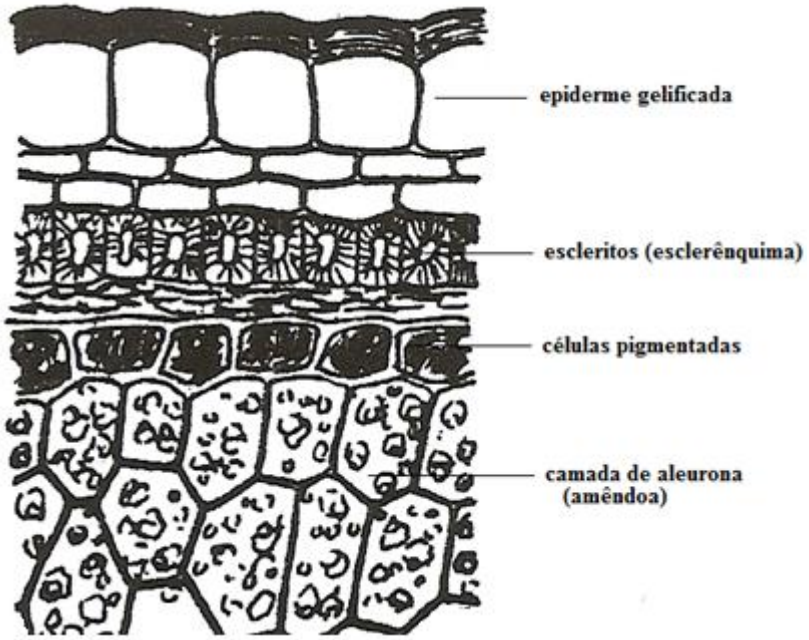



**FIGURA** 546 - Estrutura da semente do linho, *Linum usitatissimum*, (tegumento e parte da amêndoa). VASCONCELLOS & COUTINHO (1960).

**- SEMENTE DO RÍCINO (*Ricinus communis* )**

O tegumento apresenta mais ou menos distintas duas camadas:

-uma externa fortemente endurecida (testa) que inclui no seu todo várias assentadas de células parenquimatosas e uma assentada de escleritos;

-uma interna, menos espessa (tégmen), constituída por várias assentadas de células parenquimatosas.

**- SEMENTE DA BELADONA (*Atropa bella-donna* )**

O tegumento da beladona como aliás da maioria das solanáceas é muito delgado e compreende uma camada externa de células de paredes fortemente lenhificada (escleritos) e outra assentada subjacente de células parenquimatosas.

# 11.3. AMÊNDOA

A amêndoa da semente compreende no caso mais geral um embrião e tecido de reserva ou menos frequentemente apenas embrião já que as reservas se encontram contidas neste e o tecido de reserva é ausente ou remanescente.

Nas gimnospérmicas, o tecido de reserva é de origem anterior á fecundação designando-se por isso por endosperma ou endosperma primário.

Nas angiospérmicas, as reservas originam-se a seguir à fecundação, como resultado das divisões sucessivas do zigoto secundário (célula-mãe do albúmen, triplóide) e tomam a designação de albúmen ou endosperma secundário.

Distinguem-se normalmente 3 tipos principais de albúmen:

1) **albúmen nuclear (cenocítico)**, em que as primeiras divisões do zigoto não são acompanhadas da formação da correspondente parede celular. Algumas paredes podem formar-se mais tarde, pelo menos em parte do albúmen;

2) **albúmen celular**, em que as divisões do zigoto são acompanhadas da formação das correspondentes paredes celulares;

3) **albúmen helobial**, um tipo de certa forma intermédio entre os anteriores, em que o zigoto começa por dividir-se em duas células desiguais, com as respectivas paredes, uma das quais evolui para uma estrutura cenocítica e a outra ou não se divide ou empreende apenas um número reduzido de divisões (e neste caso sem formação das paredes celulares).

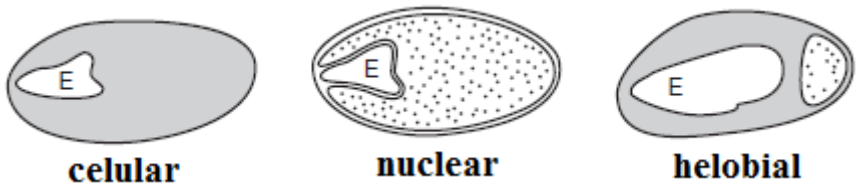



**FIGURA** 547 – Representação dos 3 tipos principais de albúmen. E, embrião; estrutura cenocítica (ponteado); estrutura celular (cinzento).

As sementes de algumas angiospérmicas (*e.g.*, Piperaceae, Nymphaeaceae), além de albúmen, apresentam ainda um tecido de reserva com origem bastante distinta, mais concretamente formado a partir do nucelo (e portanto exterior ao saco embrionário) que se designa, por isso, de **perisperma**.

Qualquer destes tecidos de reserva consta de parênquima, que recebe a designação de amiláceo, lipídico, proteico, ou outra, consoante a natureza da reserva principal.

O albúmen pode ser constituído por um tecido parenquimatoso de células com parede primária delgada e neste caso as substâncias de reserva (glúcidos, lípidos, proteínas) apresentam-se na forma de grânulos, cristais ou em dissolução no citoplasma ou nos vacúolos. Outra situação, menos frequente, corresponde ao caso em que o tecido de reserva apresenta paredes espessas e as substâncias de reserva, estão contidas nas próprias paredes celulares, constituídas de camadas sobrepostas de celulose ou hemicelulose, que conferem ao tecido uma consistência duríssima, como acontece no **marfim-vegetal** *(Phytelephas macrocarpa).*

As paredes celulares do albúmen podem ser formadas por compostos que, em contacto com a água, têm a capacidade de absorvê-la em grande quantidade e de se intumescerem extraordinariamente, caso do **albúmen mucilaginoso** de certas leguminosas e convolvuláceas.

O **albúmen ruminado**, apresenta-se irregularmente sulcado devido a:

a) invaginações dos tecidos externos (nucelo ou tegumentos) para o seu interior (*e.g.*, Annonaceae, Aristolochiaceae, Palmae e Vitaceae);
b) alongamento desigual das células do tegumento da semente *(Passiflora* sp.);
c) actividade do próprio albúmen que digere o nucelo, causando irregularidades na sua superfície *(Coccoloba*, *Diospyros* e *Myristica*).

No caso em que as ruminações do albúmen são muito extensas e se interligam fala-se com maior propriedade em **albúmen labiríntico**.

BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) distinguem 7 tipos de **albúmen ruminado**.

Sabe-se pouco acerca das funções do albúmen ruminado. Julga-se que o aumento da superfície do albúmen possa ajudar à absorção de água e/ou nutrientes a partir dos tegumentos.

O albúmen ruminado ocorre com alguma frequência nas angiospérmicas.

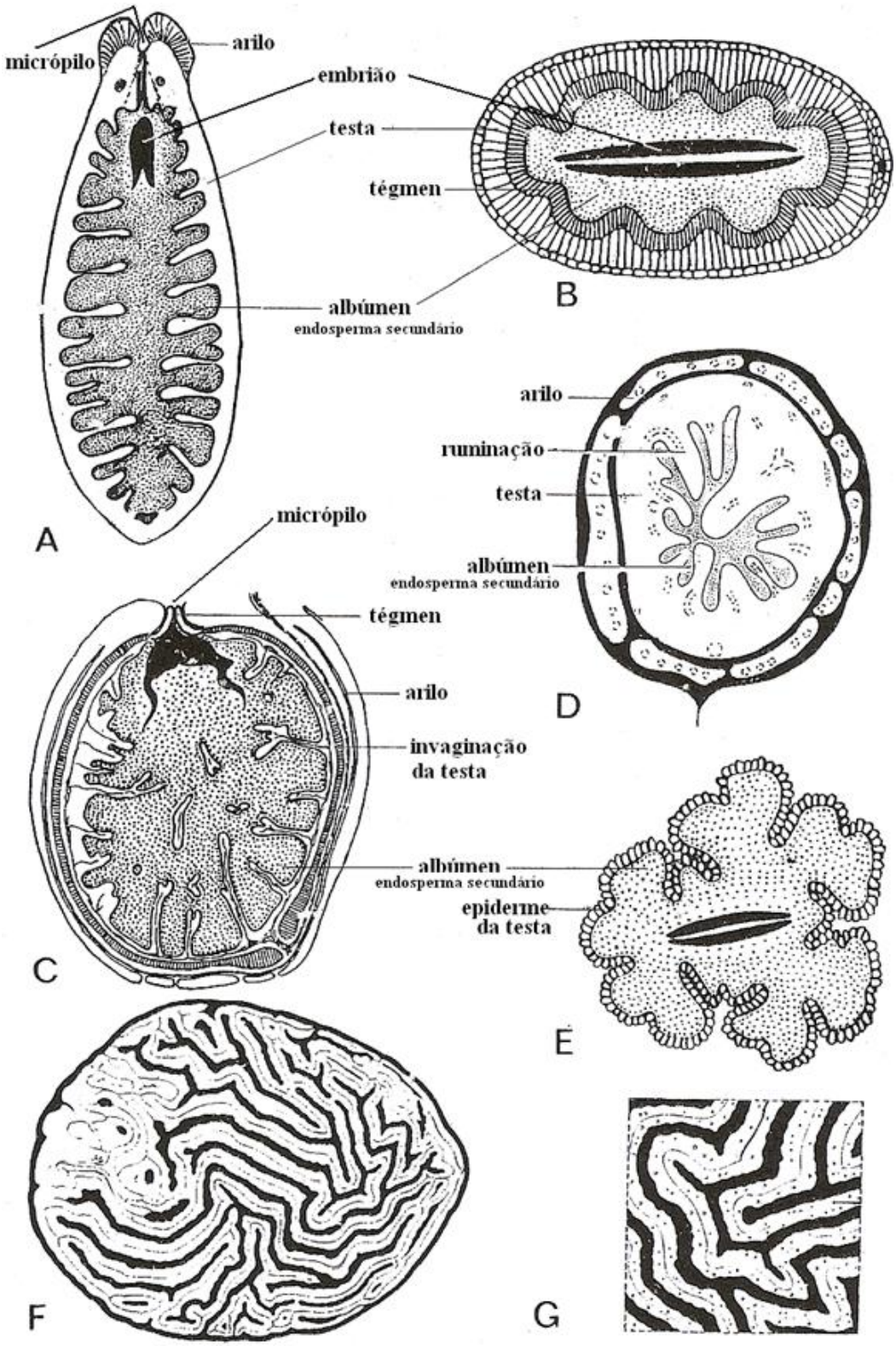



**FIGURA** 548 – Cortes longitudinais de sementes com albúmen ruminado (A-E) e labiríntico (F-G): A, *Annona squamosa*; B, *Passiflora calcarata*; C-D, *Myristica fragans*; D, corte transversal; E, *Coccoloba uvifera*, corte transversal; F-G, *Kingiodendron pinnatum*; G, pormenor da testa com invaginações para o interior dos cotilédones. JOHRI (1984).

Relativamente aos embriões, consoante os casos, podem apresentar uma maior ou menor diferenciação: enquanto na generalidade das Orchidaceae, os embriões se apresentam rudimentares e indiferenciados (sendo inclusive necessária a simbiose com fungos para que a germinação se efective, no caso mais geral eles apresentam-se bem diferenciados (cotilédones, radícula (s), hipocótilo, plúmula) e podem inclusive conter cloroplastos.

Por vezes forma-se mais do que um embrião numa mesma semente, **poliembrionia**. Nestes casos além do embrião normal resultante da fecundação da oosfera por um dos núcleos masculinos do tubo polínico, formam-se outros **embriões adventícios**, a partir de (JOHRI, 1984):

1) uma célula do nucelo (embrião nucelar);
2) uma sinergida;
3) uma das antípodas;
4) célula(s) do(s) tegumento(s).

Nas angiospérmicas, a poliembrionia pode ainda ser devida ao facto anormal de se terem formado num mesmo óvulo dois ou mais sacos embrionários.

Nas gimnospérmicas, e em particular nas coníferas, é frequente, num mesmo óvulo, formarem-se várias oosferas. Embora na maior parte dos casos apenas uma delas seja fecundada, num número reduzido de casos tal constitui a causa da poliembrionia.

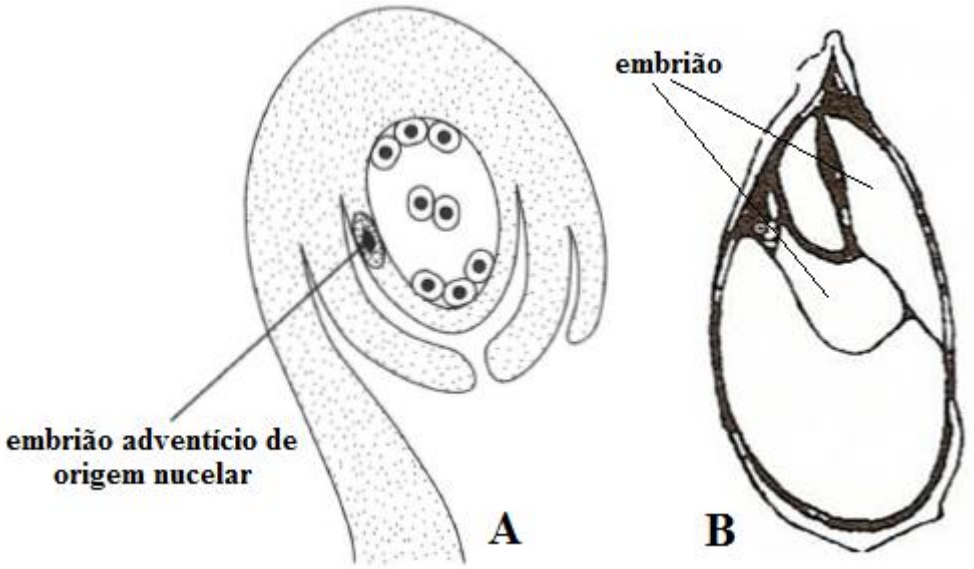



**FIGURA** 549 – Poliembrionia: A, diagrama ilustrando a origem de um embrião adventício de natureza nucelar; B, semente madura de *Citrus aurantium* (laranjeira) apresentando dois embriões. Adap. FONT QUER (1979).

As substâncias de reserva encontram-se geralmente no estado sólido. Raramente, como acontece nos coqueiros (*Cocos* spp.) e em certas gramíneas *(e.g. Limnodea arkansana)* as reservas encontram-se, pelo menos em parte, no estado líquido.

Os diversos tipos de sementes considerando a constituição da amêndoa e a natureza das reservas podem ser sintetizados como se segue:

**-Sementes das angiospérmicas:**

a) **sementes albuminadas** - embrião pequeno; albúmen grande; nucelo inexistente ou residual. Tipo muito frequente de semente. Ocorre em inúmeras famílias (*e.g.*, Gramineae, Papaveraceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Amarilydaceae).

b) **sementes exalbuminadas** - embrião grande; albúmen inexistente. As reservas estão contidas no próprio embrião normalmente nos cotilédones (*e.g.*, generalidade das leguminosas) ou então raramente no hipocótilo (*e.g.*, maioria das espécies das famílias Lecythidaceae, Caryocaraceae e Marcgraviaceae).

c) **sementes com albúmen remanescente** - numa situação intermédia entre as sementes albuminadas e as exalbuminadas incluem-se aquelas em que o albúmen não é transferido na integra para o embrião, como acontece em algumas leguminosas.

d) **sementes com perisperma a envolver o albúmen** - embrião pequeno, albúmen pequeno; generalidade das Piperaceae e Zingiberaceae, mas também nalgumas espécies das Chenopodiaceae e Caryophyllaceae.

e) **sementes rudimentares** – sementes com embriões rudimentares, indiferenciados, incompletamente desenvolvidos e com reservas escassas, sendo necessário o estabelecimento de simbioses com fungos para que a germinação tenha sucesso (*e.g.*, Orchidaceae).

**-Sementes das gimnospérmicas:**

e) **sementes com endosperma (ou endosperma primário)** - embrião de desenvolvimento variável acompanhado de reservas com origem anterior à fecundação, endosperma (em rigor **endosperma remanescente**, pois é o que resta do endosperma que não foi utilizado para a formação do embrião.

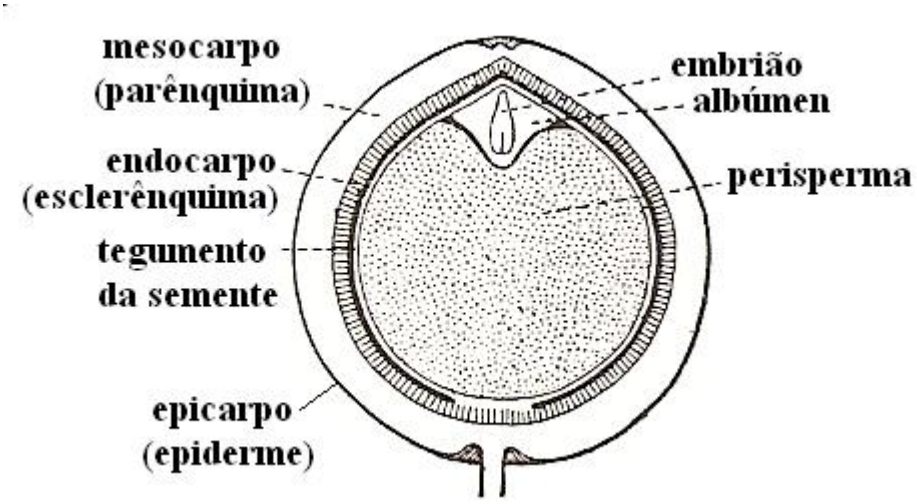



**FIGURA** 550 – Corte longitudinal de um fruto (drupa) de *Piper nigrum*. A semente apresenta um pequeno embrião, um albúmen escasso e um perisperma muito desenvolvido. STRASBURGER *et al.* (1994).

Numa classificação que merece bastante consenso, BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) consideram os seguintes **tipos estruturais de sementes**:

1. **Sementes basais**: 4 subtipos
   Embriões pequenos, estendendo-se apenas até metade do eixo maior da semente. Sementes geralmente médias a grandes. Albúmen abundante.

a) Com embrião rudimentar (*e.g.*, *Magnolia, Anemone, Trollius)*
b) Com embrião largo, periférico (*e.g., Nymphaea*)
c) Com embrião capitado (*e.g., Commelina*)
d) Com embrião lateral e periférico que pode exceder, nalguns casos, metade do maior diâmetro da semente (*e.g., Triticum*).

2. **Sementes periféricas** (1 único tipo)
   Embriões geralmente grandes, alongados e curvos; cotilédones estreitos ou expandidos. Albúmen, ou melhor, perisperma, central (*e.g., Beta vulgaris, Chenopodium album*).

**3. Sementes axiais** (7 subtipos).

a) Semente **linear axial** – 1 único tipo. Com embrião linear axial. Embrião várias vezes mais longo que largo, direito ou curvo. Cotilédones não expandidos. Semente geralmente não minúscula (*e.g., Pinus, Allium, Nicotiana)*

3.2. Semente **axiais minúscula**s - 2 subtipos.

a) Com embrião minúsculo. Sementes pequenas a minúsculas (*e.g. Drosera anglica*, *Campanula americana)*

b) Semente axial minúscula, com embrião indiferenciado (*e.g.*, Orchidaceae)

4. Sementes **folhosas axiais**: 4 subtipos. Com embrião grande e geralmente mais central do que periférico; cotilédones expandidos; sementes médias a grandes; albúmen geralmente muito reduzido, dado que as reservas se encontram nos cotilédones:
   a) Com embrião espatulado; cotilédones delgados a espessos, pequenos a grandes (e.g., *Ephedra, Cucumis, Vitis, Fraxinus excelsior*, *Ricinus communis*).
   b) Com embrião dobrado; cotilédones geralmente espessos (e.g., *Rhus, Trifolium, Arabidopsis, Lepidium, Brassica*).
   c) Com embrião pregueado; cotilédones geralmente delgados e largamente expandidos e pregueados (e.g., *Acer, Geranium, Pelargonium, Malva rotundifolia*).
   d) Com embrião do tipo "investing"; cotilédones espessos e largamente expandidos e envolvendo o pequeno caulículo; albúmen reduzido ou nulo (e.g., *Ceanothus, Fagus sylvatica*).

**Em termos evolutivos** parece merecer consenso afirmar-se que:

1. As sementes maduras das angiospérmicas primitivas apresentam um pequeno embrião emerso num albúmen abundante, ou seja, são do tipo das sementes basais.
2. A evolução deu-se no sentido do desenvolvimento de sementes com pouco ou nenhum albúmen e em que o embrião ocupa a maior parte da semente, ou seja, sementes do tipo folhoso, com embriões apresentando as reservas nos cotilédones.
3. Embriões pequenos ocorrem também nas gimnospérmicas primitivas, pelo que um aumento do tamanho do embrião parece ser uma tendência evolutiva muito importante e comum aos espermatófitos.

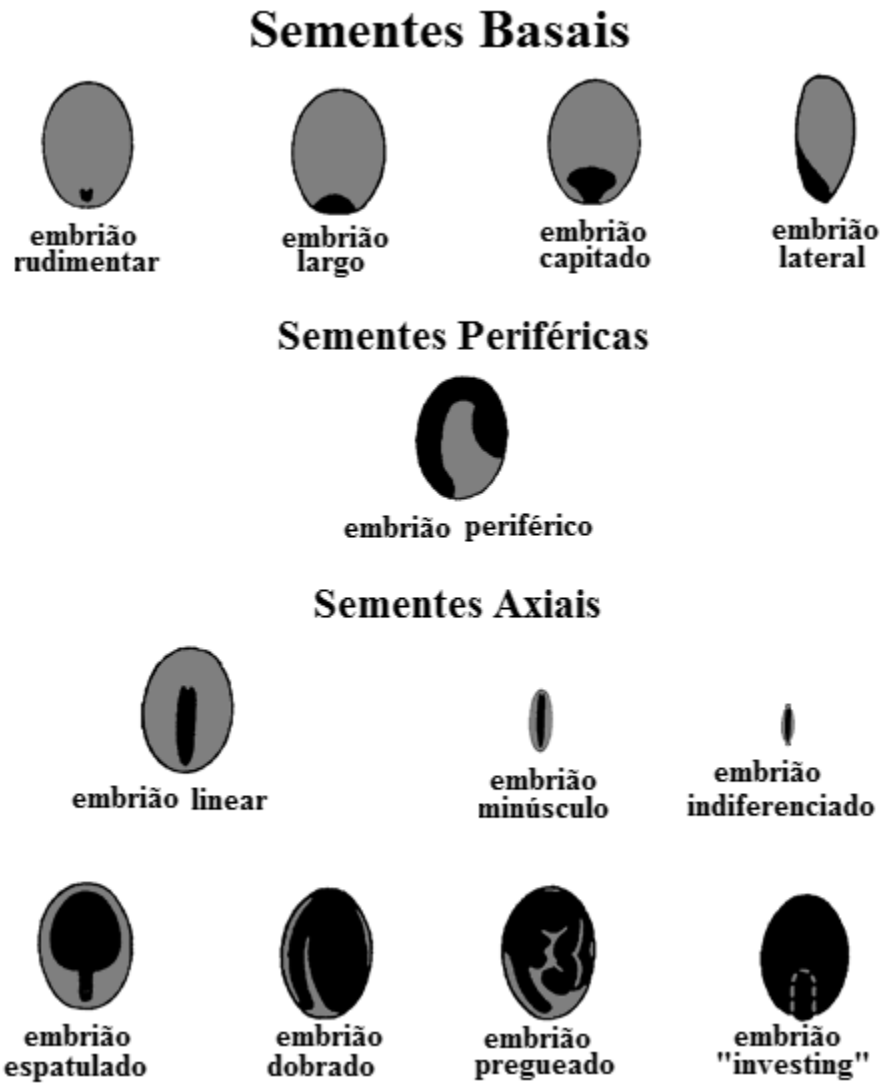



**FIGURA** 551 – Representação esquemática dos vários tipos estruturais de sementes (ver texto; o embrião encontra-se representado a negro). BOESEWINKEL & BOUMAN (1984).

As dimensões do embrião variam normalmente de forma inversamente proporcional com as dimensões do albúmen/endosperma. A classificação mais utilizada é a de Martin (1946) que considera os seguintes tipos de embrião: 1) **muito pequeno**, quando representa menos de 25% do volume das reservas; 2) **pequeno**, representa 25-50% do volume das reservas; 3) **médio**, representa 50-75% do volume das reservas; 4) **dominante**, representa mais de 75% do volume das reservas; 5) **total**, quando as reservas estão todas contidas no embrião.

# 11.4. DESENVOLVIMENTO DA SEMENTE

A forma geral das sementes respeita normalmente a forma dos óvulos. Como é sabido distinguem-se, neste particular os seguintes tipos principais de óvulos: **ortotrópico, anatrópico, hemitrópico, campilotrópico** e **anfitrópico**.

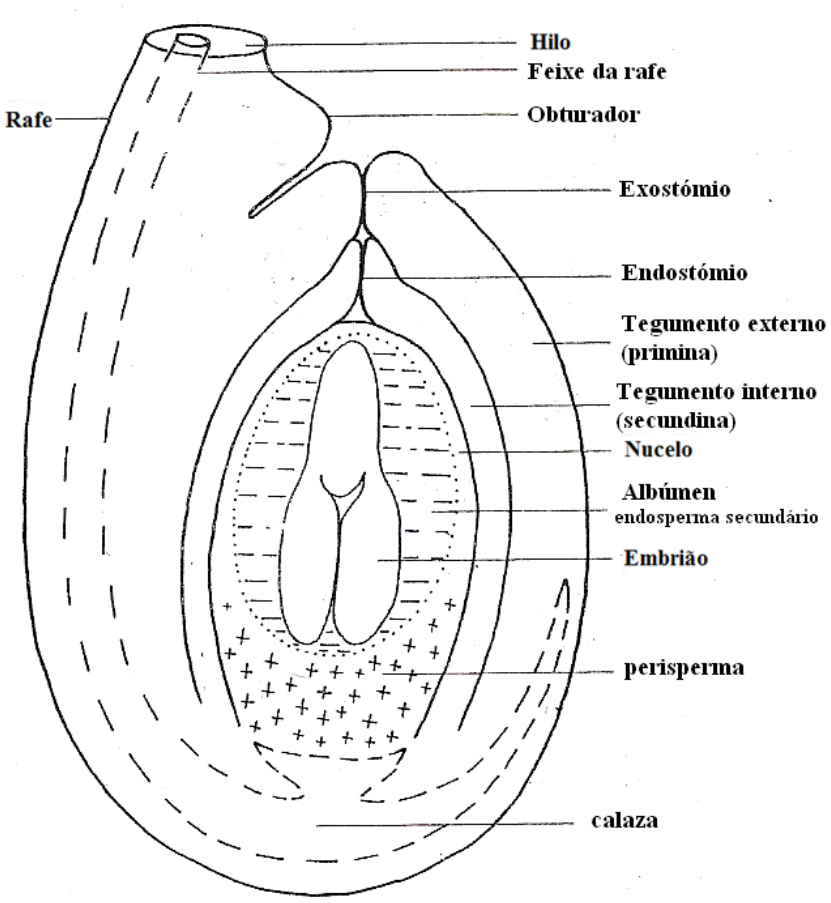



**FIGURA** 552 – Diagrama de uma semente campilotrópica de uma eudicotiledónea com dois tegumentos e com perisperma. RUDALL (2007).

Tendo presente algumas formas intermédias BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) distinguem 8 tipos principais de sementes no que respeita essencialmente à sua estrutura e forma geral.

- **semente anatrópica**, com origem num óvulo anatrópica, ocorre em cerca de 80% das angiospérmicas; o hilo está situado próximo do micrópilo, a rafe e a anti-rafe equivalem-se em extensão. O embrião é direito.
- **semente curva** ou **campilotrópica**; tem origem no óvulo anatrópico e a região oposta à rafe (**anti-rafe**), desenvolve-se mais do que a própria rafe.
- **semente obcampilotrópica**; originada num óvulo campilotrópico ou anatrópico; a rafe é mais longa que a anti-rafe (*e.g. Bauhinia forficata*)
- **semente ortotrópica**; desenvolve-se a partir do óvulo ortotrópico; tem simetria radial; não existe rafe e o hilo situa-se na extremidade oposta ao micrópilo (*e.g., Piper nigrum*).
- **semente hilar**; proveniente de um óvulo campilotrópico no qual o hilo se torna bastante extenso, podendo ocupar a maior parte da circunferência da semente (*e.g., Mucuna urens*).
- **semente hemitrópica**; com origem no óvulo hemitrópico; o micrópilo é deslocado para longe do hilo e o que parece ser a rafe (anti-rafe). É típica das Connaraceae.

- **semente pré-rafeal**; com origem no óvulo hemitrópico e muito semelhante à semente hemitrópica da qual se distingue pela presença de um feixe pré-rafeal (*e.g.*, Connaraceae).

- **semente paquicalazal**. A calaza cresce em todas as direcções e como esse crescimento ocorre abaixo do ponto de inserção dos tegumentos, a calaza substitui parcial ou totalmente os tegumentos da semente, ficando estes restringidos à região do micrópilo e permanecendo vestigiais (*e.g.*, *Trichila catigua*, Meliaceae).

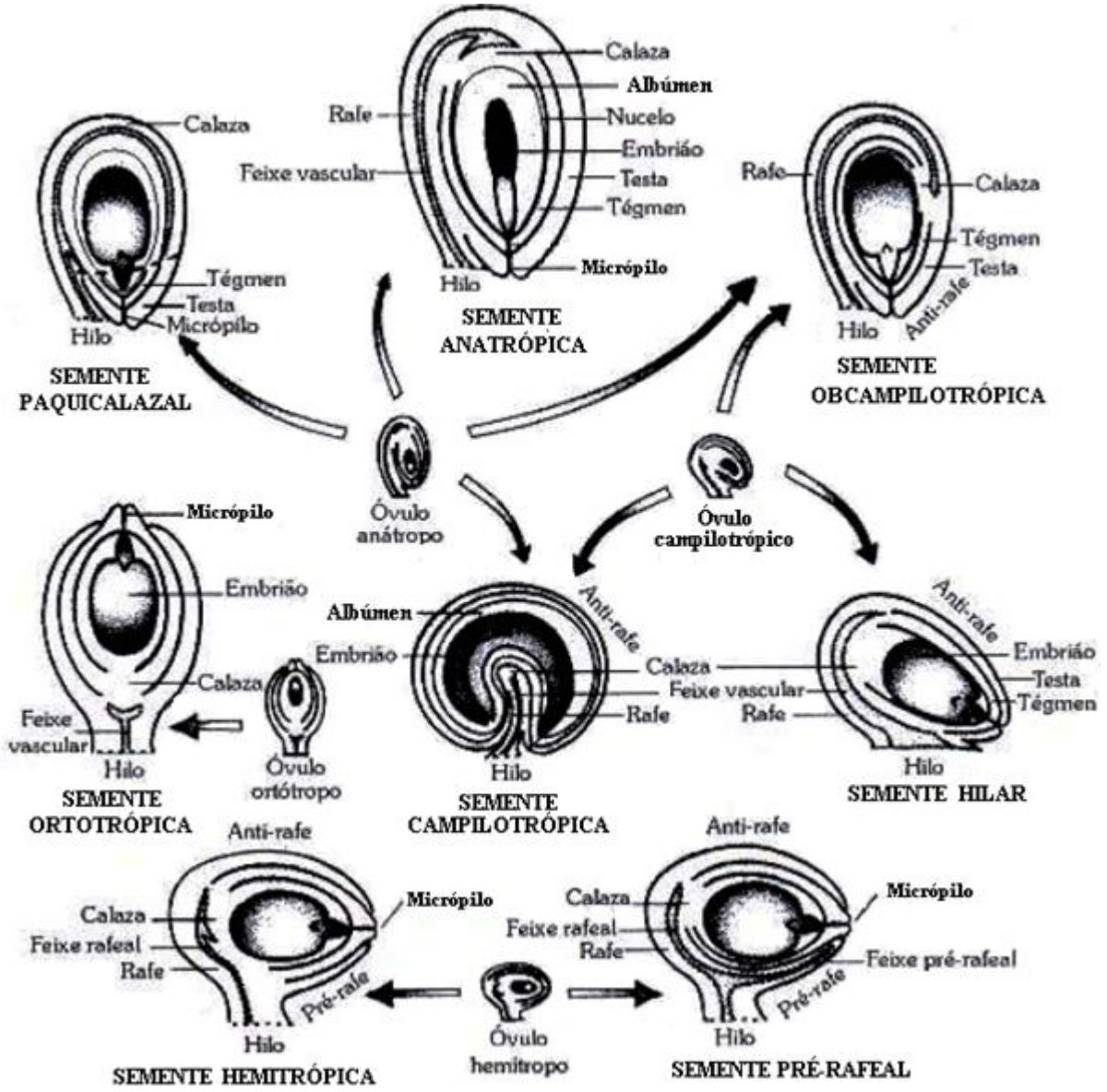



**FIGURA** 553 – Diagramas ilustrando os principais tipos de sementes no que respeita essencialmente à sua estrutura e forma geral. Adap. BOESEWINKEL & BOUMAN (1984)

A forma geral da semente depende normalmente do tipo de óvulo em que teve origem. No entanto, durante o desenvolvimento da semente, pode haver alterações na posição relativa das diversas estruturas do óvulo, dando origem a variações. Um mesmo tipo de óvulo pode originar sementes com diferentes características.

O óvulo anatrópico, que ocorre em cerca de 80% das famílias de angiospérmicas origina geralmente sementes direitas, na qual o hilo está situado próximo do micrópilo, a rafe e a região oposta à rafe se equivalem em extensão e o embrião é recto.

Na maioria das sementes de pequenas dimensões o número de células por que se apresentam constituídos os óvulos aumenta muito pouco a seguir à fecundação. Externamente as sementes limitam-se a óvulos diferenciados.

Pelo contrário, no caso de muitas sementes com dimensões razoáveis, caso de *Trichilia grandiflora*, cujas sementes atingem 10 cm de diâmetro, contra apenas 1 mm de diâmetro dos óvulos, embora o aumento de tamanho das células na fase pós-fecundação constitua uma componente importante do desenvolvimento da semente o certo é que se verifica igualmente um apreciável aumento do número de células.

As sementes resultantes de óvulos com apenas um tegumento apresentam normalmente um tegumento homogéneo, mais simples que o das sementes que têm origem em óvulos providos de tegumento externo e interno ou inclusive três tegumentos.

Frequentemente nos óvulos com dois tegumentos apenas o externo contribui para a formação do futuro tegumento da semente, pois que a secundina desintegra-se mais cedo ou mais tarde.

Os tegumentos do óvulos apresentam normalmente divisão tanto anticlinal como periclinal, mais intensa nuns casos e menos noutros e as suas células evoluem depois para diferentes especializações (diferenciações) consoante as espécies. Em todo o caso, **o tegumento da semente não dispensa geralmente a existência de uma camada mecânica (de protecção)**.

CORNER (1976) distingue 8 tipos de sementes consoante a origem e localização da camada de tecidos com função mecânica:

1- origem na epiderme da primina do óvulo; **sementes exotégmicas**;
2- nas células da parte média da primina; **sementes mesotégmicas**;
3- nas células internas da primina; **sementes endotégmicas**;
4- nas células mais externas da secundina do óvulo; **sementes exotésticas**;
5- nas células da parte média da secundina; **sementes mesotésticas**;
6- nas células internas da secundina; **sementes endotésticas**;
7- sementes em que falta totalmente uma camada mecânica ou esta se apresenta apenas diferenciada de forma muito incipiente; alguns frutos semi-carnudos (com caroço) em que a camada mecânica do tegumento pode ser dispensada.
8- sementes totalmente desprovidas de tegumento mesmo quando maduras, caso de algumas espécies, muitas das quais parasíticas, com óvulos rudimentares *(e.g, Crinum, Loranthus)* ou ainda de espécies com óvulos não rudimentares (e.g., algumas espécies das Apocynaceae, Menispermaceae e Rubiaceae*).*

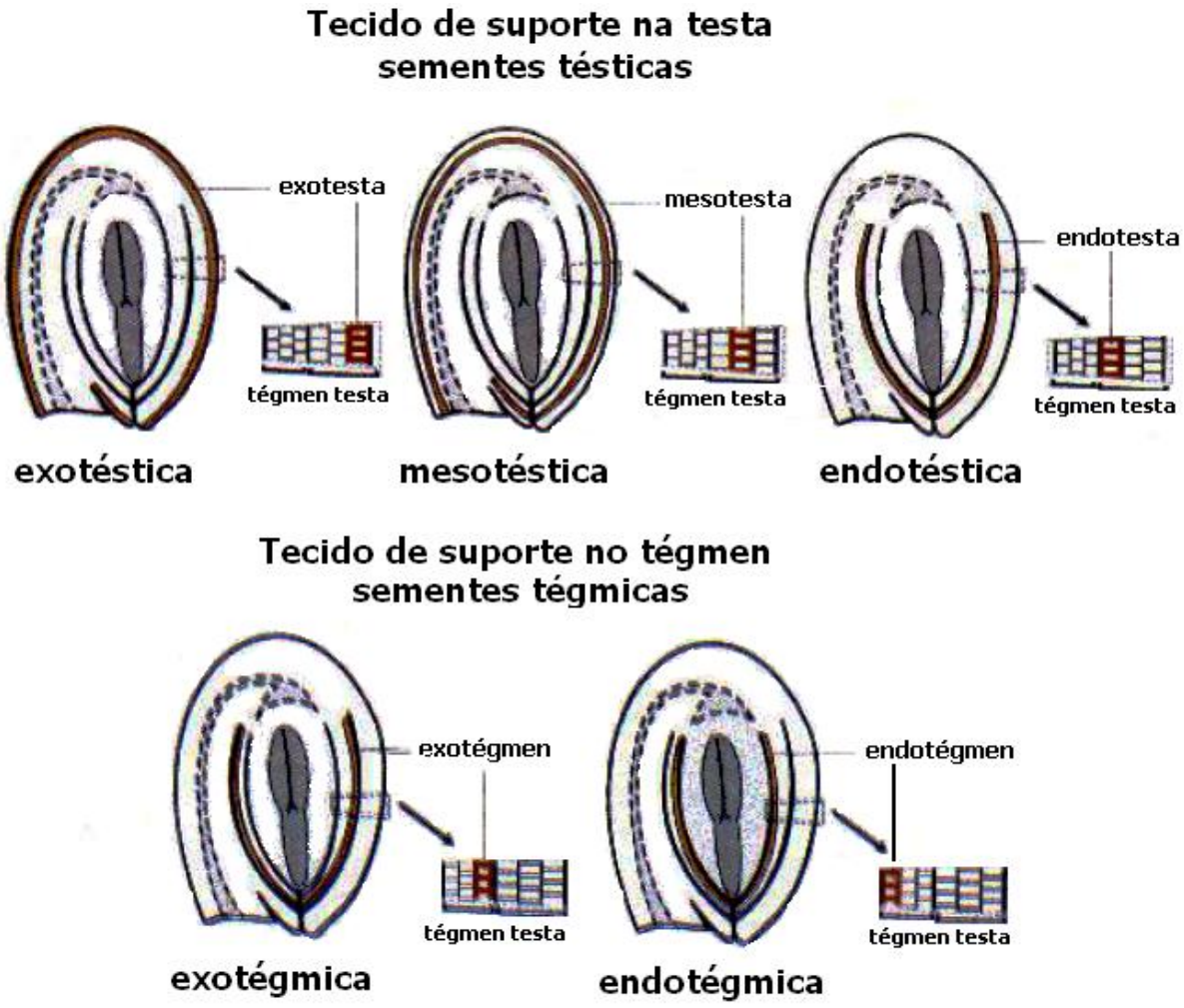



**FIGURA** 554 – Principais tipos de sementes com base na estrutura do seu tegumento, nomeadamente a localização da principal camada de tecido com funções mecânicas. Adap. CORNER 1986.

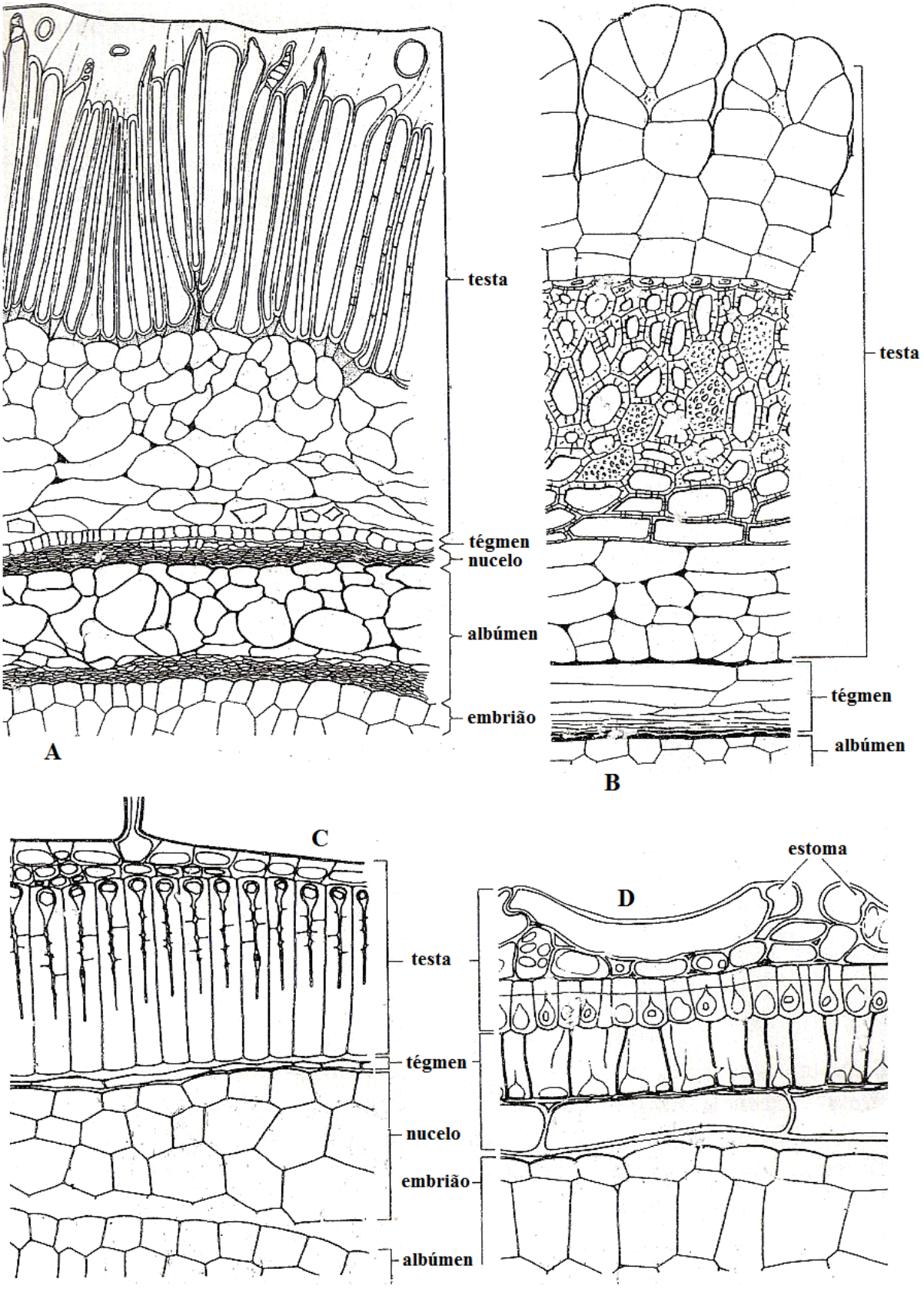



FIGURA 555 – Cortes transversais de sementes: A, semente exotéstica de *Citrus aurantium*; B, semente mesotéstica de *Anneslea crassipe*; C-D, sementes endostésticas de *Polygala vulgaris* (C) e *Geranium pratense* (D). JOHRI (1984).

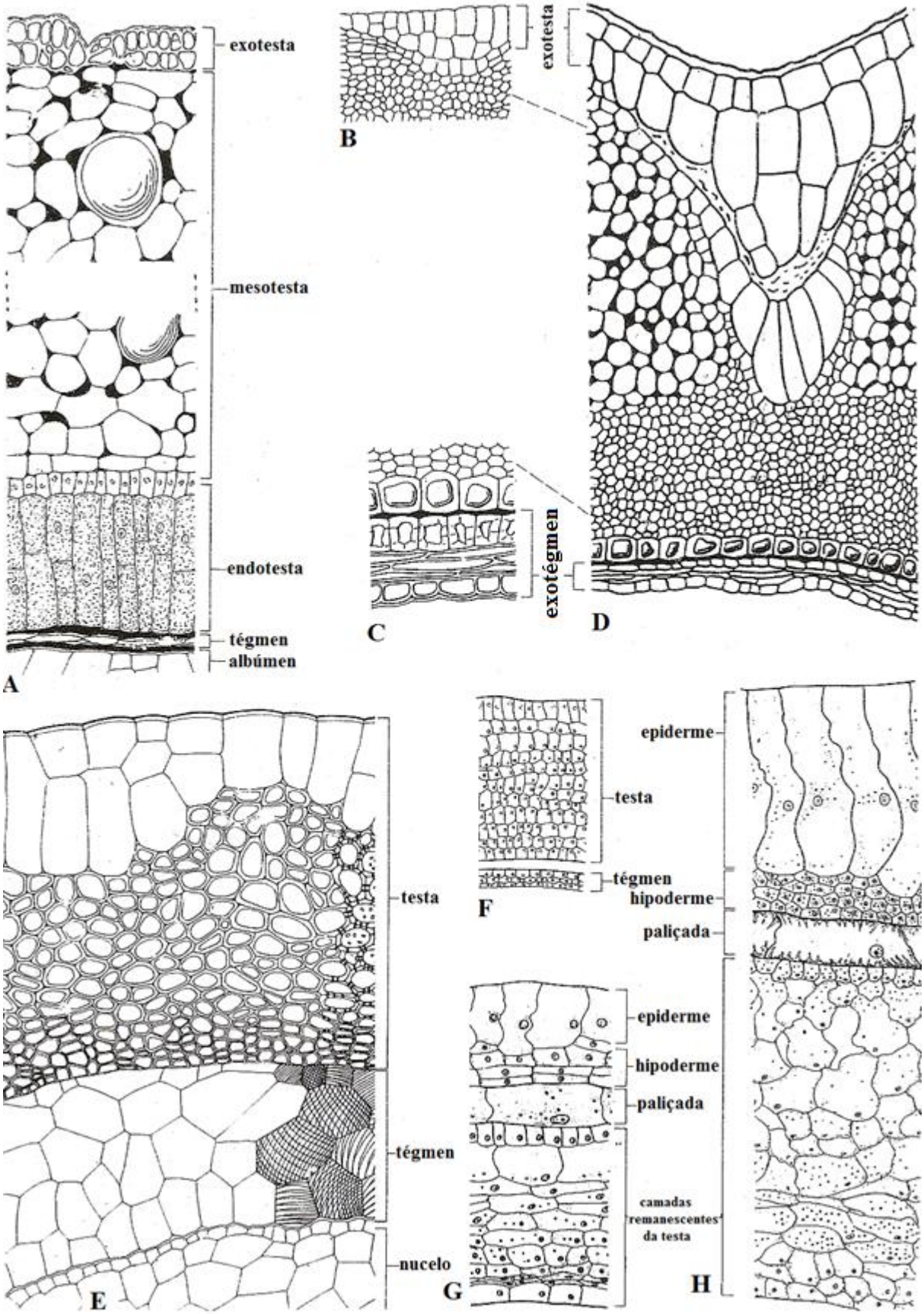



FIGURA 556 – Cortes transversais do tegumento de sementes: A, semente de *Magnolia soulangeana*, com testa multisseriada e diferenciada em exotesta, mesotesta e endotesta; B-D, *Carica papaya*, com exotesta multisseriada e exotégmen; E, *Zanthoxylum simulans*, com testa e tégmen multisseriados; F-H, *Cucurbita moschata*, semente com testa e tégmen multisseriados e hipoderme. JOHRI (1984).

Conforme referem BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) a classificação de CORNER (1976) é de difícil aplicação prática dada a dificuldade em estabelecer com precisão qual a origem da camada com funções mecânicas do tegumento quer ainda pelo facto, embora pouco frequente, de o tegumento de algumas sementes apresentar mais do que uma camada esclerenquimatosa. E, em muitas sementes, os tegumentos não apresentam uma única camada mecânica evidente, como acontece em certas famílias evoluídas, cujos frutos são indeiscentes, em particular drupas.

Não existem critérios absolutos para distinguir as várias camadas. A função das camadas celulares com paredes espessadas no tegumento da semente não pode ser considerada sempre, apenas de protecção mecânica, mas pode também ser de impermeabilização à água e ao oxigénio, protecção contra a entrada de microrganismos, … etc.

Entre as monocotiledóneas a diversidade anatómica das sementes é muito menor que entre as eudicotiledóneas.

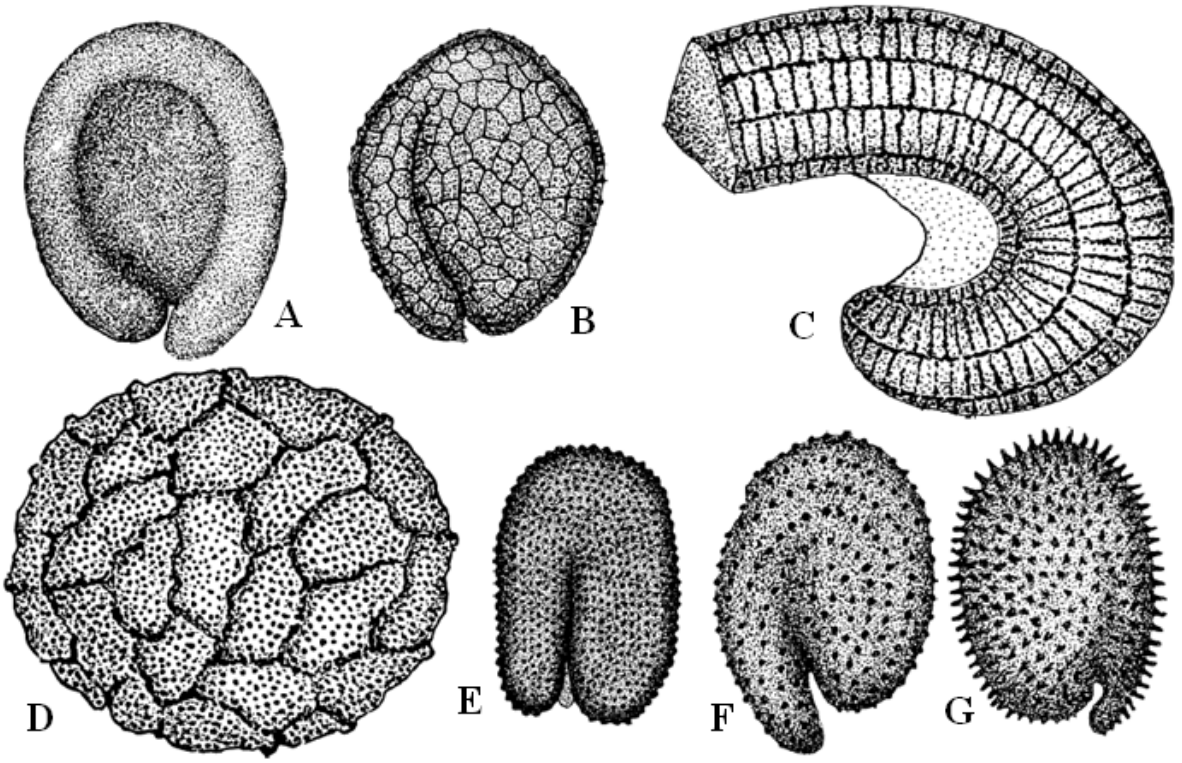



**FIGURA** 557 – Sementes de algumas espécies com textura, estrutura e morfologia externa particulares: A, *Erucaria hispanica*, com uma radícula extremamente longa e saliente no tegumento externo; B, *Nasturtium microphyllum*; C, *Elaine hydropiper*, cujo embrião apresenta a forma de ferradura; D, *Saponaria bellidiflora*; E, *Paronychia kapela*; F, *Minuaria glomerata*; G, *Eschscholzia californica*. BOJNANSKY & FARGASOVA (2007).

O tecido de reserva tem origem nas angiospérmicas no zigoto secundário que é uma célula geralmente triplóide que resulta da fusão de um dos núcleos masculinos do tubo polínico com os dois núcleos polares do saco embrionário. Nas gimnospérmicas a sua origem é anterior à fecundação.

O embrião tem origem nas angiospérmicas no zigoto (ou zigoto principal) que resulta da fusão de um dos núcleos gaméticos com a oosfera. empreende diversas divisões passando geralmente pelo estado globular, cordiforme, torpedo e finalmente de embrião completamente diferenciado com 1 cotilédone (monocotiledóneas) ou 2 cotilédones (eudicotiledóneas). Acerca dos principais tipos de desenvolvimento embrionário nas angiospérmicas consultar JOHRI (1984).

Nas gimnospérmicas o desenvolvimento embrionário tem alguma semelhança com o que acontece nas angiospérmicas, mas verifica-se sempre uma fase inicial cenocítica o que não ocorre nas angiospérmicas (excepto *Paeonia*). Acerca do desenvolvimento embrionário nas gimnospérmicas consultar SINGH [1978].

Os embriões de algumas angiospérmicas podem nunca chegar a desenvolver-se completamente apresentando-se rudimentares e indiferenciados mesmo nas sementes maduras (*e.g.,* embriões indiferenciados das orquidáceas).

Por vezes forma-se mais do que um embrião numa mesma semente (poliembrionia).

È normalmente tido como certo que o crescimento das sementes estimulam o desenvolvimento do fruto. No entanto, no caso dos frutos partenocárpicos, desprovidos de sementes, tal não acontece.

Na maturação, a separação das sementes da parede do ovário é normalmente precedida da formação de uma camada de abcisão na base do funículo, ficando o hilo perfeitamente definido.

# 11.5. SEMENTES DE GIMNOSPÉRMICAS

Como é sabido as gimnospérmicas constituem o grupo de plantas menos evoluído entre os espermatófitos (plantas com semente). Apresentam carpelos abertos e óvulos não encerrados num ovário. Não apresentam dupla fecundação pelo que o tecido de reserva é anterior à fecundação e designado endosperma.

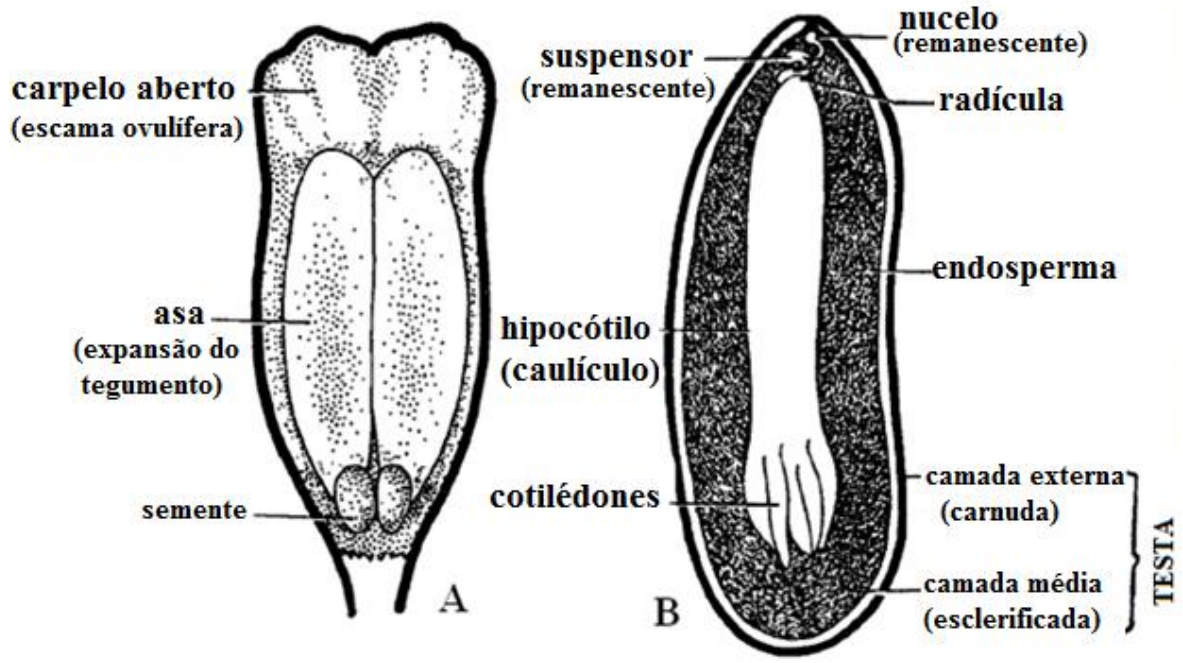



**FIGURA** 558 – *Pinus*: A, escama ovulífera com duas sementes aladas; B, corte longitudinal de uma das sementes. BENDRE & KUMAR (2009).

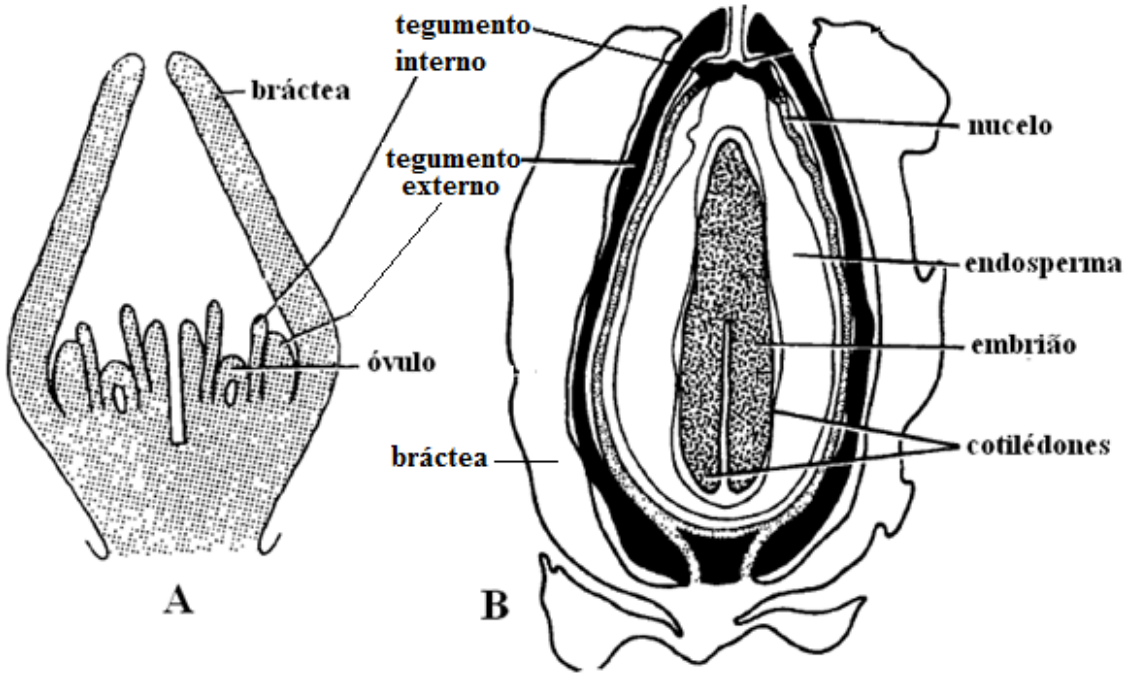



**FIGURA** 559 – *Ephedra*: A, flor feminina em corte longitudinal, observando-se dois óvulos e os respectivos tegumentos; B, semente madura (corte longitudinal). Adap. BENDRE & KUMAR (2009).

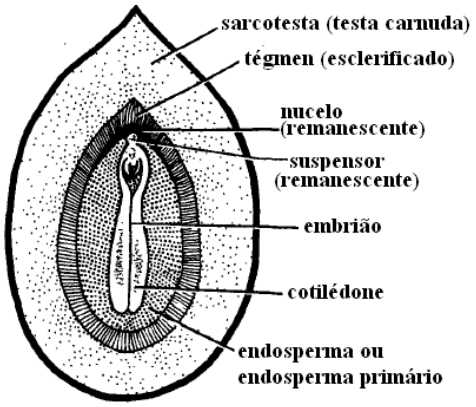



**FIGURA** 560 – Corte longitudinal da semente de *Cycas revoluta*. A camada, interna, esclerificada do tegumento é designada por alguns autores por esclerotesta. BENDRE & KUMAR (2009)

# 11.6. VASCULARIZAÇÃO

Os nutrientes necessários ao desenvolvimento das sementes chegam até estas através de um sistema vascular que se inicia na placenta, percorre o funículo e a rafe e termina normalmente na região da calaza embora se prolongue para além desta em certos casos.

As sementes consideradas de um tipo mais primitivo tendem a apresentar maiores dimensões e um sistema vascular mais desenvolvido havendo um feixe rafeal que termina em leque na região da calaza ou emite extensões naquela região. Em muitas famílias, a semente é circundada, no plano mediano, por um único feixe não ramificado, que vai do hilo até à calaza e depois se estende até ao micrópilo, como ocorre tipicamente em leguminosas (Caesalpinioideae e Mimosoideae). Grupos mais avançados, como é o caso das Sympetalae, têm sementes mais simples, pequenas e pouco vascularizadas, nas quais um único feixe liga o funículo à calaza.

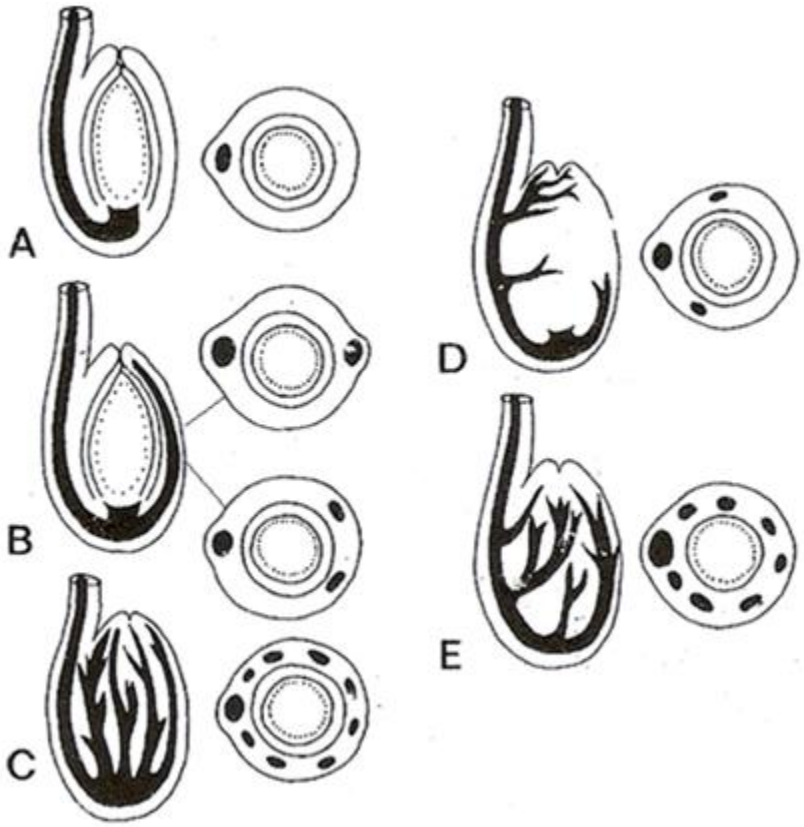



**FIGURA** 561 - Principais tipos de sementes do ponto de vista da sua vascularização: A, rafe com um único feixe bem desenvolvido terminando na calaza; B, rafe com um único feixe bem desenvolvido mas que se prolonga para além da calaza em 1 ou dois feixes; C, rafe com um único feixe bem desenvolvido mas que se prolonga na região da calaza e para além dessa em inúmeros feixes; D, rafe com um feixe ramificado sobretudo antes de atingir a calaza; E, rafe com um feixe ramificado antes e depois da calaza. BOES. & BOUMAN (1984).

# 11.7. ADAPTAÇÕES À DISPERSÃO

Inúmeras sementes e **diásporos** em geral, ou seja, **unidades de dispersão** (sementes, frutos, frutos e elementos acessórios ou invólucros) apresentam estruturas que apoiam a sua dispersão.

## — DISPERSÃO ATRAVÉS DE ANIMAIS (ZOOCORIA)

Algumas sementes zoocóricas apresentam uma **sarcotesta**, ou seja, um tegumento cuja camada externa (testa) é carnudo. Tal é o caso, por exemplo, das sementes de certas aráceas e da romãzeira *(Punica granatum)* cuja testa constitui a parte comestível do fruto.

A sarcotesta é sempre acompanhada por um tégmen esclerenquimatoso como forma de assegurar a sobrevivência do embrião na passagem da semente pelo tubo digestivo dos animais.

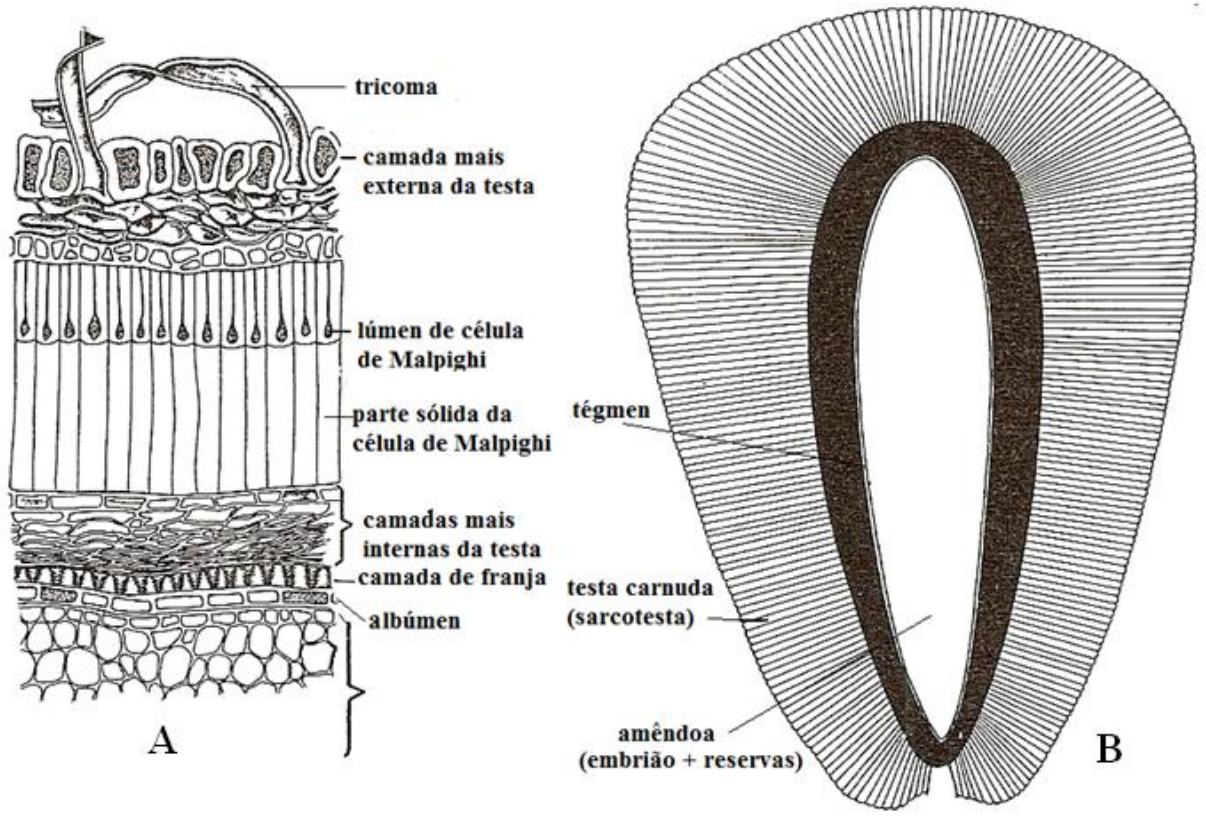



**FIGURA** 562 – A, corte transversal parcial da semente do algodoeiro (*Gossypium hirsutum*). O tegumento apresenta-se revestido por um conjunto denso de pêlos brancos entrelaçados que a seguir à fecundação se desenvolvem extraordinariamente vindo a constituir o algodão; B, corte longitudinal da semente da romãzeira. A testa, constituída por células radialmente muito alongadas é carnuda (sarcotesta) e corresponde à parte comestível do fruto. Notar que o tégmen é esclerenquimatoso para assegurar a sobrevivência do embrião na passagem da semente pelo tubo digestivo dos animais. FAHN (1990)

No tegumento externo de certas sementes, em pontos distintos consoante os casos e atingindo dimensões bastante variáveis, formam-se por vezes excrescências carnudas que tomam a designação geral de **arilos**. Estes têm frequentemente cores vivas para melhor atrair os animais. Os arilos, *sensu lato*, podem ter origem:

1) no **funículo** (*e.g.*, **arilo funicular** em *Nymphaea*; **estrofíolo** em *Chelidonium* );
2) no **micrópilo** (**arilo micropilar** da noz-moscada; **carúncula** em *Euphorbia* e em *Ricinus;* **arilóide** );
3) em torno do **hilo** (**arilo umbilical**);
4) na **rafe** (*e.g.*, **arilo rafeal** em *Caltha* );
5) na **calaza** (*e.g.*, Malesherbiaceae ).

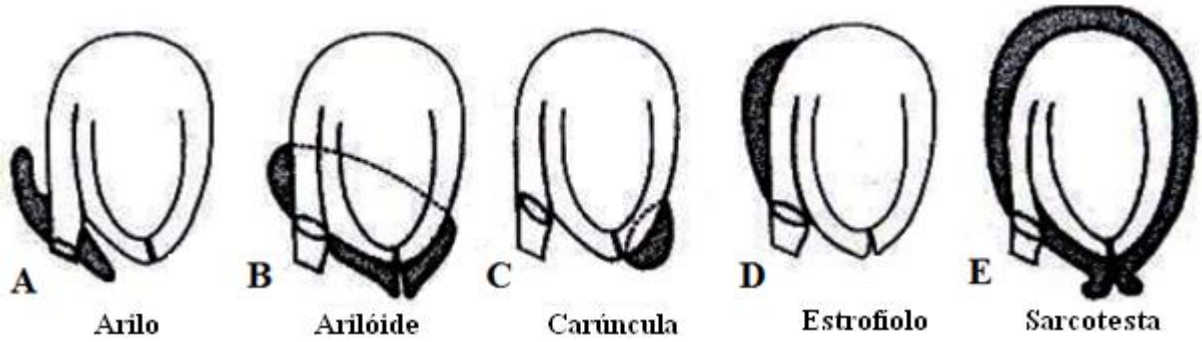



**FIGURA** 563 – A-D, representação de vários tipos de excrescências carnudas (arilos) relacionados com a zoocoria; E, sarcotesta; A, arilo funicular; B, arilóide, excrescência extensa à volta do poro micropilar; C, carúncula, arilo de natureza micropilar; D, estrofíolo, os tecidos carnudos são constituídos por cristas ao longo da rafe; E, sarcotesta, em rigor não é considerada normalmente uma forma de arilo mas antes a testa carnuda como acontece na romã. APPEZZATO-DA-GLÓRIA & CARMELLO-GUERREIRO (2006)

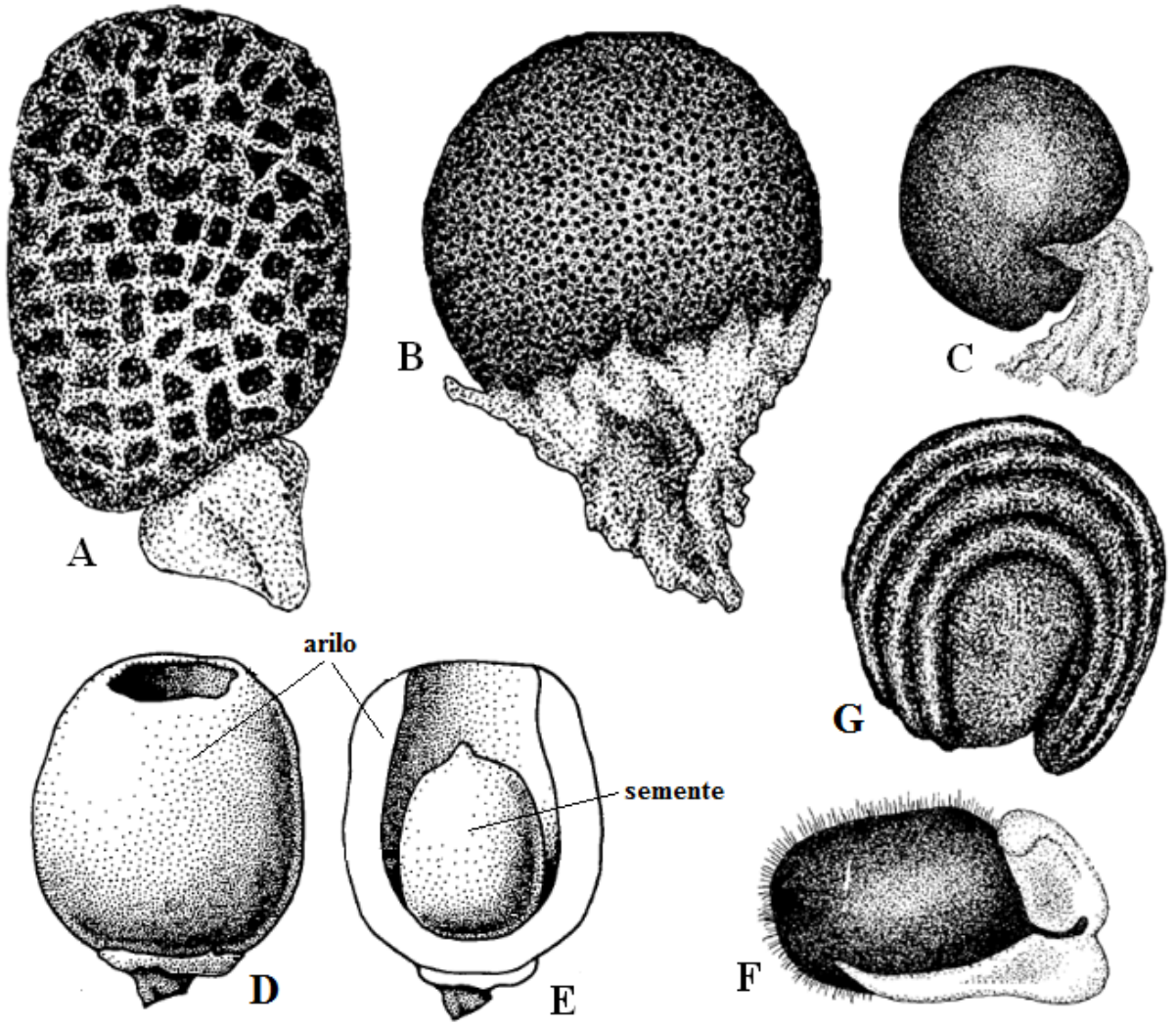



**FIGURA** 564 – Aspecto externo de arilos em sementes de diversas espécies: A, *Tithymalus segetalis*; B, *Dicentra spectabilis*; C, *Corydalis capnoides*; D-E, *Taxus baccata*, o arilo carnudo, vermelho-vivo, envolve completamente a semente; F, *Gysophila glomerata*; G, *Polygaloides chamaebuxus*. Adap. BOJNANSKY & FARGASOVA (2007).

Em qualquer dos casos, o arilo pode apresentar diversos aspectos, podendo inclusive cobrir toda a semente, como acontece em *Euonymus*, em que o arilo se abre violentamente ajudando a projectar as sementes.

Na generalidade dos casos, e embora isso seja mais evidente nalgumas sementes do que noutras, os arilos têm sido interpretados como modificações no sentido de ajudar à disseminação **endozoocórica** e **epizoocórica** das sementes. Os **arilos elaiosómicos**, ou seja, constituídos por células particularmente ricas em óleos e ácidos gordos são importantes na alimentação de formigas que assim ajudam a promover a dispersão das espécies que os apresentam.

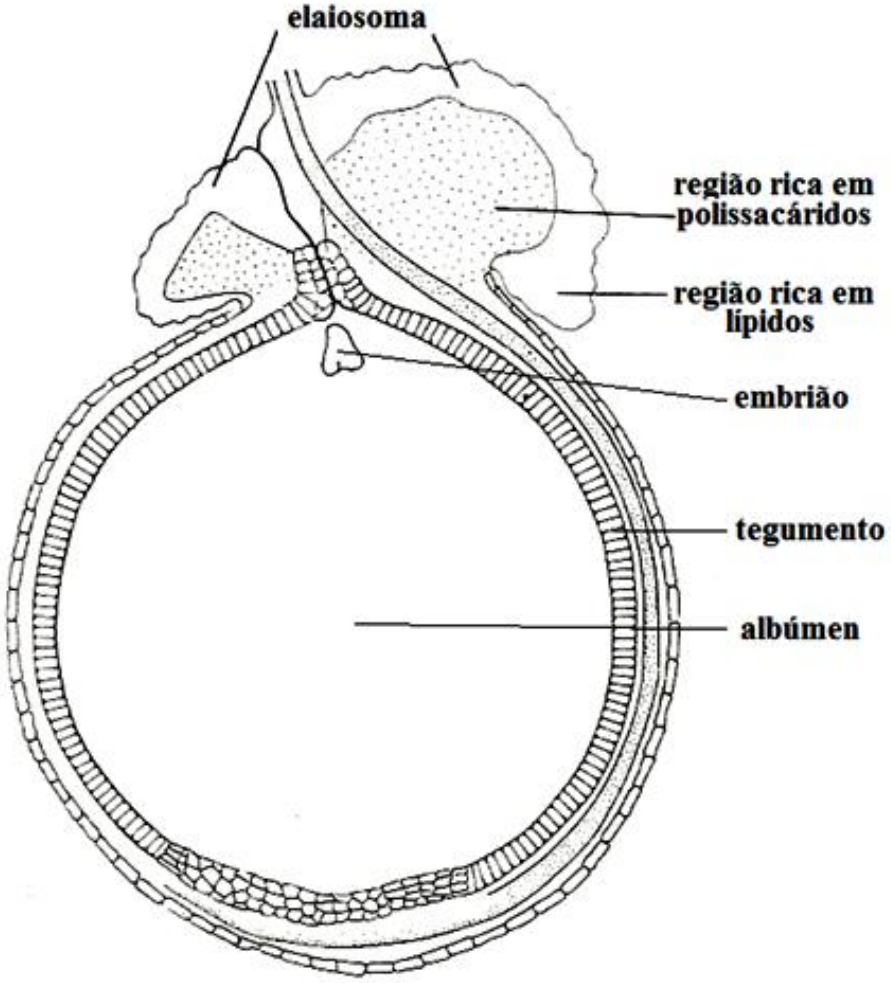



**FIGURA** 565 – 1, corte longitudinal de uma semente de *Dendromecon rigida*, que apresenta um arilo elaiosómico, constituído por células particularmente ricas em polissacáridos e lípidos e por isso muito importantes na alimentação de formigas que ajudam a promover a dispersão das sementes (mirmecocoria). JOHRI (1984).

O tegumento de algumas sementes (*e.g., Citrus*) apresenta uma camada epidérmica mucilaginosa que nalguns casos pode estender-se às camadas subepidérmicas (*e.g, Magonia*), e que constitui uma adaptação à epizoocoria.

Algumas sementes epizoocóricas apresentam o tegumento revestido externamente por tricomas e emergências com as formas mais diversas mas que têm em comum a finalidade de promover a aderência ao corpo dos animais que colaboram assim na sua dispersão.

## — DISPERSÃO PELO VENTO (ANEMOCORIA)

As sementes anemocóricas apresentam frequentemente dimensões e peso muito reduzidos, caso, por exemplo, das sementes das orquidáceas e begoniáceas.

Outras vezes observa-se a presença de: aerênquima; de um tecido de células mortas repletas com ar; de estruturas especiais repletas de ar (*e.g., Parnassia* spp.).

O tegumento de muitas sementes anemocóricas apresenta-se provido de expansões aliformes *(e.g., Fibigia clypeata).* O número, a forma, as dimensões e a estrutura destas asas são bastante variáveis (BOESEWINKEL & BOUMAN, 1984).

O tegumento pode ainda apresentar-se diversamente revestido por pêlos frequentemente longos, ramificados e densos. Tal é o caso, por exemplo, dos óvulos, e mais tarde das sementes do algodoeiro (*Gossypium hirsutum*)

cujo tegumento se apresenta revestido por um conjunto denso de pêlos brancos entrelaçados e que a seguir à fecundação se desenvolvem extraordinariamente vindo a constituir o algodão. Nas Bombacaceae e em *Trigonia*, entre outros casos, as sementes também se apresentam revestidas de longos pêlos brancos.

Em *Nymphoides* e em *Villarsia*, os pêlos longos e repletos de ar apoiam a disseminação hidrocórica das sementes e em algumas espécies da família Menyanthaceae, os pêlos providos de pequeníssimos ganchos apoiam a dispersão epizoocórica das sementes.

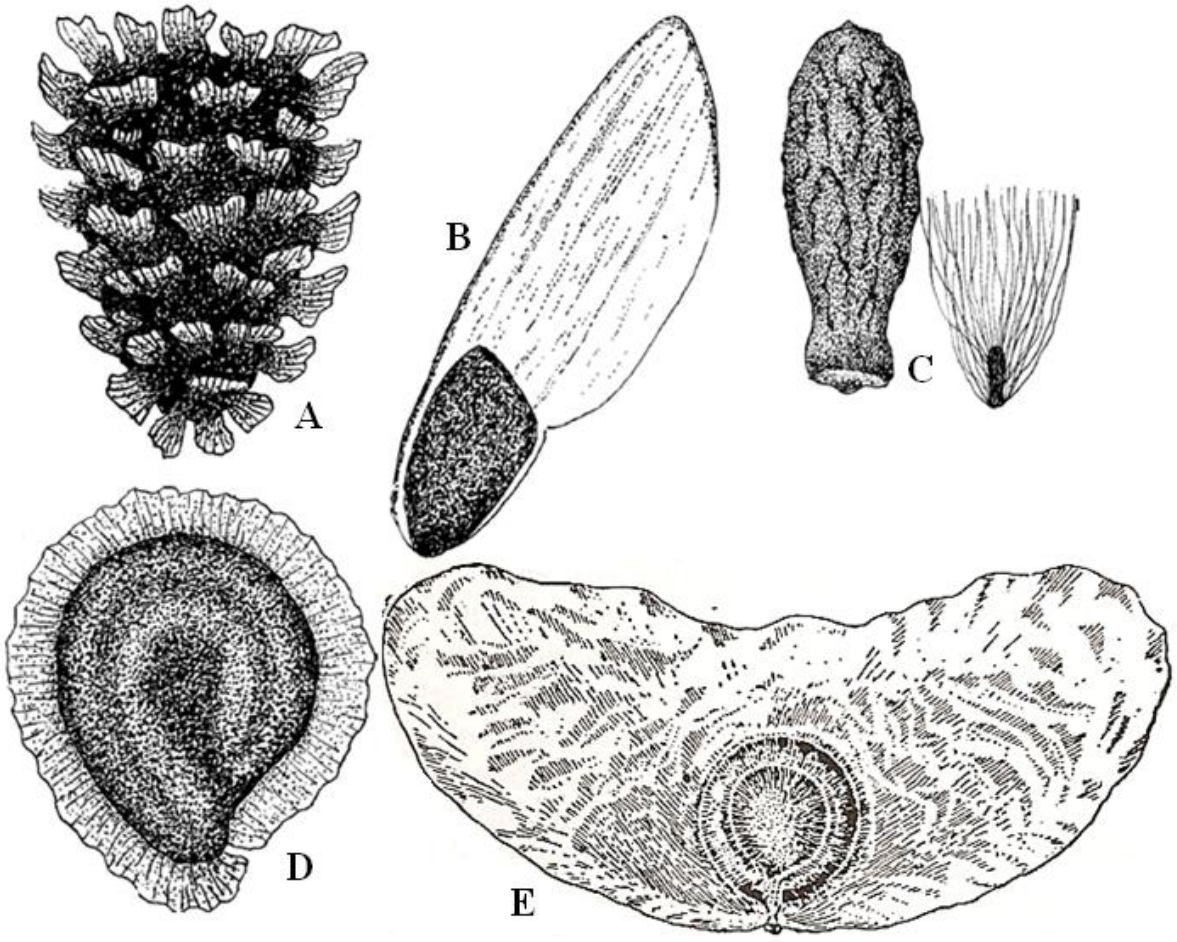



**FIGURA** 566 – Sementes de diversas espécies adaptadas à anemocoria: A, *Consolida fissum*, em que a testa apresenta várias escamas membranáceas; B, *Pinus contorta*, tegumento da semente prolongado numa expansão aliforme; C, *Salix hastata*, cuja testa se apresenta revestida por longos pêlos; D, *Spergularia media*, cujo tegumento se apresenta prolongado numa formação alada a toda a volta da semente; E, *Zanonia javanica*, com duas asas laterais, como expansões do tegumento extremamente desenvolvidas. BOJNANSKY & FARGASOVA (2007).

## — DISPERSÃO PELA ÁGUA (HIDROCORIA)

As sementes hidrocóricas têm em comum o facto de apresentarem um tecido que assegura a sua flutuação. Este pode constar de: 1) um tecido de células mortas repletas com ar e pequenos espaços intercelulares; 2) um tecido com largos espaços intercelulares repletos de ar, ou seja, um aerênquima); 3) estruturas especiais repletas de ar, que se localizam por fora da testa (arilos diversos), entre o tégmen e a testa, no albúmen ou mesmo no embrião.

Frequentemente o tegumento é extraordinariamente repelente à água pois a parede tangencial externa das células apresenta-se fortemente cutinizada e impregnada com ceras.

Muitos destes aspectos estruturais que constituem adaptações da anátomo-morfologia das sementes a diversas formas de dispersão, ocorrem de forma semelhante em frutos.

# 11.8. GERMINAÇÃO

A maioria das sementes maduras encontra-se extremamente desidratada, contendo normalmente apenas 5 a 20% do seu peso total em água. A germinação não é possível até que a semente absorva a água necessária para as atividades metabólicas.

Nas sementes da generalidade das espécies das Commelinaceae, Flagellariaceae e Mayacaceae o tegumento apresenta, uma calosidade discóide proeminente, muito característica, em forma de "tampa", o **opérculo** ou **embriotégio**, que se destaca no início da germinação para melhor deixar sair as radículas. O embriotégio permite referenciar externamente o embrião, pois este localiza-se sempre imediatamente por baixo daquele.

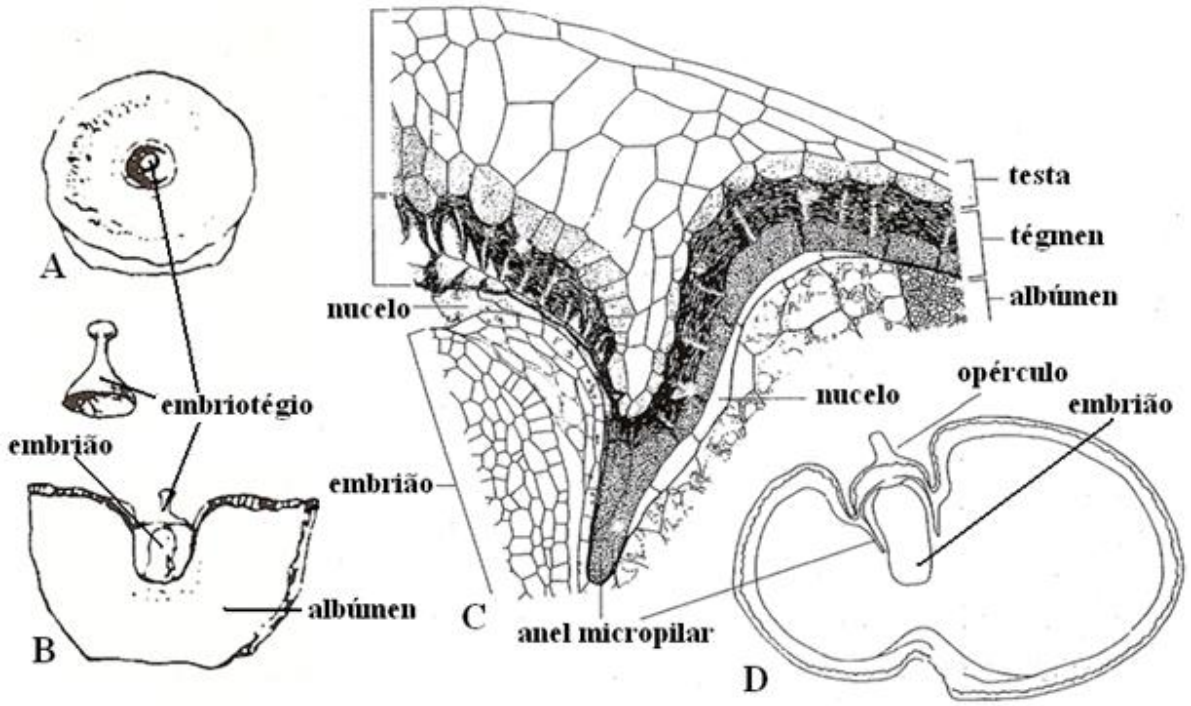



**FIGURA** 567 – A-B, *Pollia crispata:* 1, vista frontal da semente e pormenor do embriotégio depois de destacado da semente; B, corte transversal da semente observando-se o embrião imediatamente por dentro do embriotégio; C-D, *Stanfieldiella imperforata*; C, pormenor da região opercular em corte transversal, observando-se o anel micropilar, região por onde se irá verificar deiscência do opérculo; D, corte longitudinal da semente madura. Adap. FAHN (1990).

O tegumento de algumas sementes apresenta adaptações estruturais no sentido duma melhor auto-regulação da perda e absorção de água. Tal parece ser o caso das sementes de algumas papilionáceas que segundo BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) apresentam uma espécie de válvula na região do hilo que permite controlar eficazmente as trocas de água com o meio envolvente.

Entre outras, as sementes de algumas espécies cujo tegumento é extraordinariamente rijo e impermeável, caso das sementes de *Canna*, apresentam uma zona de descontinuidade, frequentemente na região da rafe ou da calaza, ou seja, uma **camada de embebição**, que se destaca permitindo a absorção de água e subsequente germinação.

Em algumas plantas vasculares as reservas apresentam-se contidas no caulículo (hipocótilo) do embrião, como acontece nas sementes de algumas araucárias *(Araucaria* spp.) e na maioria das espécies das Lecythidaceae, Caryocaraceae e Marcgraviaceae. A germinação toma então um aspecto muito característico, pois as plântulas apresentam um hipocótilo extraordinariamente intumescido, curto e globoso.

Em certas plantas os embriões nunca chegam a entrar em estado de vida latente, prosseguindo sempre o seu desenvolvimento dentro da semente e, nesta, dentro do fruto recém-formado. Neste fenómeno raro, conhecido por **viviparidade**, não se pode dizer, em rigor, que as sementes, no sentido próprio do termo, tenham chegado a formar-se, e isto porque o embrião não chega a entrar em **latência**.

As plântulas soltam-se dos frutos, já bem desenvolvidas, nalguns casos com mais de 50 cm de comprimento, como acontece no mangue *(Rhizophora mucronata).* Nesta altura, constam de um eixo hipocótilo-radicular, verde, muito alongado, com as radículas muito aproximadas umas das outras para formar como que um esporão que facilitará a ancoragem da plântula no solo lamacento do ecossistema do mangal. Os dois cotilédones são

pequenos e encontram-se igualmente muito próximos um do outro. A plântula no seu conjunto é como que uma lança pronta a penetrar no solo lamacento e bastante movediço logo que se desprenda do fruto, o que constitui uma notável adaptação.

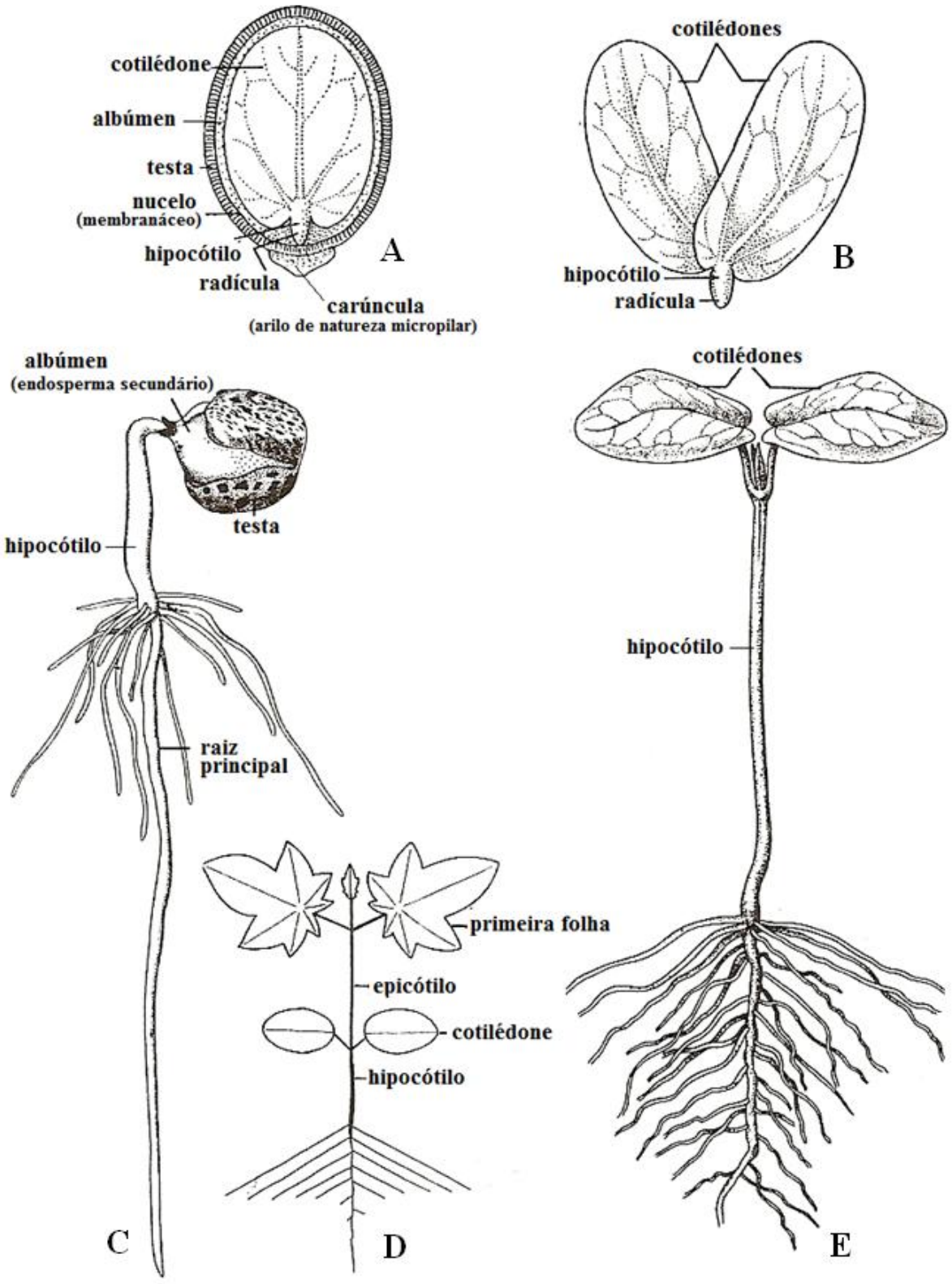



**FIGURA** 568 – *Ricinus communis*, semente e plântulas: A, corte longitudinal da semente observando-se na base a carúncula, arilo carnudo de natureza micropilar destinado a recompensar os agentes zoocóricos; B, embrião com os cotilédones afastados; C-E, plântulas em diferentes estádios de desenvolvimento. Adap FAHN (1990).

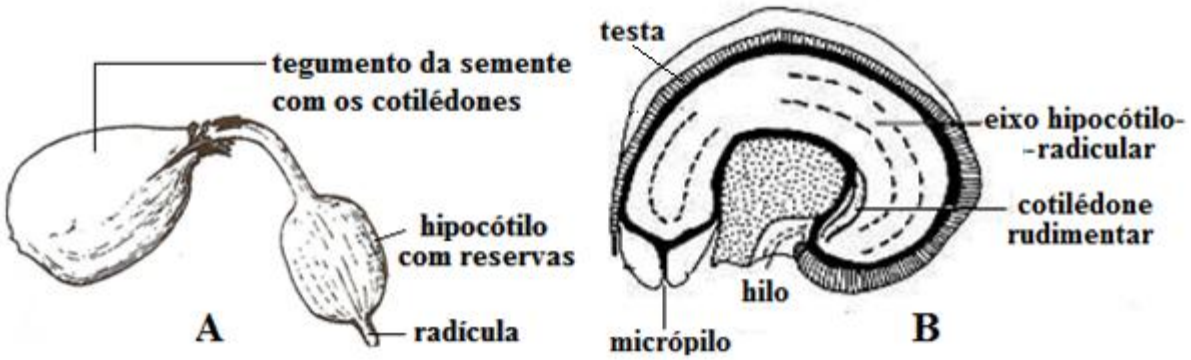



**FIGURA** 569 – A, fase inicial da germinação de uma semente de *Araucaria araucana*, podendo observar-se: um hipocótilo (h) curto mas bastante intumescido constituindo a maior parte da jovem plântula, sendo ele que contém a generalidade das reservas; e, uma curta radícula em crescimento. Os cotilédones apresentam-se ainda contidos no invólucro da semente; B, corte longitudinal de uma semente de *Psidium cinereum*, cujo eixo hipocótilo-radicular é muito volumoso, pois é nele que estão contidas as reservas e os cotilédones são vestigiais. Adap. JOHRI (1984).

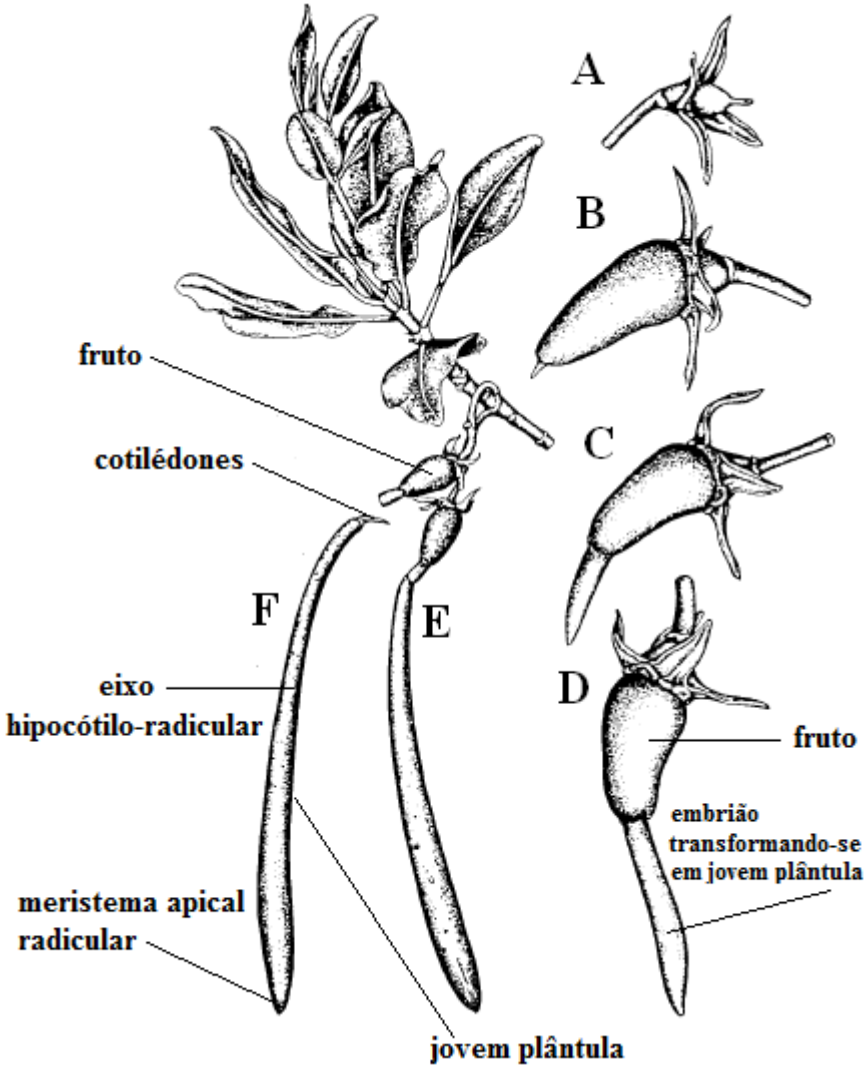



FIGURA 570 – Viviparidade em *Rhizophora mucronata:* A-D, vários embriões-plântulas em estados diferentes de desenvolvimento que iniciaram a sua germinação no interior de frutos que se encontram ainda inseridos na planta-mãe; E, plântula em estado muito mais avançado de desenvolvimento, prestes por isso a desprender-se da planta-mãe; F, plântula que acaba de separar-se do fruto. STERN *et al.* (2010).

As sementes de muitas espécies não germinam de imediato mesmo quando colocadas em condições ideais de temperatura, luz e oxigenação, apresentando aquilo que se designa por **dormência**. Estas dificuldades de germinação são geralmente devidas a:

- um tegumento demasiado hermético (que dificulta as trocas com o meio ambiente);
- um embrião ainda imaturo e cujo desenvolvimento deve completar-se;
- presença de inibidores químicos da germinação que com o tempo e a acção dos factores ambientais acabam por desaparecer.

A **sementes dormentes**, fisiologicamente imaturas, antes de germinarem, devem sofrer uma série complexa de mudanças bioquímicas e enzimáticas, a **pós-maturação.** Em regiões temperadas, a pós-maturação é desencadeada pelas baixas temperaturas do inverno e esta necessidade de um período de frio destina-se a evitar a germinação da semente durante o período rigoroso do inverno, quando seria pouco provável a sua sobrevivência.

A dormência das sementes pode ter grande importância para a sobrevivência da espécie pois está intimamente associada a problemas ecológicos que existem nos seus habitats. Ela procura assegurar que estejam garantidas as condições ambientais favoráveis para o crescimento da plântula quando ocorrer a germinação.
Algumas sementes devem poder resistir, mantendo a sua viabilidade, à passagem pelos intestinos de pássaros ou mamíferos antes de germinarem. As sementes de algumas espécies desérticas, germinam somente quando inibidores existentes nos seus tegumentos são lixiviados pela água da chuva. Esta adaptação assegura que a semente só germinará quando houver água disponível no solo para a plântula se desenvolver. Algumas sementes, permanecem dormentes em cones ou frutos (*e.g.*, *Banksia, Pinus*) até que o calor ou o fogo as liberte. Tal é o caso, por exemplo, da vegetação do tipo mediterrânico dominada por *Arctostaphylos sp.*, cuja persistência está dependente do fogo pois é este que induz a germinação das sementes daquela espécie. As sementes de espécies oportunistas que vivem em clareiras de florestas dependem da queda de uma árvore ou outro factor que provoque uma abertura no dossel antes de poderem iniciar a sua germinação.

Em grande parte das plantas saprofíticas e parasíticas *(*Burmanniaceae, Balanophoraceae, Hydnoraceae, Pyrolaceae, Orobanchaceae), assim como em muitas orquidáceas, os embriões apresentam-se um tanto indiferenciados, sendo desprovidos de cotilédones, caulículo e/ou radículas e assumindo a germinação aspectos muito particulares.

Nas Pyrolaceae, Orobanchaceae e Cynomoriaceae, as sementes, minúsculas e com um embrião indiferenciado, postas a germinar, começam por originar, não, uma plântula provida de radícula, hipocótilo e cotilédones, como é normal, mas antes um corpo cilíndrico, filamentoso, que faz lembrar o protonema dos Musgos, o **procauloma**, cuja natureza não é claramente nem radicular nem caulinar, da qual se originam ao fim de um certo tempo eixos com origem endógena *(Orobanche, Pyrola)* e raízes exógenas *(Orobanche).* Refira-se ainda outra característica única destes órgãos radiculares; são eles que nas plantas adultas constituem as estruturas de perenização de algumas espécies, já que, morrendo a parte aérea, a rebentação se faz a partir destas raízes.

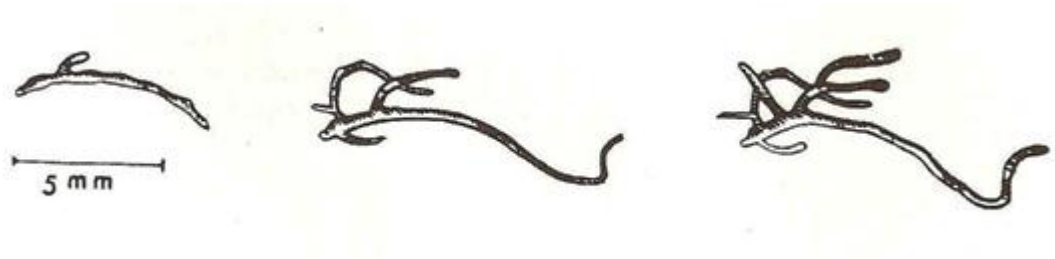



**FIGURA** 571 - Três estádios sucessivos da germinação de uma semente de *Pyrola secunda,* o último, 23 meses após aquela se ter iniciado. OLIVEIRA (1991).

Na generalidade das orquidáceas, como resultado da fecundação, o zigoto recém-formado não evolui, por divisões sucessivas, como é normal, até estar formado um embrião "perfeito". As sementes destas espécies não apresentam um embrião totalmente diferenciado e quando postas a germinar começam por formar um corpo tuberiforme, **protocormo**, o qual se fixa ao substrato por rizóides e inicia então, por sua vez, a diferenciação de um eixo caulinar correspondente ao hipocótilo. As primeiras folhas só aparecem, como regra, bastante mais tarde e todo este mecanismo "sui generis" de germinação não pode ter êxito em meio estéril, pois acontece em condições naturais, graças à simbiose com fungos do solo.

A dificuldade em conhecer as espécies de fungos mais apropriadas para conseguir a propagação de certas orquídeas por via seminal, associada, por vezes, ao insucesso da multiplicação vegetativa, explica as enormes barreiras que os conservacionistas têm encontrado na luta para a salvaguarda de certas orquídeas espontâneas e os preços elevadíssimos que certos espécimes atingem para os coleccionadores de orquídeas.

# 12. ANATOMIA E ECOLOGIA

## 12.1. RAÍZES COM ADAPTAÇÕES PARTICULARES

## 12.1.1. ACUMULAÇÃO DE RESERVAS

Muitas espécies apresentam raízes extraordinariamente ricas em parênquima de reserva, e portanto, particularmente bem adaptadas ao armazenamento de reservas.

As reservas podem apresentar-se: na forma de solução açucarada dissolvidas nos vacúolos; no citoplasma em partículas sólidas (*e.g.*, inulina na raiz das dálias), ou na forma líquida; em amiloplastos, que armazenam grão de amido, como acontece em muitas raízes.

A tuberização é um processo que caracteriza certas plantas economicamente muito importantes, caso, por exemplo, da beterraba, da mandioca (*Manihot esculenta*), da cenoura e do nabo.

Na cenoura, as reservas apresentam-se em parte no parênquima xilémico, mas sobretudo no parênquima floémico.

Na beterraba e no nabo as reservas apresentam-se tanto no parênquima xilémico produzido pelo primeiro anel cambial como no parênquima secundário produzido pelos anéis cambiais subsequentes (supranumerários).

De um modo geral pode considerar-se que as raízes tuberosas se desenvolvem através de um dos seguintes processos (FAHN, 1990):

a) **sobre-produção de parênquima** nos tecidos vasculares secundários (*e.g.*, cenoura, *Daucus carota*);
b) **câmbios acessórios** (**supranumerários**) - o câmbio original produz relativamente poucos tecidos vasculares secundários no centro da raiz. Os câmbios supranumerários, formados (em anéis concêntricos) não associados ao cambio original, produzem camadas de crescimento que correspondem a xilema repleto de parênquima, para dentro, e a floema, para fora (*e.g.*, beterraba, *Beta vulgaris*);
c) **câmbios adicionais** – o processo inicia-se a semelhança da cenoura; entretanto, células de um câmbio adicional desenvolvem-se em volta de elementos dos vasos isolados ou agrupados no xilema secundário. Estes câmbios produzem poucos elementos traqueais na proximidade dos vasos e poucos elementos crivosos distante deles, e originam muito parênquima de reserva em ambas as direcções (*e.g.*, batata-doce, *Ipomoea batatas*);

### CRESCIMENTO SECUNDÁRIOS ANÓMALOS

Inúmeras eudicotiledóneas cujas raízes se encontram especializadas no armazenamento de reservas, apresentam tipos anómalos de crescimento secundário.

Nas espécies de *Dracaena*, das poucas monocotiledóneas cujas raízes apresentam engrossamento secundário este é devido à formação de um único meristema com origem normalmente nos tecidos exteriores à endoderme, e que produz células que se diferenciam em feixes duplos fechados e em parênquima. O padrão de engrossamento destas raízes, apresenta muitas semelhanças com aquele que se verifica a nível do caule, e que foi abordado no capítulo respeitante aos crescimentos secundários anómalos do caule.

Na beterraba (*Beta vulgaris*) formam-se, não um, mas vários câmbios, dispostos mais ou menos concentricamente, que produzem muito parênquima e algum xilema e floema secundários. Os câmbios supranumerários têm origem tanto no periciclo como no parênquima floémico. Como regra, só após um câmbio ter cessado a sua actividade, o próximo entra em funcionamento.

As raízes de algumas espécies das Phytolaccaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae e Nyctaginaceae, apresentam um engrossamento secundário semelhante mas em que os câmbios supranumerários podem igualmente ter origem no parênquima cortical.

Nalgumas convolvuláceas, caso da batata-doce *(Ipomoea batatas)* formam-se também vários câmbios mas com origem no parênquima do xilema secundário, o que é muito raro (FAHN, 1990).

No caso de outras raízes de reserva, há formação de um único câmbio, mas verifica-se hipertrofia de pelo menos algum dos tecidos. Nas dálias (*Dahlia* spp.), a tuberização é devida fundamentalmente à hipertrofia do xilema secundário. Na cenoura *(Daucus carota)*, embora a tuberização se deva em grande parte á hipertrofia do xilema secundário sem dúvida que a produção de floema secundário atinge dimensões excepcionais. Em qualquer dos casos a quantidade de parênquima que integra o xilema ou o floema secundários são anormalmente elevadas.

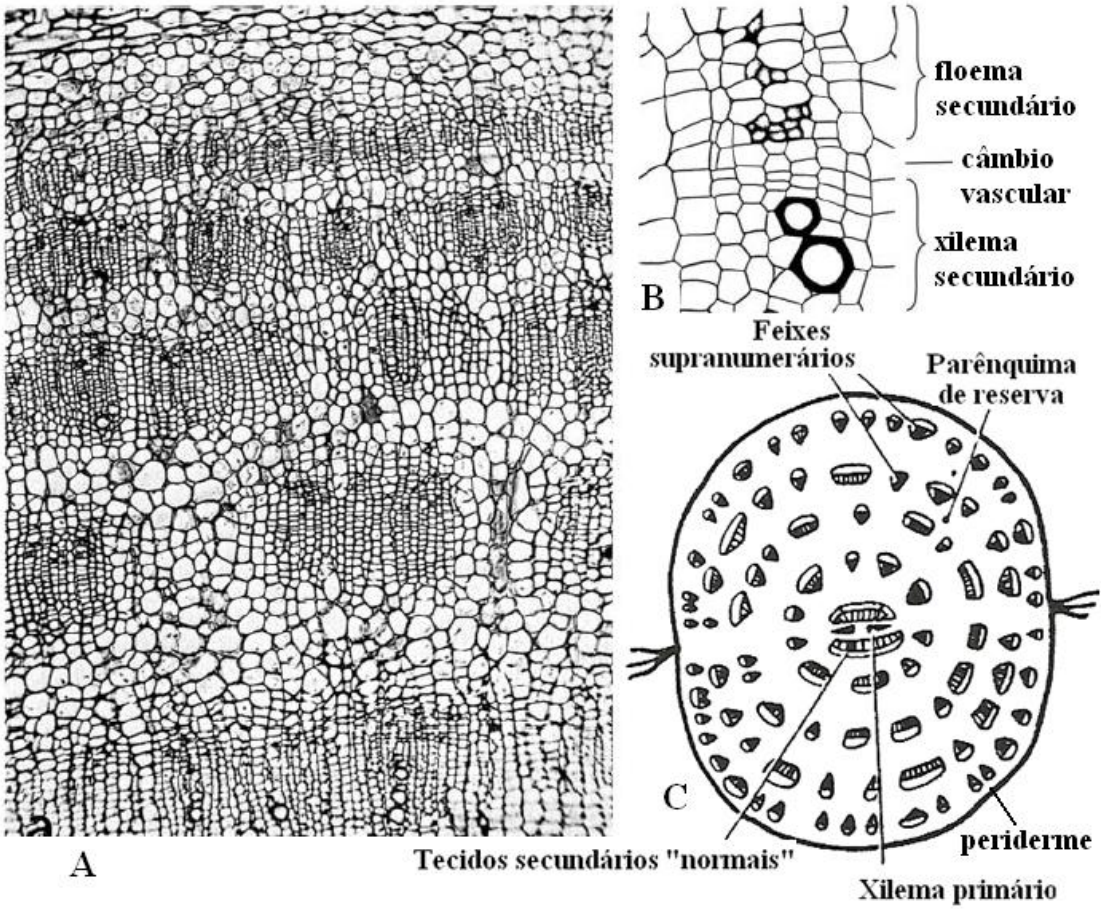



**FIGURA** 572 - Corte transversal de uma raiz de beterraba *(Beta vulgaris)* observando-se vários anéis concêntricos de feixes originados em igual número de câmbios, dispostos concentricamente, que produzem muito parênquima e algum xilema e floema secundários: A, pormenor de um corte transversal; B, pormenor de um dos feixes; C, aspecto geral. CAMEFORT (1997) e BECK (2009).

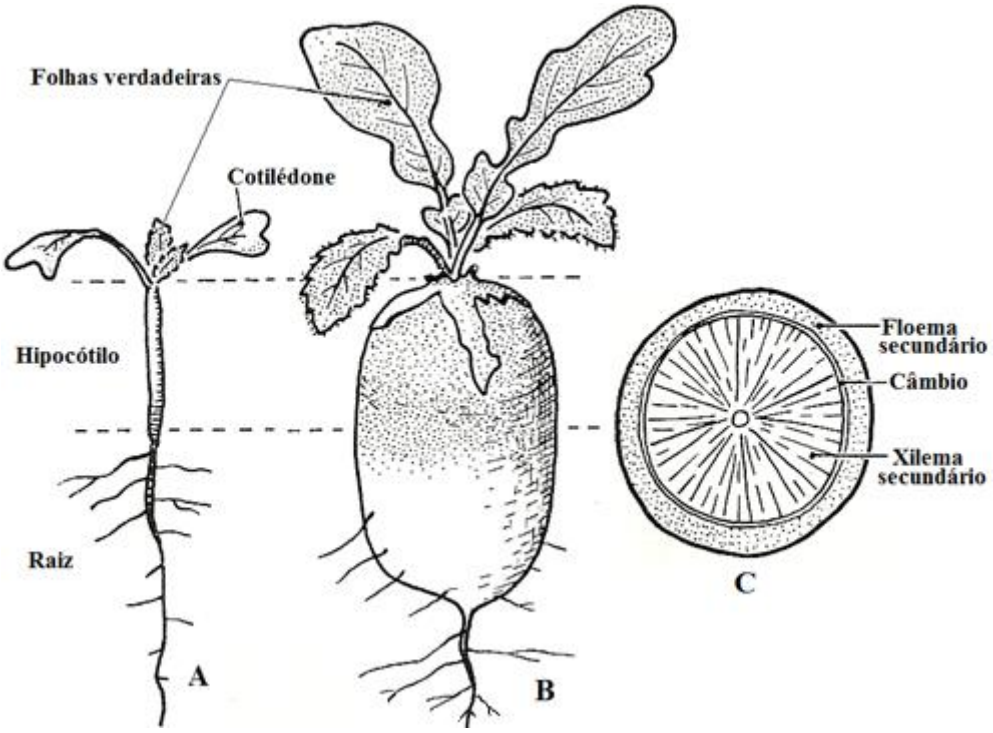



**FIGURA** 573 – Raiz tuberosa de *Raphanus raphanistrum*: A-B, aspecto geral de um indivíduo antes e depois de se ter iniciado o processo de tuberização; C, corte transversal. Adap. CAMEFORT, 1997.

Em *Ficaria*, que é o caso mais frequente, a tuberização deve-se fundamentalmente à hipertrofia do parênquima cortical.

Nas raízes de algumas solanáceas e gencianáceas ocorre a formação de algum floema internamente ao xilema. Este floema interno, tanto pode apresentar-se em feixes bicolaterais isolados, como na forma de um anel mais ou menos contínuo.

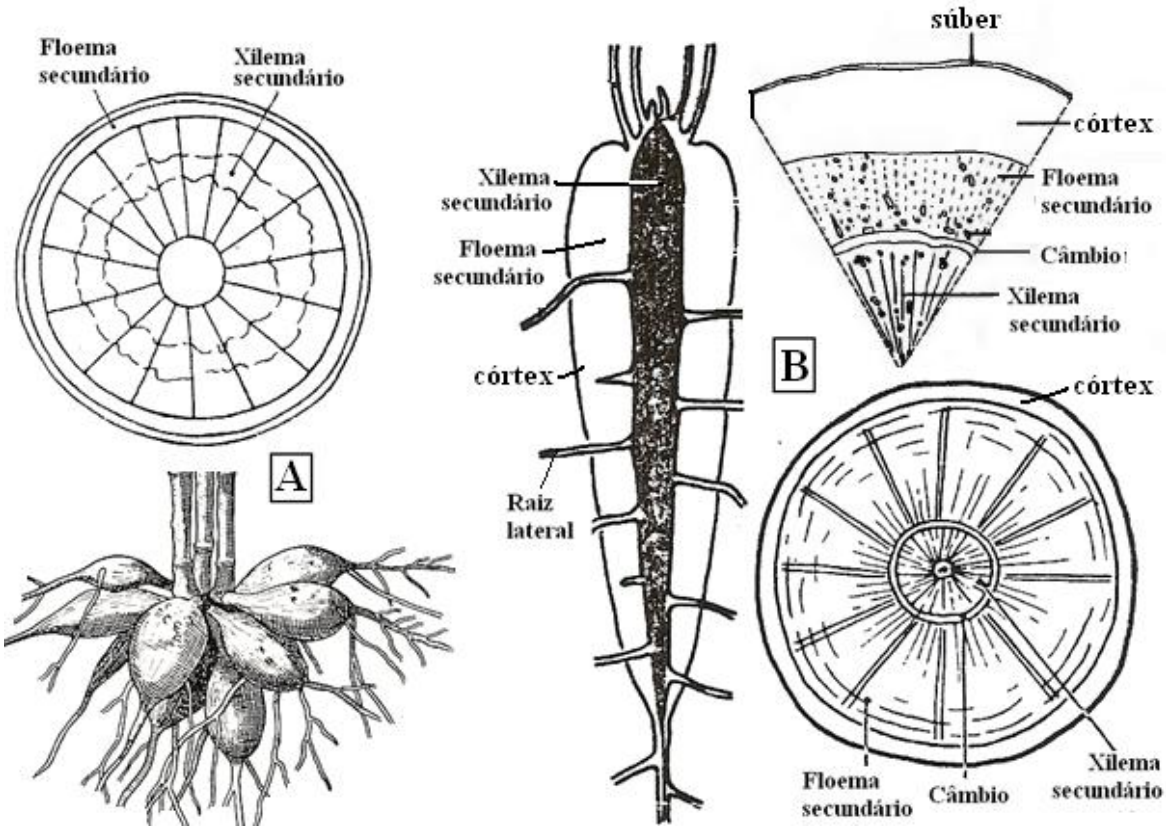



**FIGURA** 574 - A, raiz de *Dahlia* sp., aspecto geral e corte transversal; B, raiz da cenoura (*Daucus carota*) aspecto geral e cortes transversais. Adap. CAMEFORT,1997

# 12.1.2. RAÍZES ASSIMILADORAS

Algumas orquidáceas epifíticas do género *Taeniophyllm (e.g., T. zollingeri)* sendo afilas e com um caule extremamente reduzido, apresentam raízes altamente modificadas, laminares e verdes que desempenham a fotossíntese, sendo os órgãos assimiladores por excelência. Nestas, como em muitas outras raízes aéreas, a sua estrutura, atípica, compreende além de parênquima clorofilino, colênquima como tecido de suporte. Em inúmeras Podostemaceae, as raízes laminares e verdes constituem também o órgão assimilador. Merece ainda destaque o facto de que, dadas as reduzidíssimas dimensões do caule, as inflorescências parecem partir directamente das raízes.

# 12.1.3. RAÍZES ESPECIALIZADAS NAS FUNÇOES DE SUPORTE E FIXAÇÃO

Certos espermatófitos desenvolveram um sistema particularmente especializado de raízes com uma função única de suporte. O caso mais excepcional é sem dúvida o de algumas espécies aquáticas de águas bastante movimentadas, como sejam as hidrostaquidáceas que desenvolveram um sistema particularmente eficiente de fixação ao substrato em que as raízes se encontram **transformadas num disco adesivo** que segrega inferiormente mucilagens para garantir a adesão às rochas. Tal não seria digno de nota se se tratasse de algas, mas não se esqueça que se trata de espermatófitos. Outros casos, porventura mais conhecidos, referem-se à existência de:

a) **raízes-escora** ou **raízes fúlcreas**, raízes muito vigorosas, espessas, muito ricas em fibras, bastante ramificadas através de inúmeras raízes adventícias, particularmente bem adaptadas à função de suporte. Podem encontrar-se em certos *Pandanus* spp. e nalgumas espécies dos mangais *(e.g.*, *Rhizophora* spp.), o que parece imprescindível dado que aí o solo se apresenta bastante movediço e importa sobretudo garantir uma razoável estabilidade.

b) **raízes tabulares**, assim designadas dado o seu aspecto tabuliforme (e.g., *Ficus* spp.). As raízes tabulares de algumas espécies de *Ficus*, são excepcionalmente ricas em tecidos de suporte. Desenvolvem-se na região do colo e o seu aspecto deve-se essencialmente ao facto do **espessamento secundário** ser **assimétrico**, ou seja, ser muito mais significativo na parte superior, mais afastada do solo do que na parte inferior das raízes. Não se trata contudo, propriamente, de lenho de reacção.

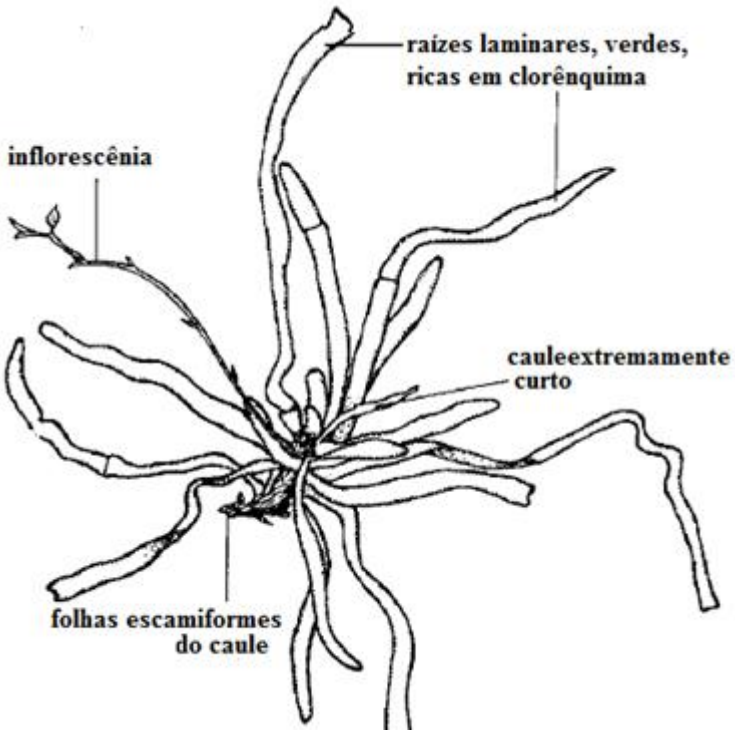



**FIGURA** 575 - *Taeniophyllum zollingeri*, orquídea epifítica com caule muito reduzido e raízes aéreas verdes, assimiladoras, ricas em parênquima clorofilino.

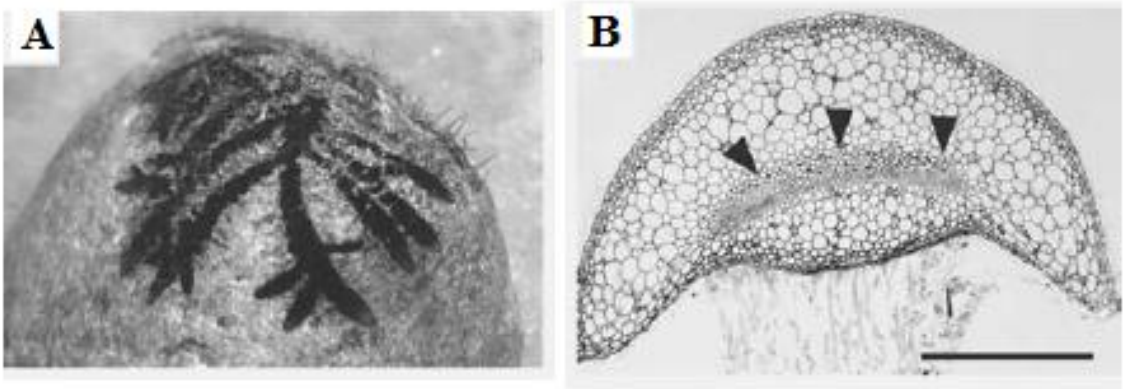



**FIGURA** 576 - 1-2,**raízes transformada em disco adesivo de fixação** de hidrófitos de águas particularmente agitadas, como é o caso dos rápidos dos rios (reófitos); A, *Griffithella hookeriana*, raízes verdes, espalmadas e solidamente presas à rocha; B, *Thelethylax minutiflora*, raiz transformada em disco com a face dorsal solidamente presa à rocha. As setas apontam para e tecido vascular que se dispõem de modo muito diferente daquele que é típico das raízes. MINELLI & FUSCO (2008).

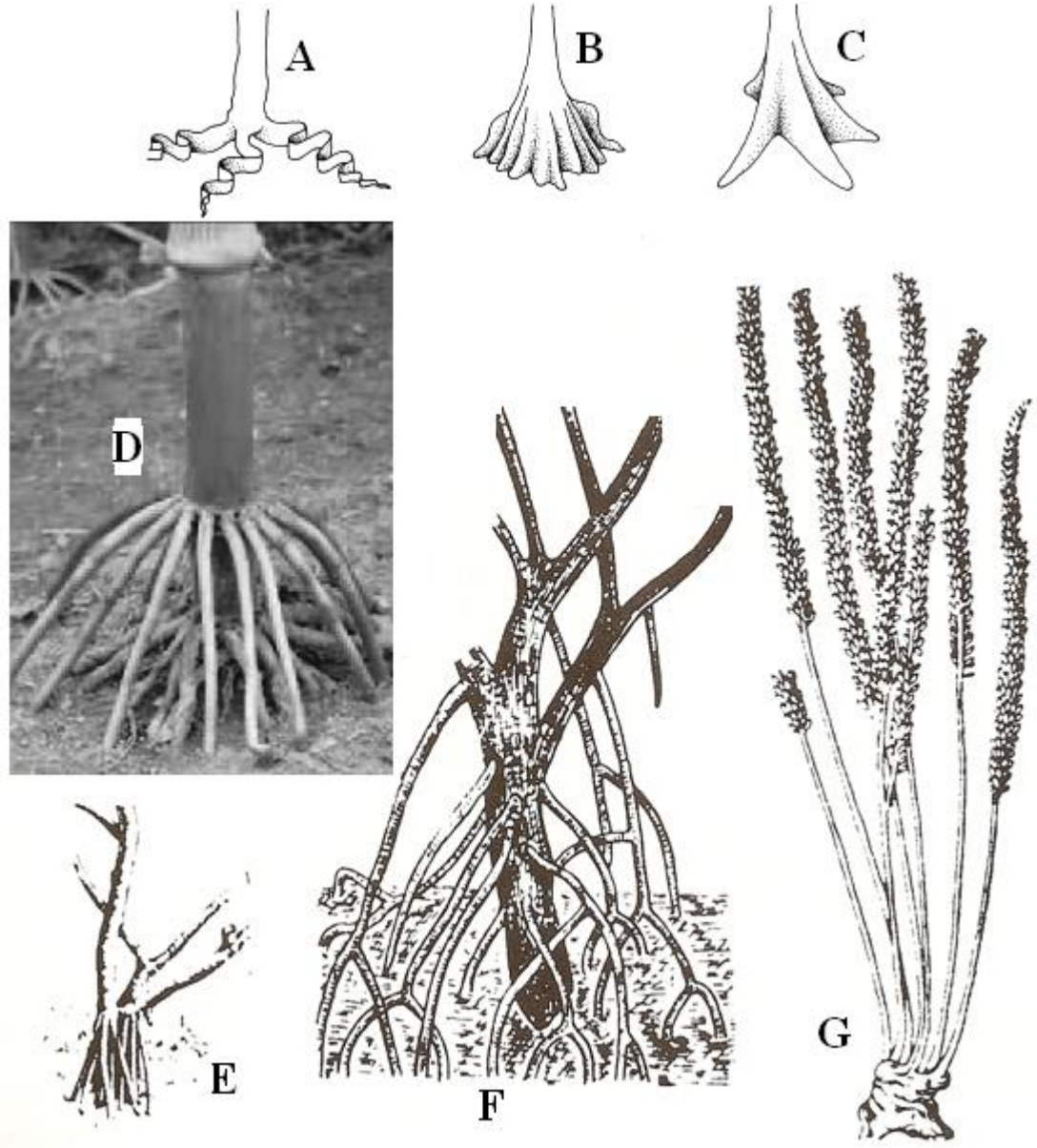



**FIGURA** 577 - A-C, raízes tabulares de *Ficus* sp.; D-F, raízes fúlcreas ou raízes-escora, de *Zea mays* (D), de *Pandanus* sp. (E) e *Rhizophora mangle* (F); G, **raiz transformada em disco adesivo de fixação** de *Hydrostachys* sp., hidrófito de águas particularmente agitadas. FONT QUER (1979).

## 12.1.4. RAÍZES RESPIRATÓRIAS

A maioria dos espermatófitos, como espécies terrestres que são, apresenta raízes subterrâneas. No entanto, muitos hidrófitos apresentam raízes aquáticas, livres e normalmente desprovidas de pêlos absorventes ou mais frequentemente enraizadas na vasa e as suas raízes não podem considerar-se aquáticas.

As raízes de plantas aquáticas apresentam geralmente escassez ou ausência de tecidos de suporte. Os elementos lenhosos são também sempre em número muito reduzido, veja-se, por exemplo, o caso limite das raízes monarcas, extraordinariamente delgadas, de *Trapa natans*. Frequentemente as raízes dos hidrófitos apresentam parênquima aerífero e são desprovidas de coifa. Algumas plantas aquáticas são totalmente desprovidas de raízes *(e.g., Elodea ).*

Certas plantas de solos periodicamente alagados como é o caso dos mangais, desenvolveram um sistema de raízes epígeas, com **geotropismo negativo** e providas de um parênquima aerífero (aerênquima) bastante desenvolvido e com estomas aeríferos (lenticelas). Tais raízes são normalmente designadas por **raízes respiratórias** ou **pneumatóforos** e os estomas aeríferos por **pneumátodos** ou **pneumatódios**. Têm a função de absorver e canalizar o ar para o interior da planta já que a absorção de água e sais minerais está normalmente reservada a outras raízes "normais". Raízes respiratórias ocorrem, por exemplo, em *Rhizophora, Sonneratia, Avicennia, Bruguiera* e *Ceriops.* Em certos géneros, como é o caso de *Ludwigia*, as raízes respiratórias muito

ricas em aerênquima servem não só como órgão respiratório mas igualmente para assegurar a flutuação das plantas na água.

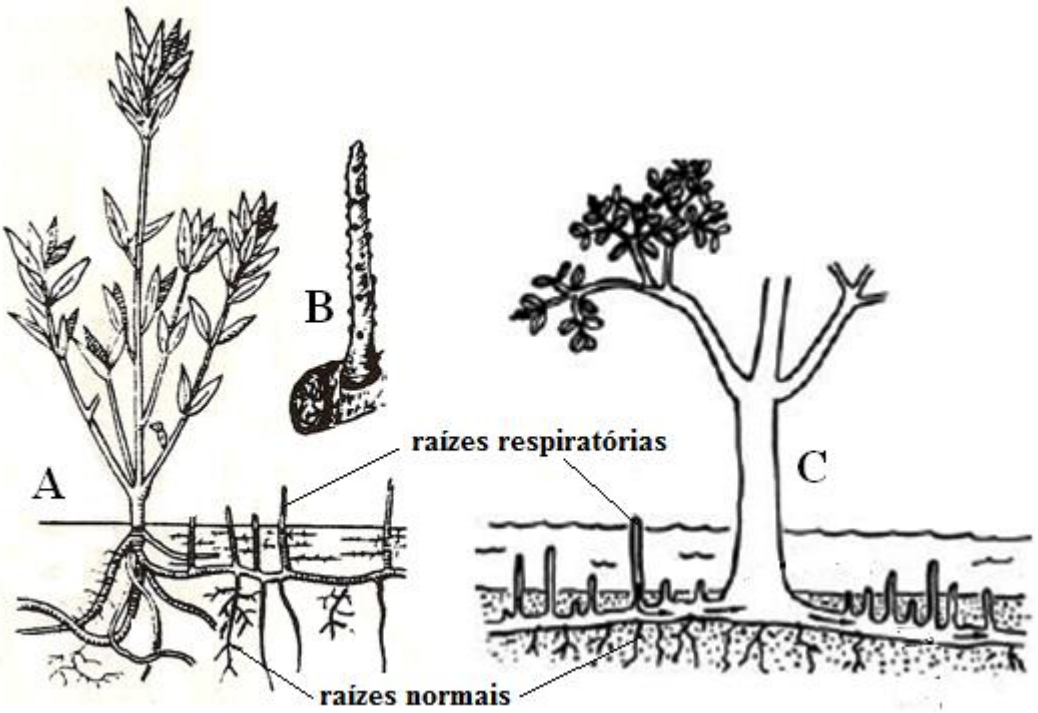



**FIGURA** 578 - *Avicennia nitida*, A, aspecto geral de um indivíduo com raízes "normais" e pneumatóforos; B, pormenor de uma das raízes respiratórias; C, *Avicennia germinans*, espécie típica do ecossistema de mangue. As raízes respiratórias têm a função de absorver e canalizar o ar para o interior da planta, através de um abundante aerênquima. A absorção de água e sais minerais está reservada a raízes "normais". Adap. STRASBURGER *et al.* (1994).

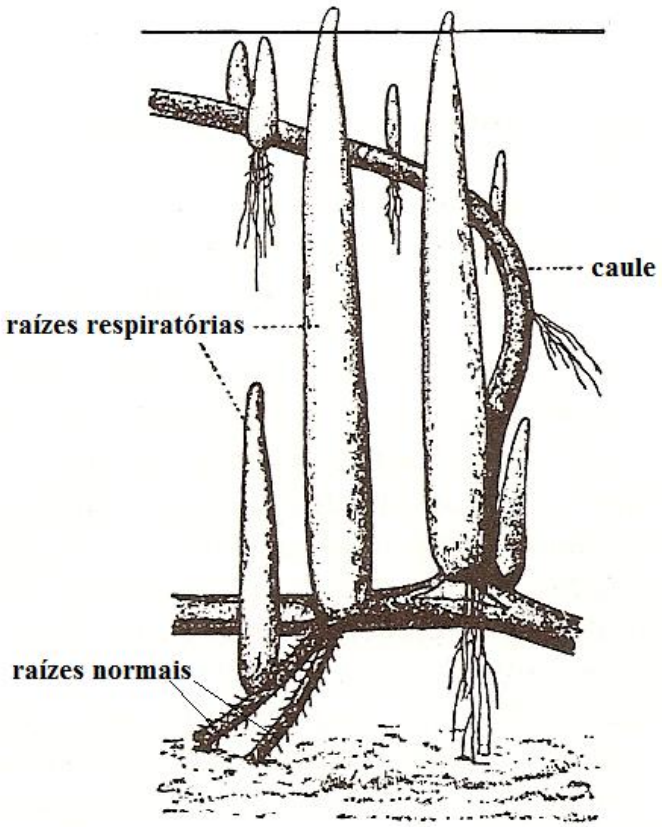



**FIGURA** 579 - Aspecto parcial de um indivíduo da espécie *Jussieua repens*, com raízes "normais" e pneumatóforos. As raízes respiratórias, apresentam geotropismo negativo e têm a função de absorver e canalizar o ar para o interior da planta, através de um abundante aerênquima. A absorção de água e sais minerais está reservada a raízes "normais" com geotropismo positivo. STRASBURGER *et al.* (1994).

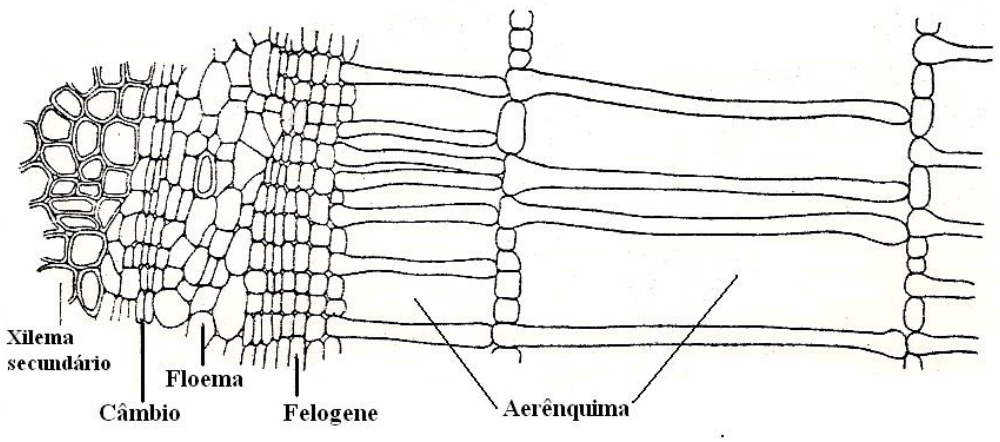



**FIGURA** 580 - Pormenor dum corte transversal duma raiz respiratória (pneumatóforo) de uma espécie dos mangais observando-se um aerênquima bem desenvolvido. ESAU (2002)

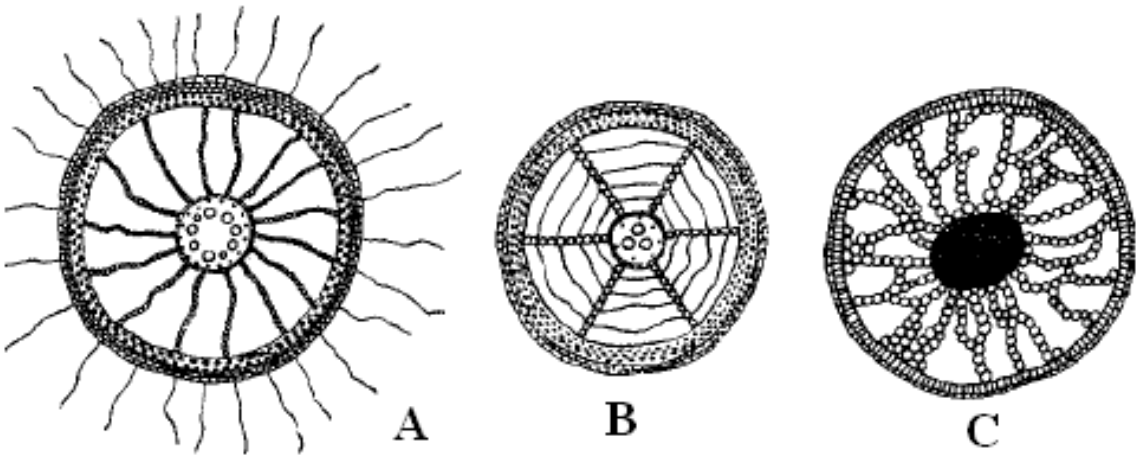



**FIGURA** 581 – Cortes transversais de raízes de plantas desenvolvendo-se em habitats alagados (turfeiras) com um parênquima aerífero muito desenvolvido: A, *Phragmites australis;* B, *Eriophorum vaginatum;* C, *Rubus chamaemorus*. EAMES (2003).

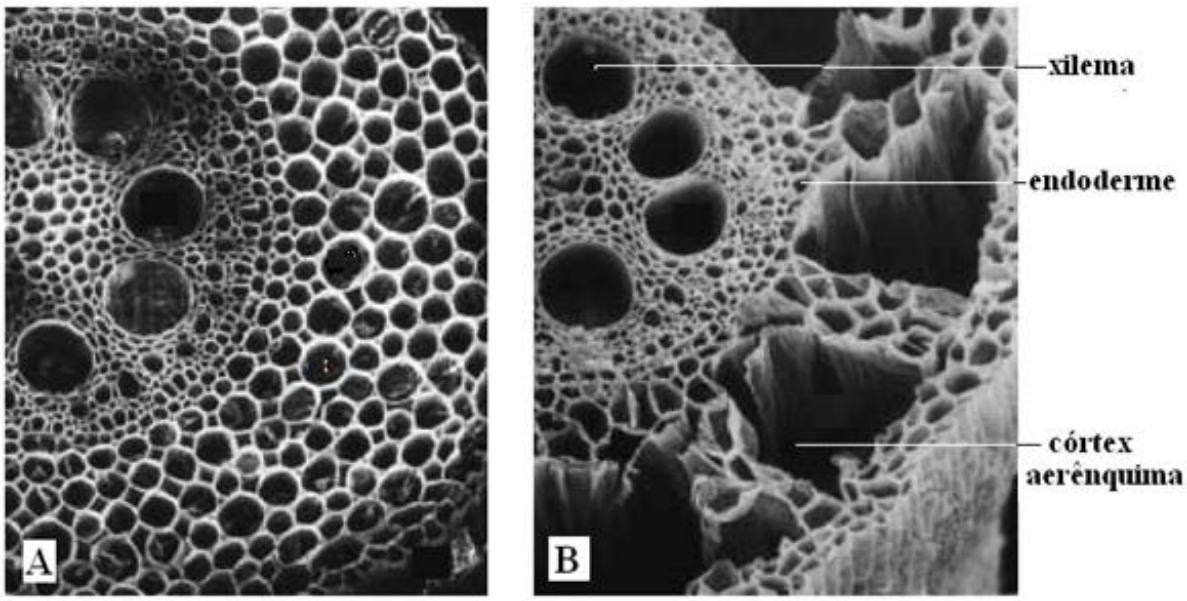



**FIGURA** 582 – A-B, raízes de milho (*Zea mays*) observadas em corte transversal: A, raiz que se desenvolveu num ambiente com um nível razoável de arejamento; B, raiz que teve de adaptar-se a um solo alagado, tendo desenvolvido um córtex aerenquimatoso. TAIZ & ZEIGER (2002).

## 12.1.5. RAÍZES ESTRANGULANTES

Alguns espermatófitos, em particular dos géneros *Ficus* e *Clusia*, são **hemi-epifíticos**, ou seja, desenvolvem-se inicialmente sobre outros indivíduos, como quaisquer epífitos, porém, mais tarde, produzem grandes raízes epígeas, com forte geotropismo positivo capazes de alcançar o solo e passar a absorver dele os nutrientes, tornando-se totalmente independentes. Paralelamente a isso, desenvolvem um sistema tão robusto e intricado de raízes, ditas **raízes estrangulantes**, que originam a morte da planta que lhes serve de suporte. Quando tal acontece, já o epífito se encontra em geral devidamente enraizado e escorado no solo. Estas plantas são conhecidas no Brasil pela designação de mata-pau.

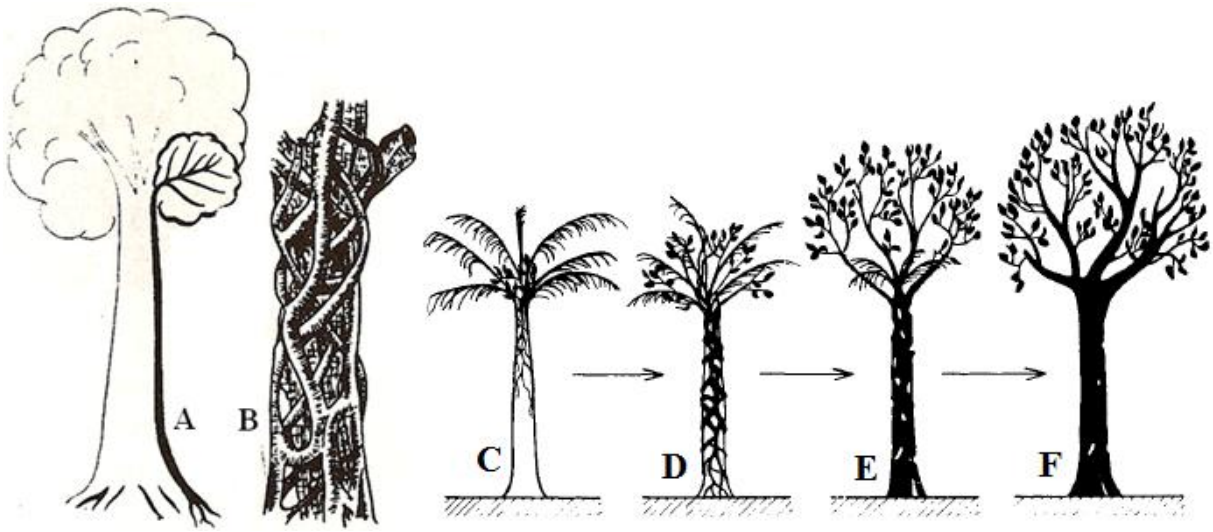



**FIGURA** 583 - A-B, *Ficus* sp., espécie hemi-epifítica; A, numa fase inicial em que utiliza a outra planta como mero tutor; B, fase muito posterior em que o hemi-epífito já desenvolveu um sistema muito vigoroso e intrincado de raízes estrangulantes que envolvem completamente o tronco da planta que lhe serve de suporte e que irão conduzir irremediavelmente à morte deste; C-F, quatro estádios progressivos do estabelecimento de *Ficus leprieuri* sobre a palmeira, *Elaeis guineensis* e que termina com a morte desta última. Adap. FERRI (1999)

## 12.1.6. RAÍZES CONTRÁCTEIS

Em algumas espécies, em particular as providas de bolbos, a função de fixação de algumas raízes assume características muito particulares tendo desenvolvido a capacidade de empreender **contracção radicular**. Estas raízes especializadas, **raízes contrácteis**, reconhecíveis externamente pelo seu aspecto rugoso, têm a função de por contracções provocarem um aprofundamento no solo do bolbo ou da plântula ou pelo menos contrariarem a tendência que eles apresentariam de saírem do solo ao crescer.

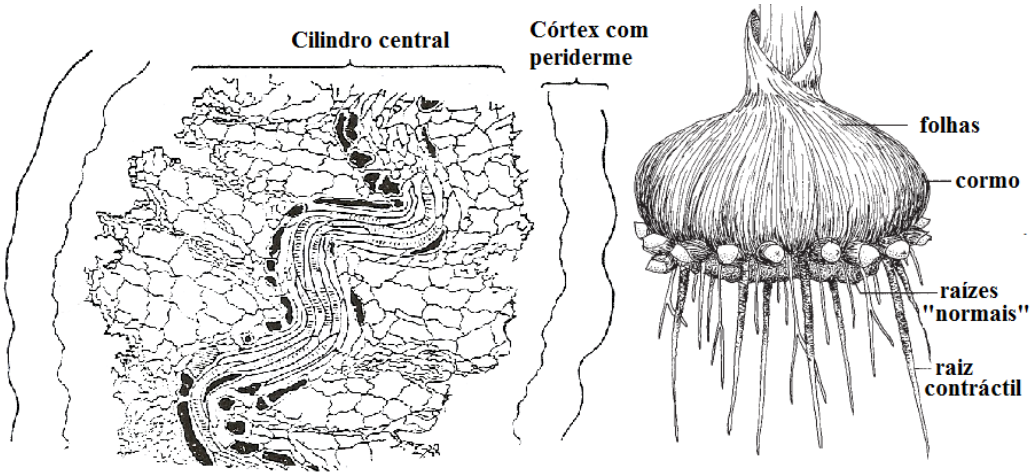



**FIGURA** 584 – À esquerda, pormenor de uma raiz contráctil de *Oxalis hirta*, vendo-se o cilindro central contraído e o xilema retorcido. À direita, aspecto geral do cormo com raízes contrácteis e raízes "normais".FAHN (1990)

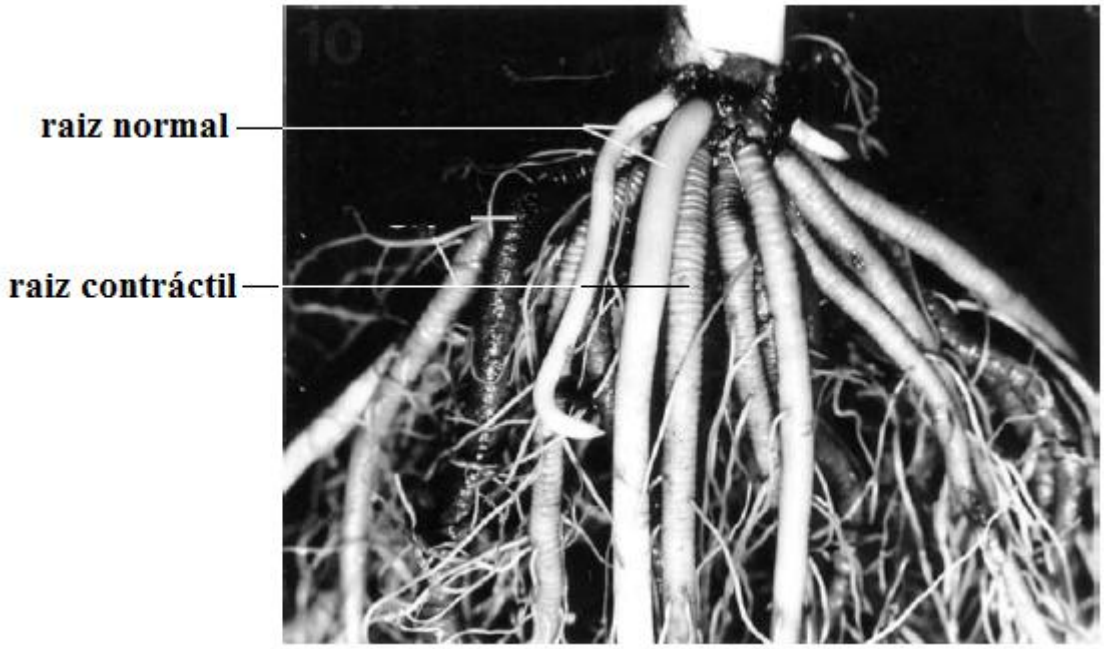



**FIGURA** 585 – Aspecto geral do sistema radicular de *Galtonia candicans*, observando-se raízes contrácteis e raízes normais. WAISEL *et al.* (2002).

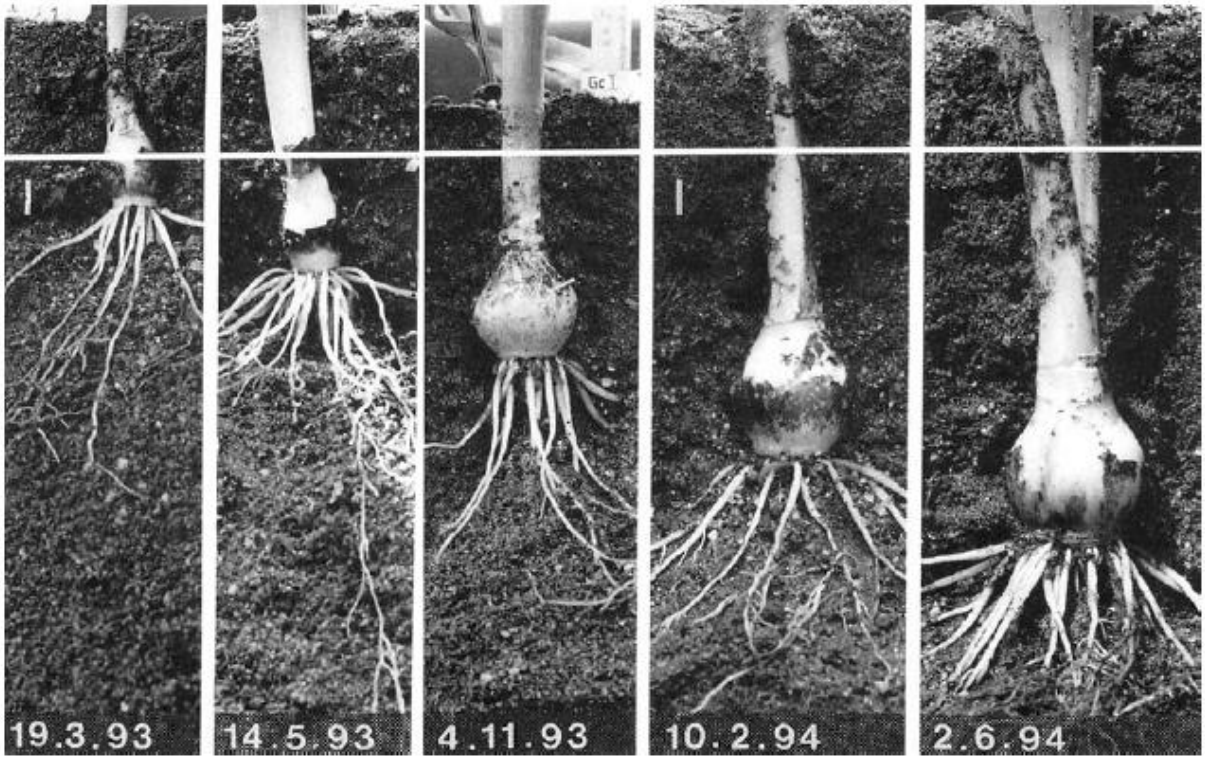



**FIGURA** 586 – Sequência de fotografias do mesmo bolbo de *Galtonia candicans*, tiradas entre 19/3/93 e 2/6/94 para ilustrar o aprofundamento progressivo do bolbo no solo devido à acção das raízes contrácteis. WAISEL *et al.* (2002).

## 12.1.7. RAÍZES SUGADORAS OU HAUSTÓRIOS

Tanto os holoparasitos como os hemiparasitos apresentam **raízes sugadoras** ou **haustórios**, que penetram nos tecidos do hospedeiro, estabelecendo ligação com os seus tecidos vasculares para daí lhes retirarem os

nutrientes. O processo de desenvolvimento dos haustórios é bastante complexo e não se encontra totalmente esclarecido. A este propósito consultar FAHN (1990).

O sistema radicular muito particular de algumas angiospérmicas **mico-heterotróficas**, constitui também um tipo estrutural distinto em que assumem particular importância a simbiose com fungos do solo.

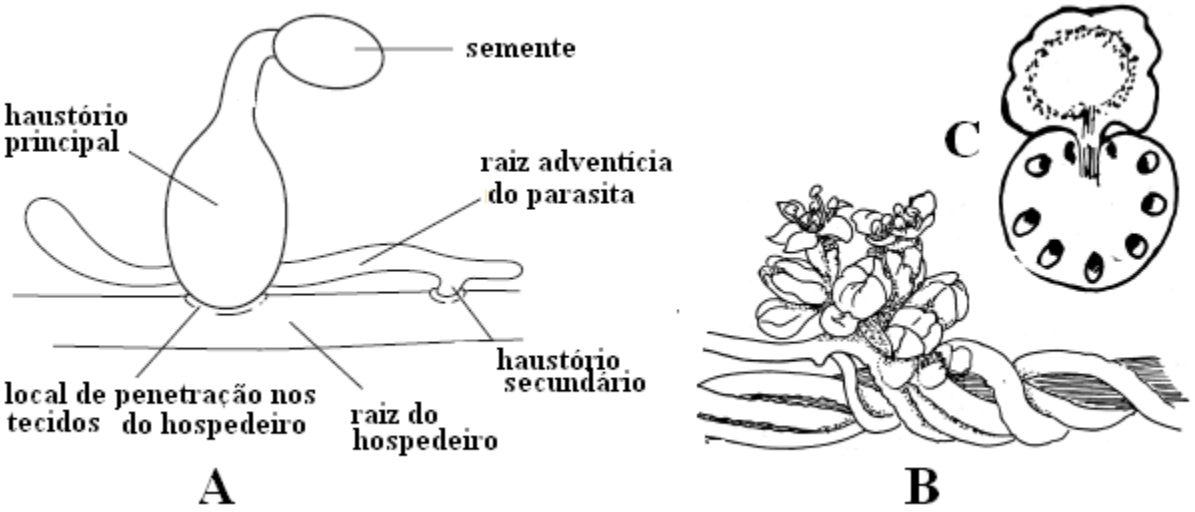



**FIGURA** 587 –A, germinação de uma semente da espécie parasítica de raízes, *Striga* sp. e penetração dos haustórios numa raiz do hospedeiro; B-C, *Cuscuta* sp., aspecto geral do parasito sobre o hospedeiro (B) e corte transversal dos caules do hospedeiro e do parasito mostrando a ligação entre o sistema vascular de ambos (C).

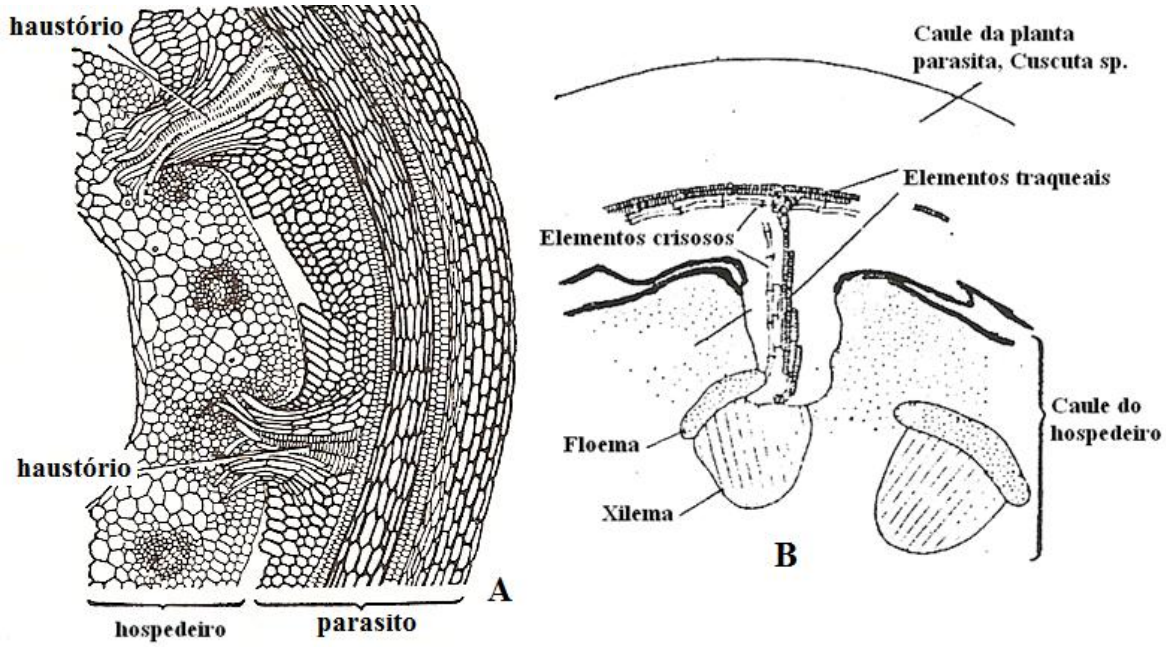



**FIGURA** 588 – A-B, diagrama de uma raiz sugadora (haustório) de uma planta parasítica e pormenor das ligações que se estabelecem entre os tecidos vasculares desta e os tecidos do hospedeiro. Numa fase adiantada, como a que observamos, há continuidade dos tecidos vasculares do parasito com os do hospedeiro o que permite uma eficiente nutrição do primeiro. A, *Cuscuta europaea;* B, *Cuscuta americana*. FAHN (1990)

## 12.1.8. OUTRAS VARIAÇÕES ESTRUTURAIS

Muitos espermatófitos, sobretudo os epífitos, apresentam raízes aéreas, geralmente desprovidas de pêlos absorventes mas, em contrapartida, com uma epiderme multisseriada de células mortas, o **velame**.

Quando completamente diferenciado o velame é constituído por células mortas de paredes espessadas, suberizadas. Durante os períodos de seca, as células do velame ficam cheias de ar e nas épocas de chuva, cheias de água. Dada a sua grande facilidade em absorver e reter a água o velame funciona como que uma esponja.

Outros espermatófitos apresentem um maior ou menor **dimorfismo** (ou **heteromorfismo**) **radicular**, ou seja o desenvolvimento a par de raízes "normais", pelas suas características e funções, de outras especializadas em determinadas funções. Incluem-se aqui, por exemplo, as espécies com **raízes-gavinha** (*Zannichellia* spp., *Dissochaeta* spp.) que ajudam estas espécies a trepar e neotorrizas de algumas orquidáceas e aráceas (OLIVEIRA, 1991).

A adaptação das raízes a condições de grande secura compreende normalmente como aspectos principais: a hipertrofia do sistema radicular com diferenciação de raízes superficiais e profundas; o armazenamento de água; o desenvolvimento de um ritidoma espesso; a esclerificação das células do córtex tendo em vista a protecção do cilindro vascular. Como é óbvio nem todos estes aspectos se encontram sempre simultaneamente presentes. Segundo FAHN (1990) outros aspectos estruturais têm sido observados, em particular: a redução da espessura do córtex, encurtando-se a distância entre a estela e o solo envolvente; um maior espessamento da endoderme; o desenvolvimento em monocotiledóneas psamofíticas de bainhas resultantes da "cimentação" dos grãos de areia com mucilagem que ficam revestindo as raízes e parecem substituir uma periderme inexistente; o desenvolvimento, nalgumas espécies, de apêndices especiais ("rootlets") a partir dos quais se desenvolvem muito rapidamente raízes adventícias quando existe água disponível.

# 12.2. CAULES COM ADAPTAÇÕES PARTICULARES

São largamente conhecidas as principais tendências no que respeita às adaptações estruturais do caule à secura, ao meio aquático, à humidade excessiva, ao armazenamento de reservas, ao desempenho de funções particulares e a diversas outras situações de stress.

## 12.2.1.ARMAZENAMENTO DE RESERVAS

Todos os caules subterrâneos, tubérculos, rizomas, prato ou disco dos bolbos, constituem adaptações simultaneamente à acumulação de reservas e à propagação.

O desenvolvimento em grande quantidade de tecido de reserva em bolbos, rizomas ou tubérculos, deve-se, consoante as espécies, à actividade de meristemas primários ou de meristemas secundários.

O parênquima de reserva é como regra o tecido que é produzido de forma mais abundante.

Em muitos casos o engrossamento secundário que conduz ao desenvolvimento destes órgãos de reserva não pode ser encarado como típico (ver "Crescimentos Secundários Anómalos").

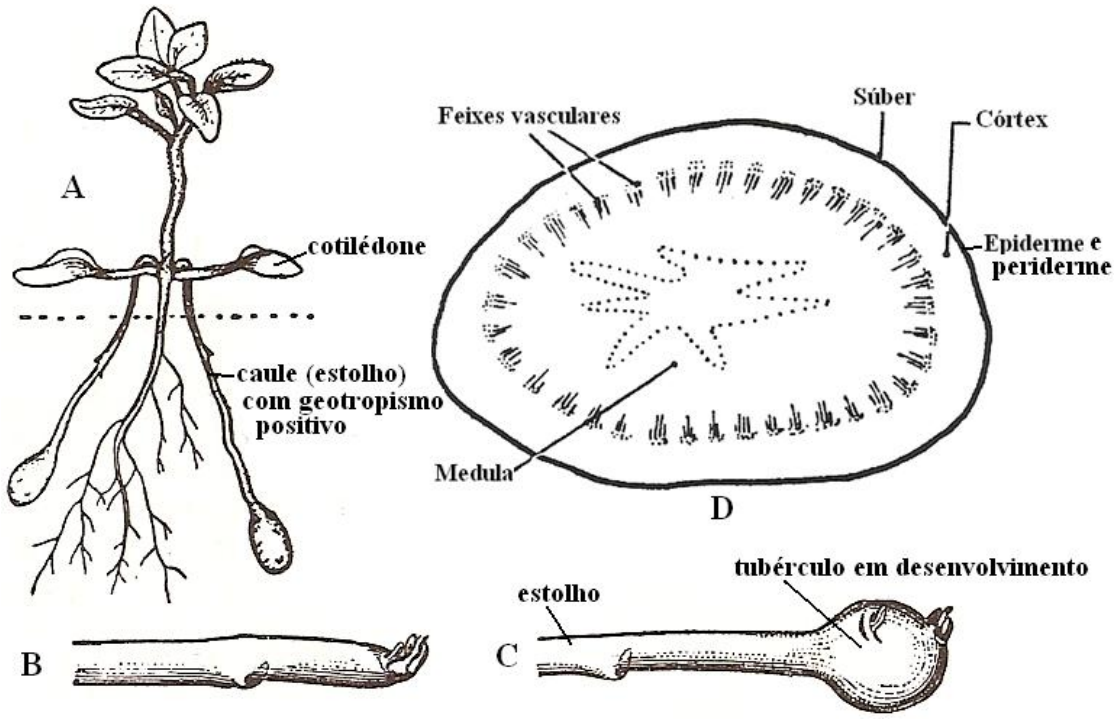



**FIGURA** 589 – A, plântula da batateira (*Solanum tuberosum* ) com caules desenvolvendo-se a partir das axilas dos cotilédones, com geotropismo positivo e em cujas extremidades tiveram já início a formação de tubérculos; B-C, pormenor da extremidade dos estolhos com tubérculos em formação; D, corte transversal evidenciando a estrutura anatómica de um tubérculo completamente diferenciado. CAMEFORT, 1997.

# 12.2.2. ADAPTAÇÕES À SECURA

Os mecanismos de resistência à secura, podem ser de vária natureza bastante diversa e incluem:

a) o **retardamento da desidratação**, ou seja, a capacidade de manter ou prolongar em situações desfavoráveis, a hidratação dos tecidos; b) **tolerância à desidratação**, as plantas mantêm a capacidade de realizar as funções metabólicas habituais apesar de desidratadas; c) **evitar as situações de seca.** Estas plantas completam o seu ciclo de vida, muto rapidamente, durante o curto período de tempo em que existe água disponível.

De um ponto de vista anatómico, na estrutura primária os caules de muitas plantas xeromorfas apresentam uma medula ampla, os feixes vasculares num anel estreito, e por fora um córtex muito desenvolvido que se julga com função de armazenamento de água e reservas e de protecção dos próprios feixes vasculares, enquanto não se forma a periderme.

As **plantas xeromorfas** apresentam um conjunto de adaptações fisiológicas e estruturais que permitem a estes vegetais sobreviver em situações de acentuado deficit hídrico (TAIZ & ZEIGLER, 2002):

## - ADAPTAÇÕES TENDO EM VISTA A DIMINUIÇÃO DAS PERDAS DE ÁGUA

1 **ausência de folhas.** Muitas plantas xeromorfas são afilas ou têm as folhas reduzidas a espinhos, apresentando o caule parênquima clorofilino e substituindo as folhas na sua função assimiladora.

2 **inibição da expansão foliar.** A redução da expansão celular e consequentemente a menor expansão da área foliar é a primeira resposta da generalidade das plantas como defesa contra a seca. Em muitas espécies o stress hídrico limita não só o tamanho, mas também o número de folhas produzidas por via de um menor crescimento dos ramos.

3 **abscisão foliar.** As plantas que sofrem stress hídrico após um desenvolvimento substancial da sua área foliar, tendem a apresentar senescência de muitas das suas folhas. Um ajustamento da área foliar total da planta face a condições de limitação hídrica torna-se muito importante. Muitas espécies dos desertos perdem todas as suas folhas durante a seca mais pronunciada e só produzem novas folhas quando as condições se tornam favoráveis. As espécies do género *Ephedra*, apresentam **abscisão de ramos**. Na base do entrenó, quase junto ao nó, forma-se um **diafragma nodal**, constituído por células esclerificadas que funcionam como uma camada de abscisão foliar e que permitem que a planta perca parte significativa dos ramos quando atravessa deficits hídricos muito acentuados. O diafragma nodal apresenta à semelhança da zona de abscisão foliar uma camada mais interna de cicatrização e outra mais externa, de abscisão.

**FIGURA** 590 – *Myrothamnus flabellifolius*. A dessecação extrema causa a cavitação do xilema (perda de pressão) a partir dos 3 metros de altura de modo que as plantas que têm maior porte são obrigadas a deixarem morrer as partes mais altas para conseguirem retomar com normalidade o fluxo xilémico quando sobrevierem as primeiras chuvadas. JENKS & WOOD (2007).

4 **estomas aprofundados em relação à epiderme.** Muitas espécies apresentam cutícula espessa e estomas aprofundados em relação à epiderme, frequentemente em criptas estomatíferas;

5 **deposição de ceras sobre a superfície foliar**. Uma resposta evolutiva generalizada ao stress hídrico é a produção de uma cutícula espessa, e uma maior deposição de ceras epicuticulares.

6 **encerramento dos estomas.** Os estomas fecham-se em situações de deficit hídrico (em resposta ao ácido abscísico), reduzindo-se as perdas de água por evaporação. As células-guarda perdem turgescência como resultado da perda directa de água para a atmosfera e é esse decréscimo de turgescência que provoca o encerramento dos estomas.
Sinais químicos das raízes podem igualmente afectar as respostas dos estomas ao stress hídrico, dado que a desidratação do sistema radicular pode causar encerramento estomático.
Na caso do deficit hídrico se acentuar assiste-se à desidratação das células do clorênquima do mesofilo o que prejudica a fotossíntese. O metabolismo do mesofilo foliar fica assim prejudicado e a eficiência do uso da água decresce. No entanto, a translocação floémico de metabolitos parece não ser muito afectada durante o período de stress, o que permite às plantas mobilizarem reservas para onde elas são necessárias (*e.g.*, maturação das sementes). A capacidade do continuar translocando metabolitos é um elemento da maior importância na resistência das plantas à desidratação.

7 **Súber espesso e nalguns casos súber interxilémico.** Os arbustos ou árvores que crescem em zonas áridas tendem a desenvolver uma casca espessa que as protegendo contra temperaturas e radiação solar extremas, evitando um sobreaquecimento dos tecidos internos. Um caso extraordinário de adaptação diz respeito a algumas espécies xerofíticas do género *Artemisia*, em que se forma **súber ou casca interxilémica**, que corresponde ao desenvolvimento de peridermes no interior do xilema secundário, isolando a zona funcional (borne) da não funcional (cerne) e, assim, reduzindo as perdas de água (FAHN, 1990). Em certos arbustos xerofíticos da família das Chenopodiaceae, a **ausência de lenticelas** na periderme ajuda a reduzir significativamente as perdas de água.

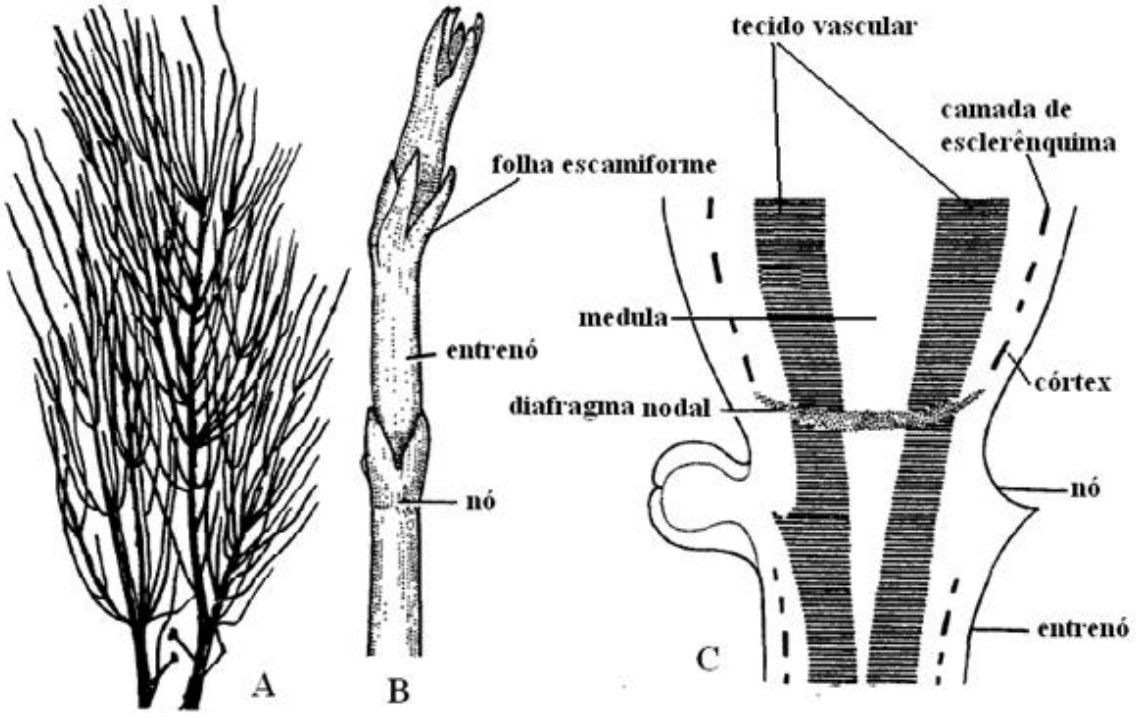



**FIGURA** 591 – *Ephedra*: A, aspecto parcial de um indivíduo; B, pormenor de um caule com folhas escamiformes; C, corte longitudinal do caule evidenciando o **diafragma nodal**, localizado na base do entrenó, quase junto ao nó, constituído por células esclerificadas que funcionam como uma camada de abscisão foliar e que **permitem que a planta perca parte significativa dos ramos quando atravessa deficits hídricos mais acentuados**. O diafragma nodal apresenta à semelhança da zona de abscisão foliar uma camada mais interna de cicatrização e outra mais externa, de abscisão. As plantas do género *Ephedra* apresentam além deste outros caracteres xerofíticos: epiderme fortemente cutinizada; estomas aprofundados em relação à epiderme; folhas escamiformes; esclerênquima abundante. BENDRE & KUMAR (2009).

## - ADAPTAÇÕES TENDO EM VISTA O ARMAZENAMENTO DE ÁGUA

1 **Desenvolvimento de parênquima aquífero.** Muitos xerófitos herbáceos apresentam um **hidrênquima** bem desenvolvido em caules, folhas e/ou raízes. O que é bastante mais raro é o que acontece em certas árvores, como é o caso das barrigudas (*Cavanillesia arborea*) em que os indivíduos apesar de lenhosos apresentam um parênquima aquífero muito desenvolvido.
As células do hidrênquima são especializadas no armazenamento de água. Apresentam um grande vacúolo e são geralmente desprovidas de cloroplastos. As paredes celulares são geralmente finas mas também podem apresentar espessamentos com celulose e/ou lenhina, com a função de conferir melhor sustentação à estrutura foliar. A presença dos espessamentos evita o colapso das camadas celulares, em caso do stress hídrico.
As células do parênquima aquífero são ricas em mucilagem, o que aumenta sua capacidade de reter água, pois a mucilagem é bastante hidrófila. Este tecido ocorre em folhas e caules de plantas suculentas, como as cactáceas, e em folhas e raízes de plantas epífitas e xerófitas. Muitas espécies halofíticas, caso por exemplo, de *Rhizophora mangle*, podem apresentar grande quantidade deste tecido, sobretudo nas raízes respiratórias.

**2 aprofundamento das raízes no solo.** A importância da biomassa radicular quando comparada com a parte aérea estabelece um balanço funcional entre absorção de água e fotossíntese, o que implica que, *a parte aérea continuará crescendo até que a absorção de água pelas raízes se torne limitante.*
Ao contrário do que normalmente acontece com a expansão foliar, que diminui muito precocemente quando a absorção de água é reduzida, o crescimento radicular prossegue e nalguns casos intensifica-se mesmo.
O crescimento das raízes para zonas mais profundas durante o stress hídrico exige fornecimento de metabolitos para as extremidades das raízes em crescimento, que entram em concorrência com os frutos e sementes em maturação. O crescimento das raízes é pois, menos evidente nas plantas na fase reprodutora do que na fase vegetativa. A competição por metabolitos entre raízes e frutos explica porque razão as plantas são geralmente mais sensíveis ao stress hídrico durante a reprodução (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

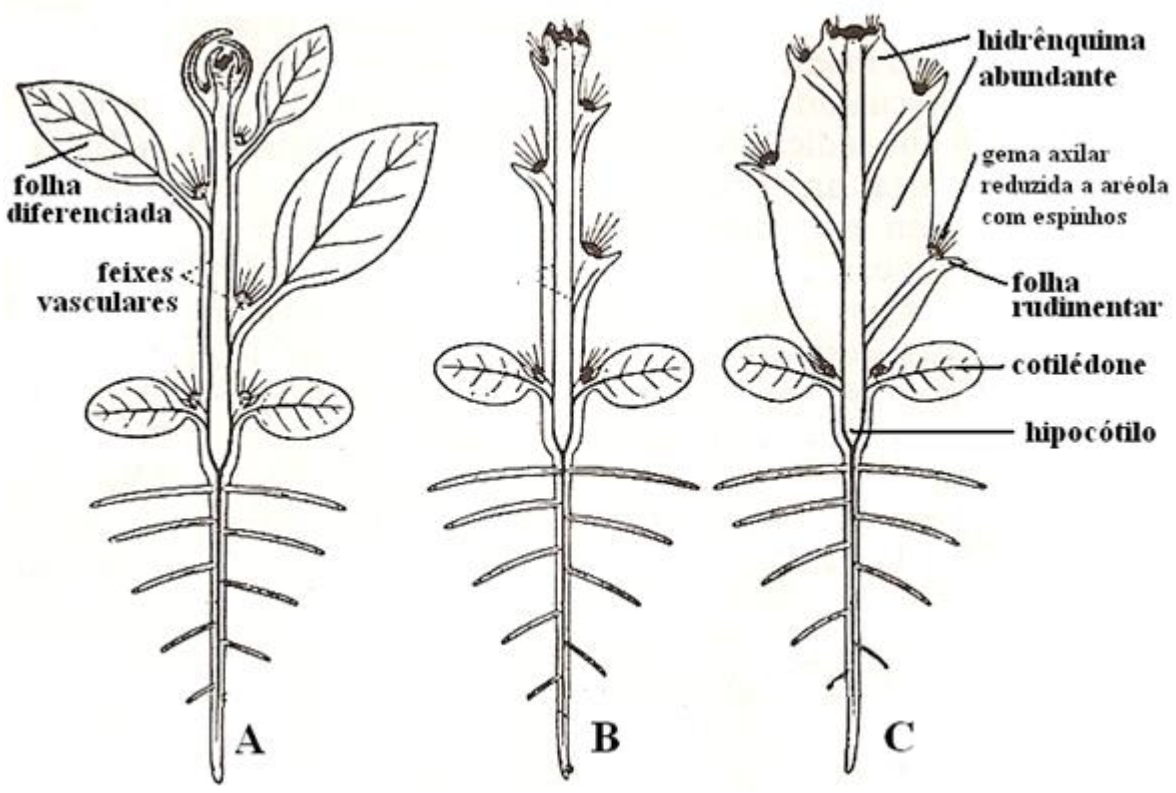



**FIGURA** 592 – Esquema que ilustra a transformação de um caule folhoso num caule do tipo cactiforme, com folhas rudimentares, reduzidas a espinhos ou mesmo ausentes; caule do tipo cladódio ou filocládio, verde, espalmado, desempenhando as funções normalmente reservadas às folhas; parênquima aquífero abundante; cutícula espessa e estomas aprofundados em relação à epiderme. STRASBURGER *et al.* (1994).

# 12.2.3. OUTRAS ADAPTAÇÕES

1 **maior resistência ao fluxo de água.** Ao secarem, as células vegetais encolhem. A superfície das raízes afasta-se das partículas do solo que retêm a água e os pêlos radiculares ficam danificados. A camada mais externa do córtex, a exoderme, desenvolve um revestimento com suberina, um lípido impermeável à água, aumentando a resistência ao fluxo hídrico.
Complementarmente, outro factor faz aumentar a resistência ao fluxo de água, a **cavitação**, ou seja, a quebra da coluna líquida sob tensão no xilema, pois a corrente transpiratória deixa de funcionar normalmente. A corrente ascendente de seiva bruta apenas se mantém nos elementos traqueais de menor diâmetro.

2 **alteração na dissipação de energia das folhas**. A manutenção da temperatura foliar abaixo da temperatura do ar requer a evaporação de grandes quantidades de água. Em situações de carência deste elemento são fundamentais outras estratégias, como sejam, alterações no tamanho das folhas e na sua orientação em relação ao sol. Outras estratégias são a perda de turgescência da folha (emurchecimento), que altera o seu ângulo de exposição ao sol, e o enrolamento foliar em gramíneas (com base no funcionamento de células motoras), que minimiza a superfície exposta à transpiração.
A absorção de energia é também reduzida por ceras epicuticulares e tricomas, que nalguns casos forma um indumento muito denso que reflecte uma grande quantidade de luz, o que faz com que as folhas se mantenham mais frias.

3 **indução em algumas plantas do metabolismo ácido das crassuláceas (CAM)**. Trata-se de uma adaptação muito importante em que os estomas apenas abrem à noite, permanecendo fechados durante o dia. É muito frequente em plantas suculentas, como os cactos. Algumas espécies apresentam o metabolismo CAM apenas quando submetidas a défices hídricos pronunciados ou a condições de salinidade elevada. Esta mudança no metabolismo é uma notável adaptação ao stress.

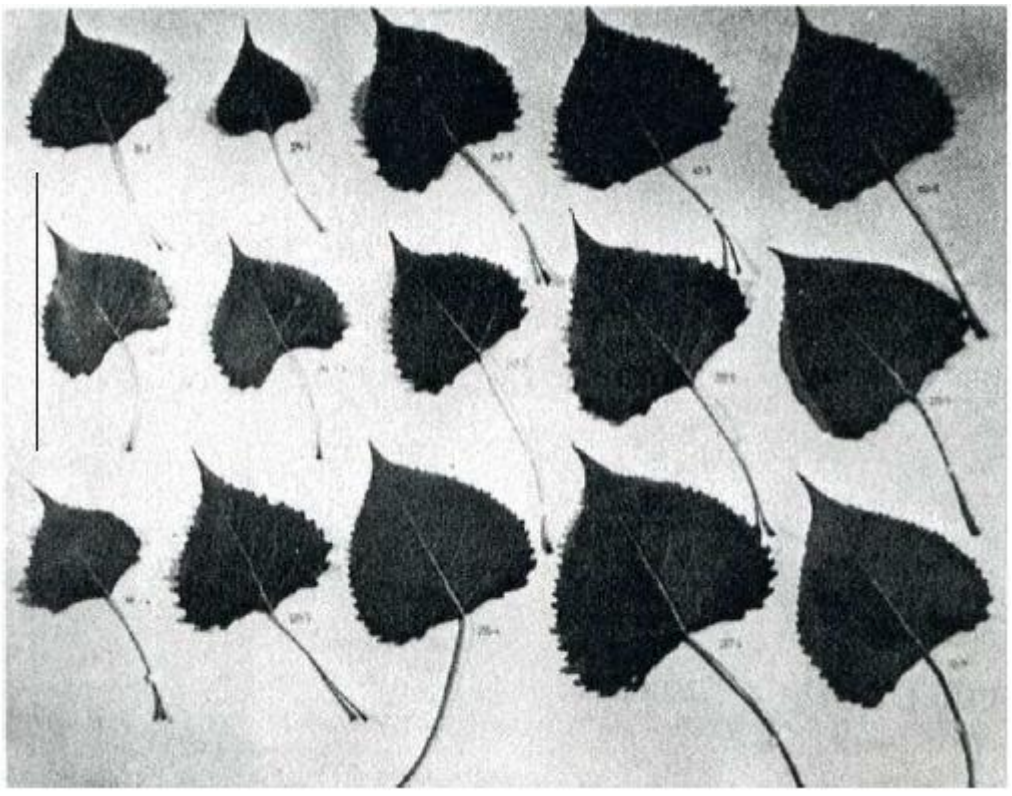


**FIGURA** 593 – Variação no tamanho das folhas, resultado de uma diferente expansão celular, em folhas de *Hibiscus tiliaceus*, em condições de deficit hídrico (limbos mais pequenos, à esquerda) e em condições de normal disponibilidade hídrica (limbos mais desenvolvidos, à direita). PALLARDY (2008).

4 **encurtamento do ciclo de vida.** Algumas espécies de habitats muito secos, ditas **espécies efémeras**, encurtam muito o seu ciclo vegetativo e reprodutor. Estas espécies também são

designadas por **plantas com crescimento determinado**, pois desenvolvem um número definido de folhas e peças florais num período de tempo muito curto. Tal é o caso, por exemplo, de algumas espécies afilas do género *Streptocarpus,* em que a única folha presente nas plantas adultas é um dos cotilédones que se desenvolve bastante, tomando-se persistente e na axila do qual se desenvolve a inflorescência. O ciclo de vida é tão encurtado no tempo que a planta nem chega a formar folhas verdadeiras.

**5 REVIVESCÊNCIA**. Alguns pteridófitos apresentam a capacidade de reduzir extraordinariamente a sua actividade metabólica, parecendo mortos, mas retomando o metabolismo a níveis normais quando as condições do meio se apresentam favoráveis. Este fenómeno é conhecido por revivescência e embora muito frequente entre os musgos e os líquenes, é muito raro entre os vegetais vasculares. Tal é o caso, por exemplo, de *Selaginella lepidophylla,* espécie do deserto mexicano e das regiões áridas do sudoeste dos Estados Unidos, cujo esporófito apresenta os ramos contraídos e enrolados sobre si próprio e mantém-se como que em estado de vida latente na estação mais desfavorável, reexpandindo-se e retomando a actividade a taxas metabólicas normais quando dispõe de água. Esta espécie é por isso conhecida como a planta-da-ressurreição ("resurrection plant").

**FIGURA** 594 – Aspecto geral de *Lophophora williamsii*, espécie suculenta de habitat desértico, com uma raiz tuberosa muito desenvolvimento para armazenamento de água e reservas. JENKS & WOOD (2007).

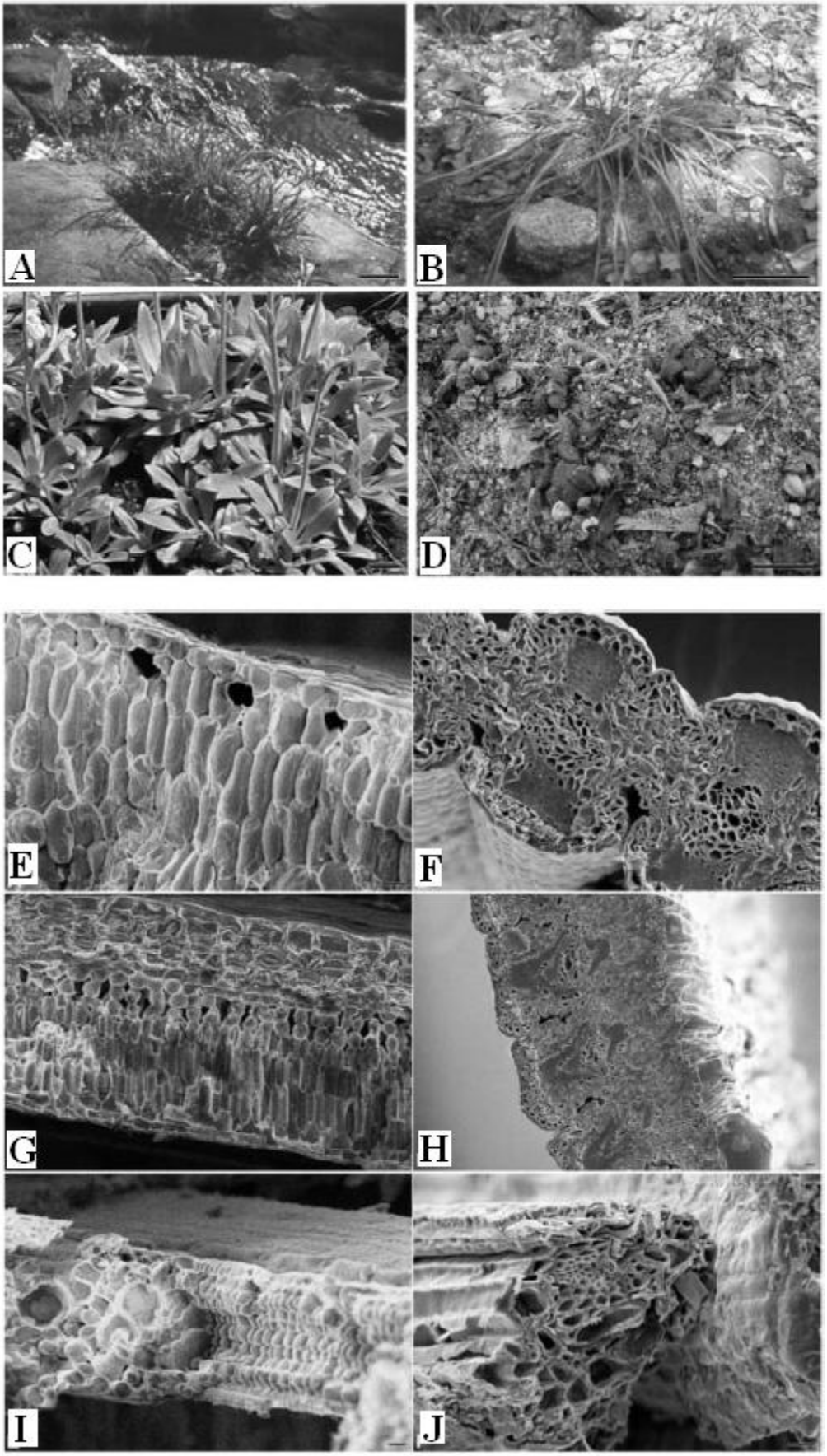



**FIGURA** 595 – Aspecto externo de plantas hidratadas e de indivíduos extremamente desidratados de *Xerophyta viscosa* (A-B) e *Craterostigma wilmsii* (C-D) duas espécies conhecidas como plantas-da-ressurreição; E-J, microfotografias de cortes longitudinais de folhas hidratadas (E, G, I) e extremamente desidratadas (F, H, J) de *Xerophyta humilis* (E,F), *Xerophyta viscosa* (G,H) e *Eragrostis nindensis* (I, J). JENKS & WOOD (2007).

# A) ADAPTAÇÕES AO HABITAT AQUÁTICO

Dada a muito menor disponibilidade em ar e energia luminosa, as plantas que vivem em meio aquático tendem a apresentar, pelo menos nos órgãos submersos, formas que aumentem a relação superfície/volume e favoreçam portanto as trocas gasosas e a realização da fotossíntese.

Os caules ou folhas submersos têm uma maior área de distribuição de cloroplastos. A cutícula é normalmente muito delgada ou inexistente para facilitar a absorção do ar dissolvido, as células da epiderme podem apresentar cloroplastos, o que também acontece em certas plantas terrestres de lugares fortemente ensombrados. O córtex apresenta frequentemente amplos espaços intercelulares, muitas vezes na forma de canais, constituindo-se um **aerênquima (parênquima aerífero)**. A sua função é armazenar ar entre as suas células. As grandes lacunas do aerênquima podem estar interceptadas por **diafragmas** - septos de células braciformes - que interrompem os grandes espaços intercelulares, longitudinalmente, nos órgãos onde ocorrem. Os diafragmas evitam o colapso do órgão caso haja uma lesão na parte submersa da planta, pois restringem a entrada de água a um único compartimento da lacuna. Os diafragmas fornecem sustentação às folhas, escapos e caules, além de constituírem áreas fotossintéticas suplementares, quando portadores de cloroplastos.

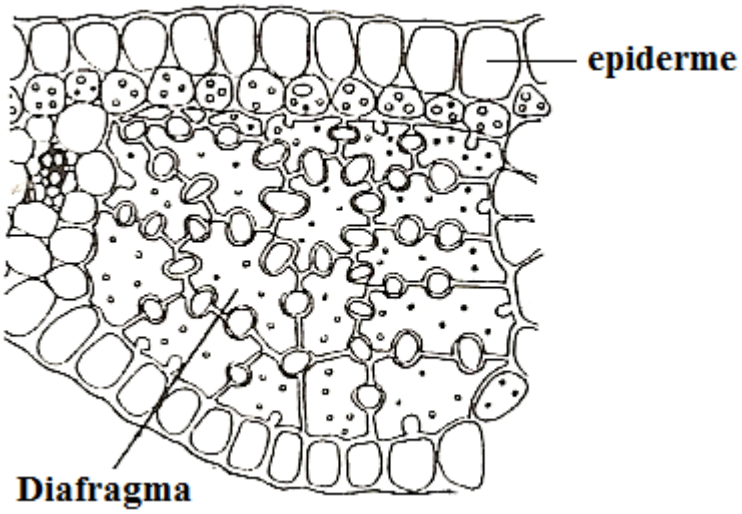



**FIGURA** 596 – Porção de um corte longitudinal de uma folha de *Eriocaulon aquatile*, hidrófito, cujas lacunas do aerênquima apresentam diafragmas, septos de células braciformes que têm a função de fornecer sustentação à folha e evitar o seu colapso, caso haja uma lesão na parte submersa da planta, pois restringem a entrada de água a um único compartimento da lacuna. FAHN (1990).

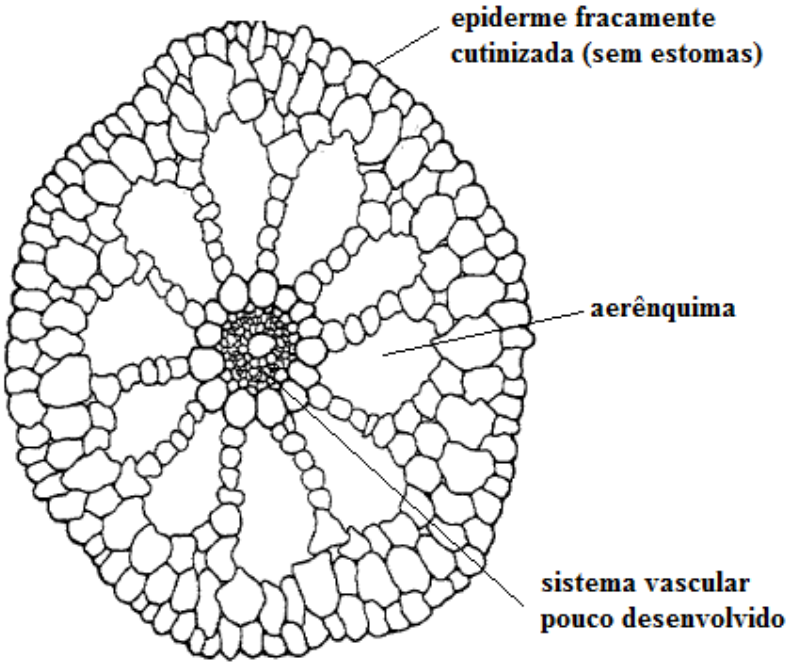



**FIGURA** 597 - Corte transversal de um caule aquático de *Najas flexilis.*

Muitas espécies aquáticas são desprovidas de sistema radicular e nos casos em que este existe, apresenta-se mais ou menos atrofiado e tem sobretudo uma função de fixação já que a absorção de água e solutos se dá por toda a superfície corporal da planta. Por esta razão, o sistema vascular, sobretudo no que respeita ao xilema, é também muito reduzido nos hidrófitos. A tal ponto que a relação córtex/cilindro vascular é geralmente análoga àquela que é característica das raízes. Além disso, nos caules submersos os elementos traqueais são normalmente vasos cujas paredes apresentam uma pequena lenhificação (espessamentos anelados ou espiralados) ou encontram-se reduzidos a traqueídos.

O crescimento secundário não ocorre normalmente nestes vegetais ou é apenas incipiente.

Em caules lenhosos submersos, as lenticelas apresentam normalmente hipertrofia na região submersa e acima desta, a par do desenvolvimento de um aerênquima abundante.

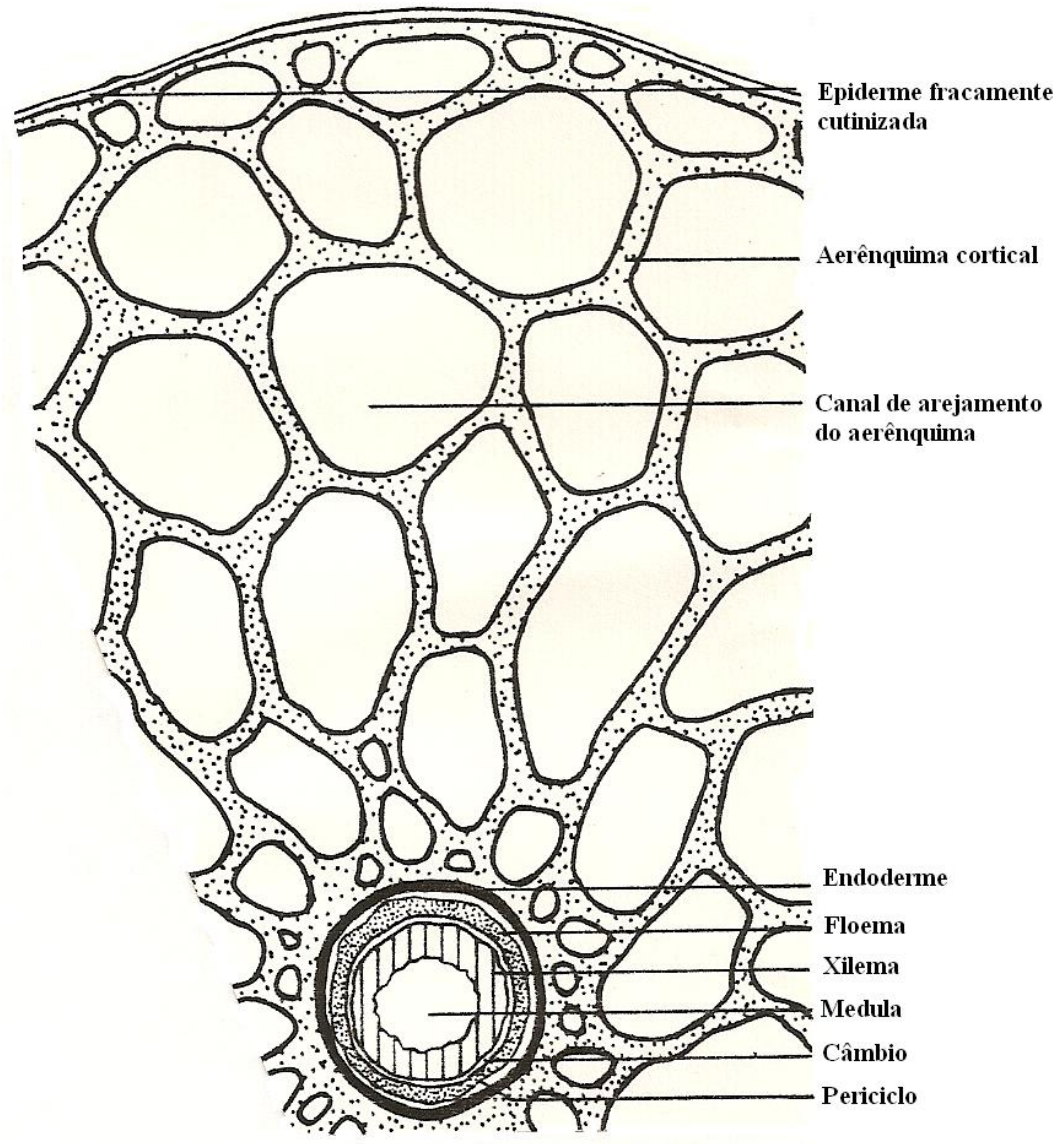



**FIGURA** 598 - Porção de um corte transversal de um caule de *Hippuris vulgaris.* BRACEGIRDLE & MILES (1975).

# B) ADAPTAÇÕES A AMBIENTES COM ELEVADA SALINIDADE

Com base na sua resposta à concentração de sais no substrato, as plantas podem ser:

a) **halófitas**, quando são nativas de solos salinos e conseguem completar o seu ciclo de vida naqueles ambientes;

b) **glicófitas**, quando não apresentam boa resistência ao sal, começando a mostrar sinais de inibição do crescimento, descoloração foliar e perda do peso seco, acima de certos limiares de concentração de sais.

Entre as espécies cultivadas, o milho, a cebola, os citrinos, a alface e o feijoeiro são altamente sensíveis ao sal; o algodão e a cevada são moderadamente tolerantes; a beterraba e a tamareira são altamente tolerantes. Duas espécies altamente resistentes ao sal, são *Suaeda maritima* e *Atriplex nummularia*.

A capacidade de resistir à salinidade excessiva passa em primeiro lugar pela capacidade das raízes em impedirem que os iões potencialmente prejudiciais alcancem as partes aéreas, muito particularmente aquelas que são mais sensíveis, os meristemas e as folhas jovens, que se estão expandindo e realizando a fotossíntese de forma muito activa**.** A endoderme, desempenha neste aspecto um papel fundamental pois impõe restrições (selectividade) aos movimentos de iões para o xilema. Ao serem impedidos de passar através das estrias de Caspary, os iões necessitam de seguir a via simplástica, atravessando as membranas celulares. Este facto oferece às plantas resistentes ao sal um mecanismo para excluir pelo menos parcialmente, os iões potencialmente prejudiciais (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

As células das raízes são, no entanto, obrigadas a gastar muita energia para expelir activamente os iões sódio de volta para a solução externa. Por isso, algumas plantas resistentes à salinidade, como acontece, por exemplo, com *Tamarix* spp. e *Atriplex* spp., não eliminam os iões pelas raízes, mas, em vez disso, têm glândulas de sal na superfície das suas folhas. Os iões são transportados para essas glândulas, onde o sal cristaliza e deixa de ser prejudicial.

Em geral, as halófitas possuem uma capacidade elevada de acumulação de iões em células da parte aérea, verificando-se frequentemente a presença de **glândulas de sal**.
A secreção destes sais cuja acumulação na planta resultaria em toxicidade indesejável, pode ser levada a efeito por dois tipos distintos de tricomas:

a) células secretoras que acabam por morrer precocemente dados os elevados níveis de iões contidos nos vacúolos, como acontece em *Atriplex* spp. (**glândulas holócrinas**);

b) células que permanecem vivas já que os sais são libertados do protoplasto da célula secretora por micro vesículas (processo de exocitose) e da cutícula para o exterior através de microporos (*Spartina* spp., *Avicennia* spp.*).*

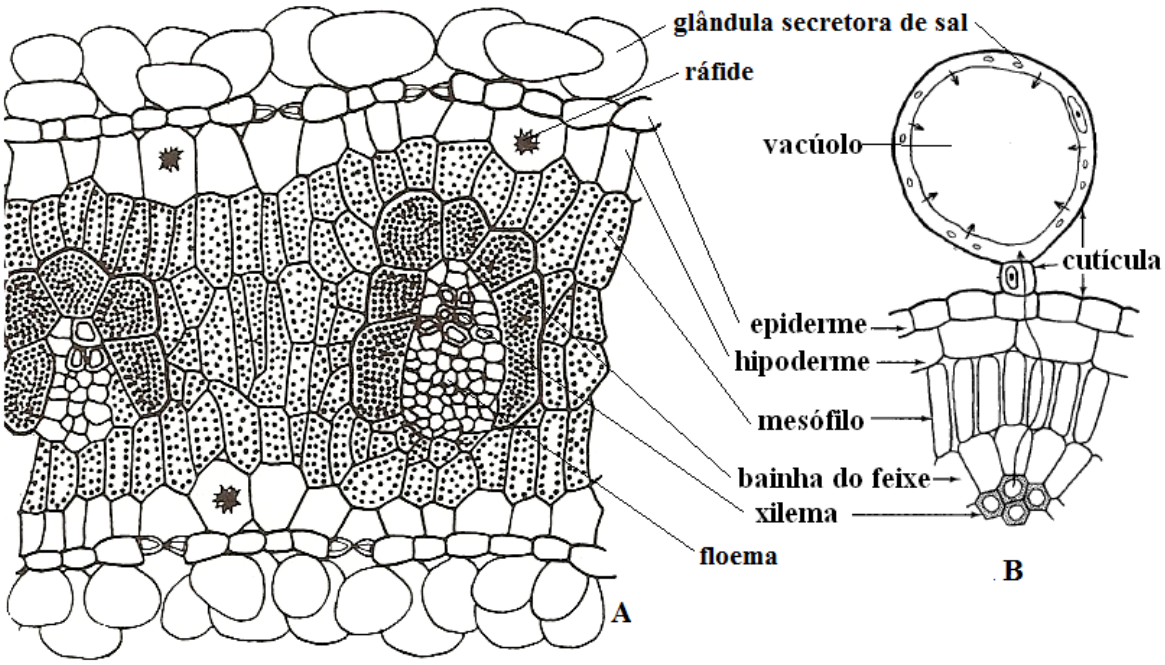



**FIGURA** 599 – A, corte transversal de uma folha da espécie halofítica, *Atriplex alimus;* B, pormenor de um tricoma terminado numa glândula secretora de sal. A secreção (ou talvez melhor, excreção) de sal evita a acumulação de minerais a níveis que seriam tóxicos para a planta. Por via da corrente de transpiração; os iões são conduzidos das células do mesofilo até às células basais dos tricomas através de plasmodesmos e, destas até às células secretoras, por via simplástica. ADAP FAHN (1990)

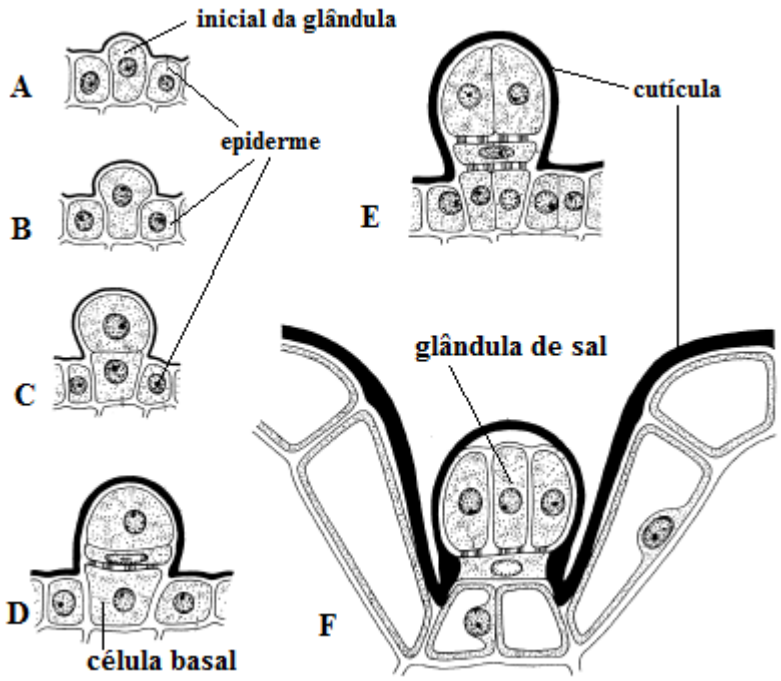



**FIGURA** 600 – Desenvolvimento de uma glândula de sal em *Avicennia marina*: A-E, estádios progressivos do seu desenvolvimento a partir de uma inicial da epiderme; F, glândula madura. BECK (2009).

Muitas halófitas exibem um óptimo de crescimento sob níveis moderados de salinidade; este óptimo está relacionado com a sua capacidade de acumular íões nos vacúolos, onde eles podem contribuir para o potencial osmótico das células sem danificar as enzimas sensíveis aos sais.

Além de fazer ajustes no potencial hídrico, as plantas adaptadas ao stress salino, apresentam outras adaptações relacionadas com stress osmótico que são comuns ao deficit hídrico. Podem, por exemplo, reduzir a área foliar ou perder folhas por abscisão, justamente durante episódios de maior stress osmótico. Além disso, as mudanças na expressão genética associadas ao stress osmótico estão similarmente associadas ao stress pela salinidade. Além da aclimatação a um ambiente com baixo potencial hídrico, as plantas sob stress salino precisam fazer frente a toxicidade de concentrações iónicas muito elevadas presentes nestes ambientes (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

# C) ADAPTAÇÕES A TEMPERATURAS EXTREMAS

## - TEMPERATURAS DEMASIADO ALTAS

A maior parte dos tecidos das plantas vasculares, em particular os meristemas e os tecidos de células jovens em expansão e diferenciação, são incapazes de sobreviver a uma exposição prolongada a temperaturas superiores a 45 ºC. Algumas plantas CAM conseguem tolerar temperaturas entre 60 e 65 ºC. Muitas plantas suculentas CAM, (*e.g*, *Opuntia* e *Sempervivum)*, estão adaptadas a temperaturas elevadas. Elas podem tolerar temperaturas internas de 60 a 65 ºC, sob condições de radiação solar intensa. Mantendo os estomas fechados durante o dia, as plantas CAM não podem diminuir a sua temperatura por transpiração. Em vez disso, elas dissipam o calor da radiação solar incidente reflectindo a radiação e perdendo calor por condução e convecção. Células e estruturas bastante desidratadas, como seja, sementes, grãos de pólen e esporos conseguem suportar temperaturas bem acima dos 70 ºC (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

A exposição breve e periódica a stress térmico subletal, induz frequentemente tolerância a temperaturas muito elevadas, um fenómeno que é conhecido por **termotolerância induzida**.

O stress hídrico e térmico estão relacionados. As partes aéreas da maioria das plantas $C_3$ e $C_4$, que não têm problemas com disponibilidades hídricas, conseguem manter os seus tecidos abaixo de 45 ºC, por abaixamento de temperatura corporal por via de um aumento da evapotranspiração. No entanto, se a água se tornar um factor limitante, a estratégia de manter a transpiração a níveis muito elevados e com isso diminuir a temperatura corporal, torna-se inviável pelo que a temperatura dos tecidos aumenta. Daqui se pode concluir que temperaturas foliares elevadas associadas a deficit hídrico conduzem verdadeiramente a stress térmico, muito difícil de ultrapassar.

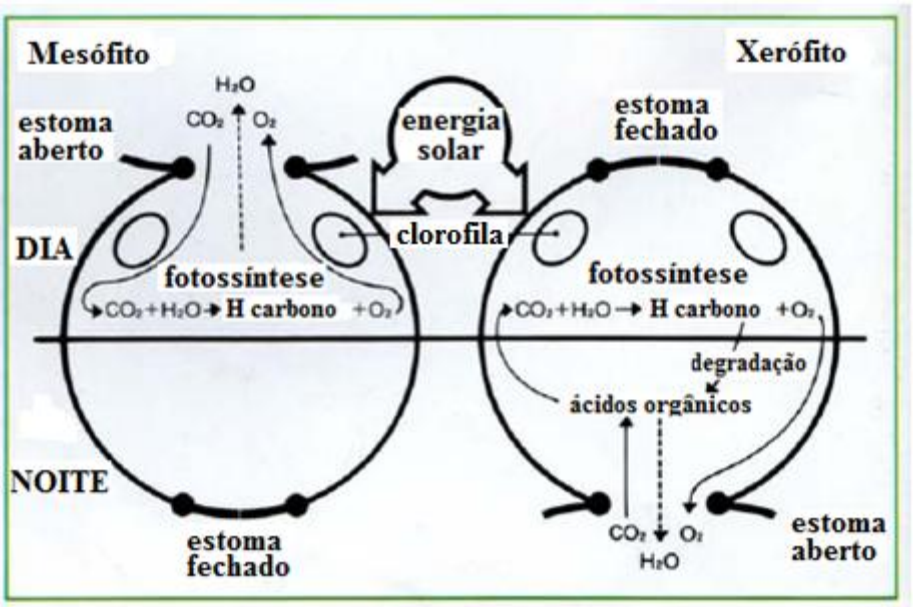



**FIGURA** 601 – Esquema que ilustra alguns dos aspectos essenciais da fotossíntese dos xerófitos com metabolismo CAM. Trata-se de uma adaptação muito importante em que os estomas abrem à noite e fecham durante o dia. É muito frequente em plantas suculentas, como os cactos. Algumas espécies apresentam o metabolismo CAM apenas quando submetidas a défices hídricos pronunciados ou a condições salinas. Esta mudança no metabolismo é uma notável adaptação ao stress hídrico e luminosidades excessivas.

Sob temperaturas muito elevadas verifica-se modificação da composição e estrutura das membranas, ou seja, a sua estabilidade é seriamente afectada. A fotossíntese e a respiração podem ser inibidas, sendo que, com o aumento da temperatura as taxas fotossintéticas caem antes das taxas respiratórias. Para temperaturas acima do ponto de compensação da temperatura, a fotossíntese não consegue repor o carbono gasto na respiração. Como consequência, as reservas de hidratos de carbono diminuem progressivamente nos frutos e demais órgãos de reserva tornando-se a situação verdadeiramente insustentável a médio prazo (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

Várias adaptações protegem as folhas contra o aquecimento excessivo. Em ambientes com luz solar muito intensa e temperaturas elevadas, as plantas evitam o aquecimento excessivo das suas folhas reduzindo a absorção de radiação solar e procurando reflectir de volta para a atmosfera o máximo de radiação possível. Nestas condições, as plantas apresentam geralmente um indumento foliar muito denso, ceras epicuticulares abundantes e folhas pequenas com maior relação superfície/volume. Muitas espécies têm como estratégias complementares a orientação das suas folhas na vertical e o enrolamento do limbo, graças à existência de células motoras (e.g., muitas gramíneas). Alguns arbustos de deserto (e.g., *Encelia farinosa)* têm folhas dimórficas para evitar o aquecimento excessivo: folhas verdes e quase glabras no inverno e folhas brancas e densamente pubescentes no verão. O desenvolvimento de estruturas subterrâneas de perenização, caso de bolbos e tubérculos pode também ser uma estratégia. No caso de arbustos, com engrossamento secundário o desenvolvimento de um córtex rico em fibras e de uma periderme espessa, é muito importante pois esta além de assegurar protecção contra o fogo protege igualmente os tecidos internos de temperaturas mais elevadas.

De um ponto de vista estritamente fisiológico nas plantas sujeitas a stress térmico verifica-se a produção de proteínas de choque térmico que auxiliam as células a suportar a situação de stress, promovendo o correcto dobramento das proteínas celulares danificadas pelo calor, evitando assim sua deformação e com isso facilitando o funcionamento adequado das células submetidas a temperaturas elevadas.

## - TEMPERATURAS DEMASIADO BAIXAS

A capacidade de tolerar temperaturas de congelamento, sob condições naturais, varia bastante entre os tecidos vegetais. Tecidos ou células bastante desidratadas, como sejam grãos de pólen, esporos e sementes, podem ser conservados a temperaturas próximas do zero absoluto. Pelo contrário, células vegetativas totalmente hidratadas apenas conseguem reter a viabilidade se o abaixamento de temperatura tiver ocorrido de forma muito rápida, para evitar a formação de cristais de gelo grandes (de crescimento lento), que poderiam perfurar e destruir as células. Porém, em condições naturais o abaixamento de temperatura nunca é suficientemente brusco para que os cristais de gelo sejam pequenos e incapazes de provocar danos importantes (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

Algumas plantas lenhosas conseguem-se aclimatar a temperaturas muito baixas num estado de aparente dormência. A resistência é determinada, geneticamente e depende sobretudo da maior ou menor capacidade de evitar formação de gelo intracelular.

A resistência à desidratação celular encontra-se mais desenvolvida em espécies lenhosas de habitats cuja temperatura média mínima anual é muito baixa *(e.g.*, norte do Canadá, Alasca, norte da Europa).

A causa principal da maioria dos danos por baixas temperaturas é a perda de propriedades de membranas decorrente de alterações na sua fluidez. Os lípidos de membranas de plantas mais resistentes às baixas temperaturas têm frequentemente uma maior proporção de ácidos gordos não saturados do que os das plantas mais sensíveis.

A formação de cristais de gelo e a desidratação do protoplasto causam a morte das células. As lesões por congelamento estão associadas sobretudo aos danos causados por cristais de gelo formados dentro das células, tecidos e órgãos. As espécies mais resistentes ao congelamento têm mecanismos que permitem restringir a formação de cristais de gelo aos espaços intercelulares (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

Quando submetidas a temperaturas muito baixas, a formação de gelo inicia-se nos espaços intercelulares, onde os cristais que se formam começam a crescer, alimentados com a água que é retirada gradualmente do protoplasto, que permanece não congelado. Assim, a resistência a muito baixas temperaturas depende da capacidade dos espaços intercelulares aceitarem o crescente volume de cristais de gelo em crescimento e da capacidade do protoplasto em suportar a desidratação, que lhe está associada (TAIZ & ZEIGLER, 2002).

## D) OUTRAS FORMAS DE ADAPTAÇÃO

Em muitas espécies com hábito trepador o caule apresenta-se transformado em gavinhas, espinhos ou acúleos.

Os espinhos podem também constituir uma adaptação do caule à xerofilia.

Algumas espécies, ditas heteracantas, apresentam dois tipos de espinhos e/ou acúleos, havendo alguns casos em que as flores se inserem em espinhos caulinares.

Algumas espécies, afilas ou com folhas rudimentares, apresentam cladódios ou filocládios, ou seja, caules foliáceos, particularmente bem adaptados ao desempenho da fotossíntese que substituem total ou parcialmente, as folhas nesta importante função.

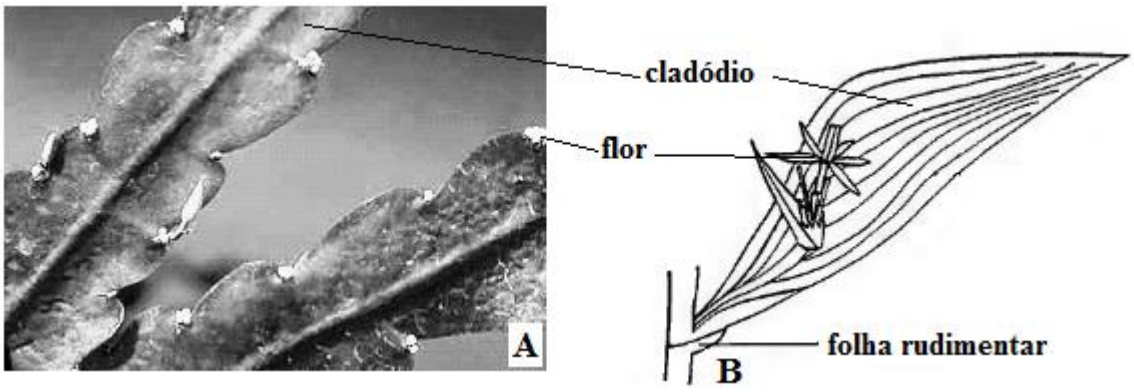



**FIGURA** 602 – Cladódios, filocládios, ou seja, caules foliáceos particularmente bem adaptados ao desempenho da fotossíntese que substituem total ou parcialmente, as folhas na sua função: A, *Disocactus nelsoni*; B, *Ruscus aculeatus*.

Nos caules alados a função assimiladora é também substancialmente aumentada.

É discutível considerar ou não a flor como um ramo modificado, no entanto é certo que a ráquis (ou eixo) das inflorescências resulta de uma adaptação do caule.

No caso da frutificação, os ramos curtos ou braquiblastos (dardos, esporões e ramalhetes), com características muito particulares, de muitas fruteiras importantes (*e.g.*, amendoeira, pessegueiro, macieira, pereira) constituem sem dúvida uma adaptação do caule à produção e sustentação dos frutos nas árvores.

Diversas espécies apresentam dimorfismo caulinar encontrando-se um dos caules especializado numa função e o outro(s) noutra(s) (OLIVEIRA, 1991).

Alguns epífitos conhecidos pela designação de **plantas aerícolas** ou **aerofíticas**, têm capacidade para se desenvolver completamente — crescer, florescer e frutificar — apenas a partir do ar. Alguns destes aerófitos podem inclusive ser praticamente desprovidos de raízes, como acontece em certas bromeliáceas e orquidáceas, mas encontram-se como regra sempre providos de uns pêlos epidérmicos especiais, designados **pêlos absorventes**, que lhes permitem absorver água mesmo na forma de vapor assim como os nutrientes na forma de

poeiras em suspensão no ar. Na maioria das espécies aerícolas assume também particular importância para a sua nutrição a retenção de água e poeiras nas bainhas imbricadas das folhas.

# 12.3. FOLHAS COM ADAPTAÇÕES PARTICULARES

## 12.3.1. PLANTAS AQUÁTICAS

Na maioria das plantas aquáticas verifica-se geralmente uma redução, maior ou menor, da sua estrutura vegetativa que encontra também paralelo em termos anatómicos.

São notáveis as Lemnaceae e as Podostemaceae, entre outras, estas últimas mais fazendo lembrar os briófitos e as algas, tal a simplicidade da sua anátomo-morfologia.

A heterofilia é frequente entre as plantas aquáticas.

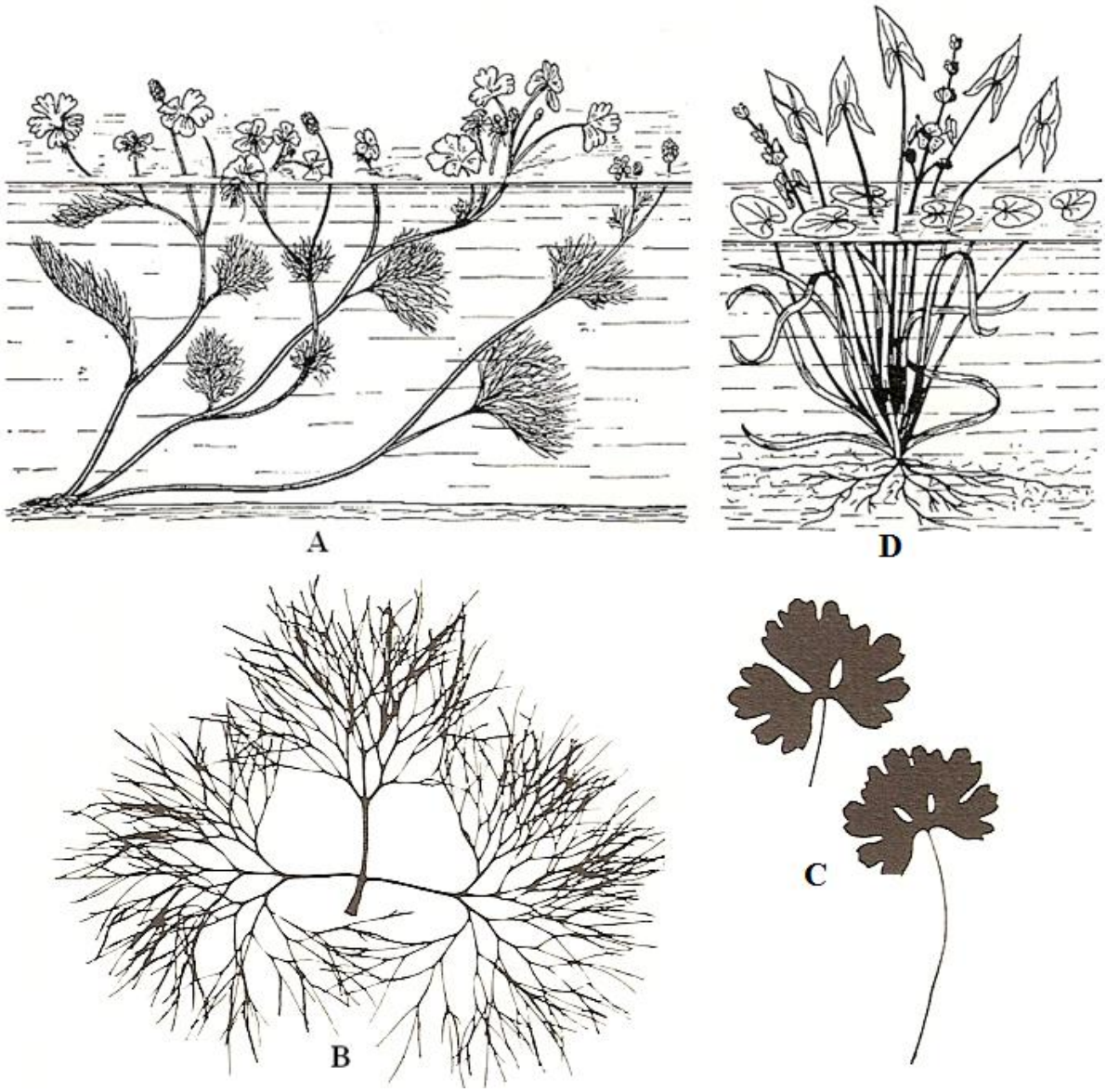



**FIGURA** 603 – Espécies aquáticas com dimorfismo foliar muito acentuado. As folhas submersas são muito finamente recortadas, apresentando uma elevada relação superfície/volume, o que lhes permite ter maior contacto com a água, onde os gases e a luz são factores limitantes. De resto, as folhas submersas e as flutuantes apresentam características anatómicas características dos hidrófitos. A-C, *Ranunculus flabellaris*; A, aspecto geral de um indivíduo; B, pormenor de uma folha submersa, muito finamente recortada; C, folhas emersas, palmatipartidas; D, *Sagittaria* sp, com três tipos de folhas, anátomo-morfologicamente diferentes, imersas, flutuantes e submersas. Adap CUTTER (1987)

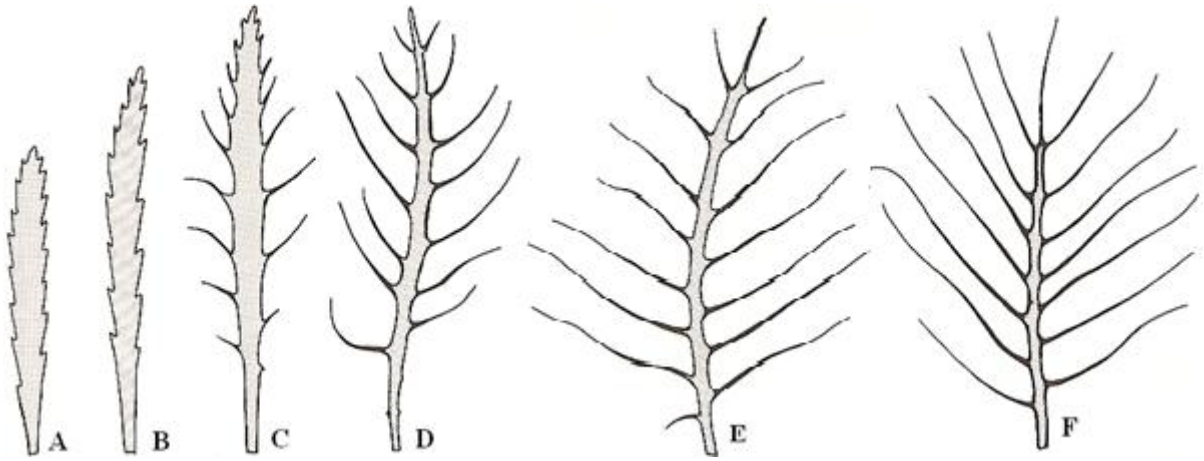



**FIGURA** 604 – Heterofilia muito acentuada na espécie aquática *Proserpinaca palustris*; A-B, folhas emersas; C-F, folhas submersas. STEEVES & SUSSEX (1989).

Pelas diferenças anatómicas que lhe são inerentes, interessa distinguir desde logo entre folhas imersas e folhas flutuantes. Estas últimas, são na maior parte dos casos, muito recortadas (laciniadas) ou pequenas, mas muito numerosas, o que associado à sua pequena espessura, se traduz numa boa relação superfície/volume, indispensável para uma eficaz absorção do anidrido carbónico e para o aproveitamento da luz, ambos os factores limitantes em condições subaquáticas. A estrutura destas folhas submersas é muito simples:

- a epiderme é geralmente desprovida de cutícula e de estomas. Por vezes apresenta cloroplastos, como acontece, por exemplo em *Phyllospadix*.
- o mesófilo é quase sempre integralmente constituído por **clorênquima lacunoso**.
- o **tecido condutor** apresenta-se extraordinariamente **reduzido**.
- os tecidos de suporte (**estereoma**) encontram-se normalmente **ausentes** ou são muito pouco desenvolvidos.

Folhas flutuantes **epiestomáticas**, enquanto a página inferior do limbo e o pecíolo apresentam características comuns às folhas submersas (ausência de cutícula e de estomas, e presença de parênquima lacunoso), a página superior tem características próprias das folhas aéreas (presença de cutícula, de estomas e de clorênquima em paliçada).

O pecíolo das folhas flutuantes apresenta normalmente, como o caule destas plantas, um **aerênquima** bem desenvolvido.

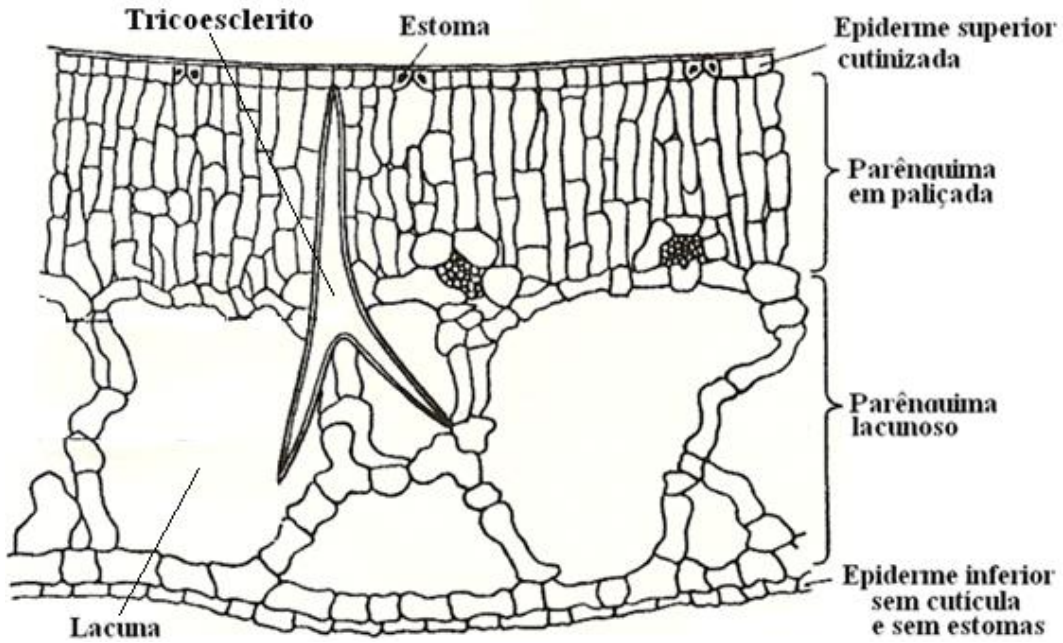



**FIGURA** 605 - Folha flutuante de *Nymphaea* sp., de mesófilo heterogéneo e assimétrico. Destacar a presença de estomas apenas na página superior (folha epistomática) e de uma forma muito particular de escleritos, os tricoescleritos, semelhantes a pêlos ramificados. CAMEFORT, 1997.

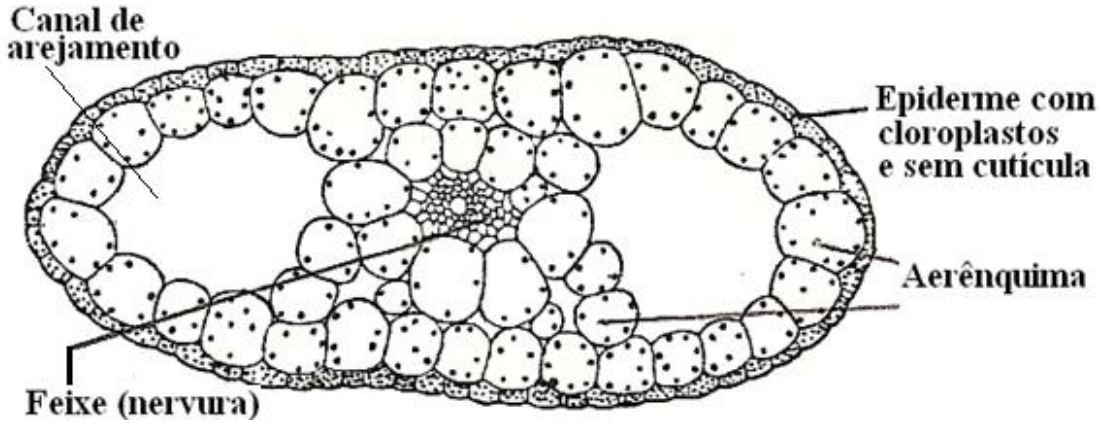



**FIGURA** 606 - Folha submersa, equifacial de *Zannichellia palustris*. CAMEFORT (1997).

As folhas flutuantes de certas plantas aquáticas, tanto monocotiledóneas como eudicotiledóneas, quer inclusive alguns fetos aquáticos, apresentam na sua página inferior, em contacto com a água, estruturas multicelulares cuja função é promover a absorção de água e sais minerais e que têm sido designadas por **hidropótios**, e que são igualmente responsáveis pela secreção de água e sais minerais.

Foi possível demonstrar que estas estruturas confinam externamente com pêlos secretores de mucilagem que cedo se destacam das folhas e são as células subjacentes que passam a desempenhar as funções de absorção de água e sais minerais. Estas células apresentam normalmente um citoplasma denso, núcleo evidente, vacúolos pequenos, pontuações e as suas paredes apresentam protuberâncias para o interior e uma membrana plasmática muito ampliada, um pouco à semelhança das células de transferência (WILKINSON, 1989).

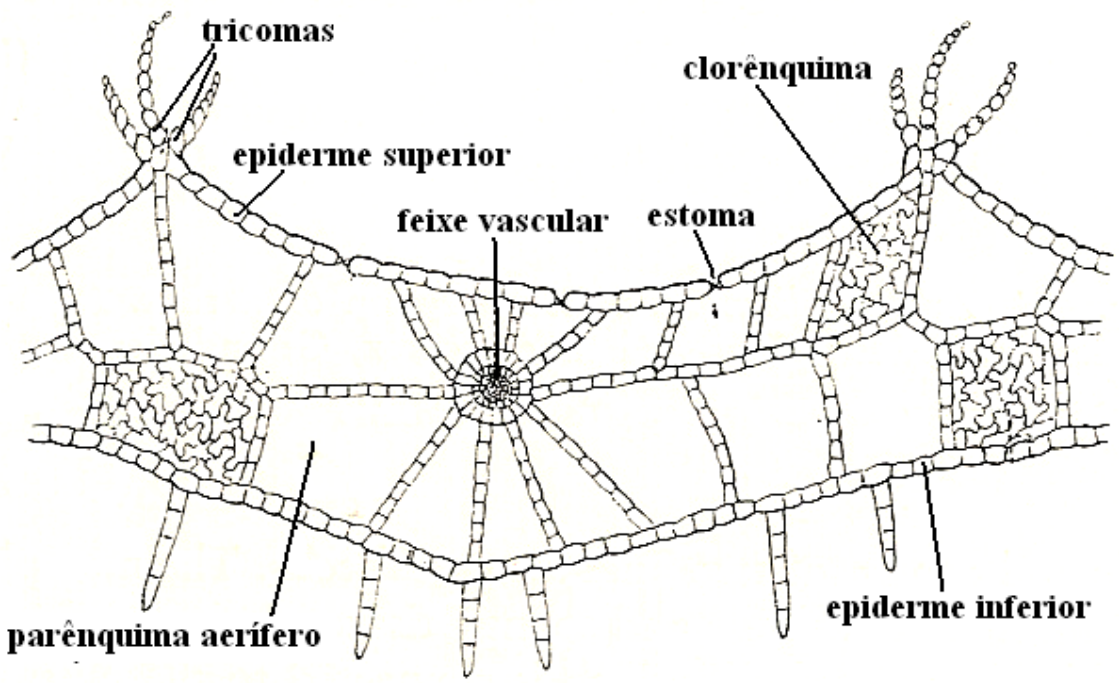



**FIGURA** 607 - Folha flutuante epistomática de *Salvinia natans*, de mesófilo na sua maioria constituído por parênquima aerífero. OGURA (1972).

## 12.3.2. PLANTAS DE HABITATS XEROFÍTICOS

As principais características dominantes nas folhas xeromorfas são geralmente:

### A) TENDO EM VISTA REDUZIR AS PERDAS DE ÁGUA:

- **Diminuição da superfície transpirante**; através da redução do número de folhas (muitas vezes ausentes), da redução das suas dimensões (muitas vezes transformadas em espinhos), e da tendência para as folhas apresentarem formas globosas, com **alta relação volume/superfície.**

Noutras plantas, a estratégia é diferente, apresentam folhas bem desenvolvidas mas perdem-nas nos longos períodos de seca, renovando-as quando as condições se tornam de novo favoráveis.

- **Epiderme** com **cutícula bastante espessa**, e por vezes acompanhada de uma **hipoderme** fortemente lenhificada.

Epiderme geralmente com um **indumento denso** (pêlos abundantes), com a função de isolar o mesófilo da luminosidade e do calor excessivos, por imobilização do ar em contacto com a folha, dificultando a sua renovação.

- **Estomas** frequentemente **aprofundados em relação à epiderme** e por vezes agrupados em criptas estomatíferas, limitadas por pêlos epidérmicos o que reduz sensivelmente as perdas por transpiração. Crê-se que em certas espécies desérticas os estomas permanecem encerrados durante toda a estação seca, no entanto, segundo FAHN (1990) esta hipótese necessita ser confirmada.

Estomas geralmente em maior número ou apenas na página inferior (**folhas hipostomáticas**).

- **Mesófilo** frequentemente com parênquima em paliçada em quantidade superior ao parênquima lacunoso, ou apenas com parênquima em paliçada. Espaços intercelulares relativamente pequenos e redução do tamanho das células.

Folhas muitas vezes rígidas e coriáceas, com um **esclerênquima abundante**, que envolve, inclusive frequentemente, os feixes condutores.

- muitas gramíneas xerofíticas, graças à presença de **células motoras** nas suas folhas são capazes de por alterações na forma e turgescência destas células provocarem o enrolamento e desenrolamento das folhas sobre si próprias, diminuindo assim a superfície exposta ao exterior.

As células motoras são, em geral, maiores que as demais epidérmicas e possuem uma parede celular fina e um grande vacúolo. Constituem inteiramente a epiderme da face adaxial ou ocupam áreas isoladas entre as nervuras. Mais raramente estão também presentes na epiderme abaxial da folha. Ocorrem principalmente nas gramíneas (Poaceae). Em corte transversal, são facilmente reconhecidas pela forma de leque, dado que a célula central é a mais alta. Não possuem cloroplastos e o seu vacúolo armazena água.

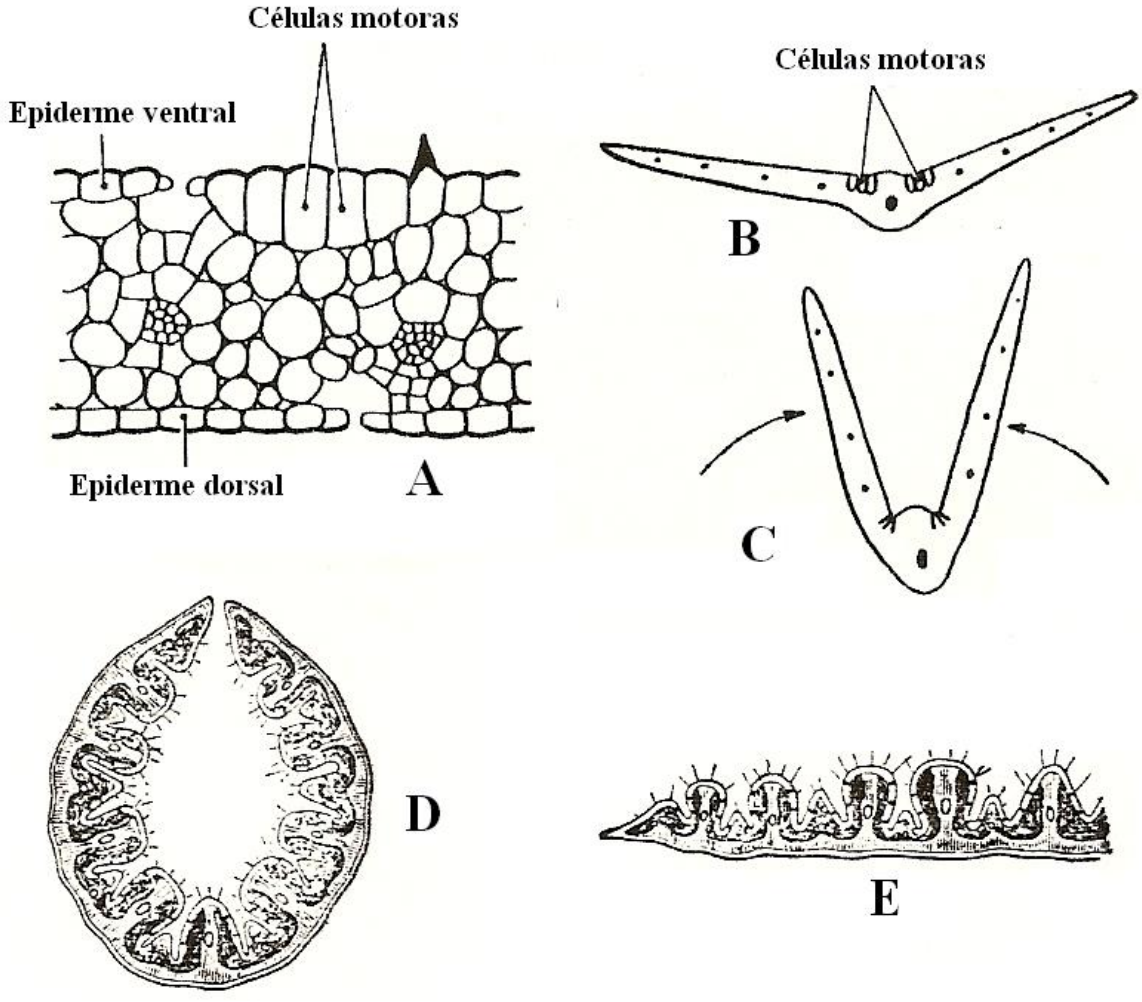



**FIGURA** 608 - A-C, Localização e modo de funcionamento das células motoras de uma folha de *Zea mays;* D-E, Folha de *Stipa capillata*, enrolada sobre si própria em ambiente muito seco e depois, perfeitamente distendida, quando passada a fase de "stress" hídrico.

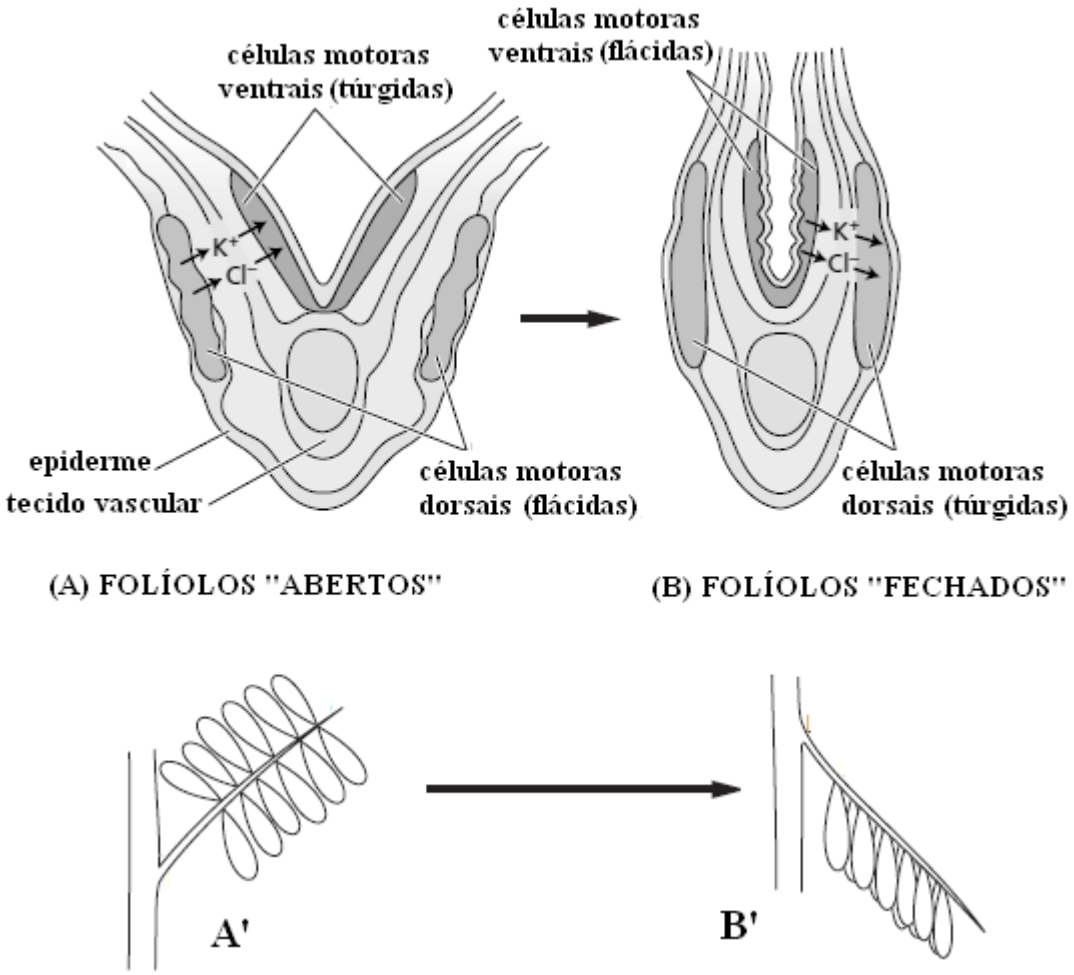



**FIGURA** 609 - Localização e modo de funcionamento das células motoras de uma folha de *Albizia pulvini*. A-B, cortes transversais na região dos peciolulos; A, os folíolos apresentam-se afastados (abertos) quando as células motoras estão túrgidas devido à acção dos iões $K^+$ e $Cl^-$; B, os folíolos apresentam-se aproximados (fechados) quando as células motoras estão flácidas; A'-B', aspecto externo da mesma situação.

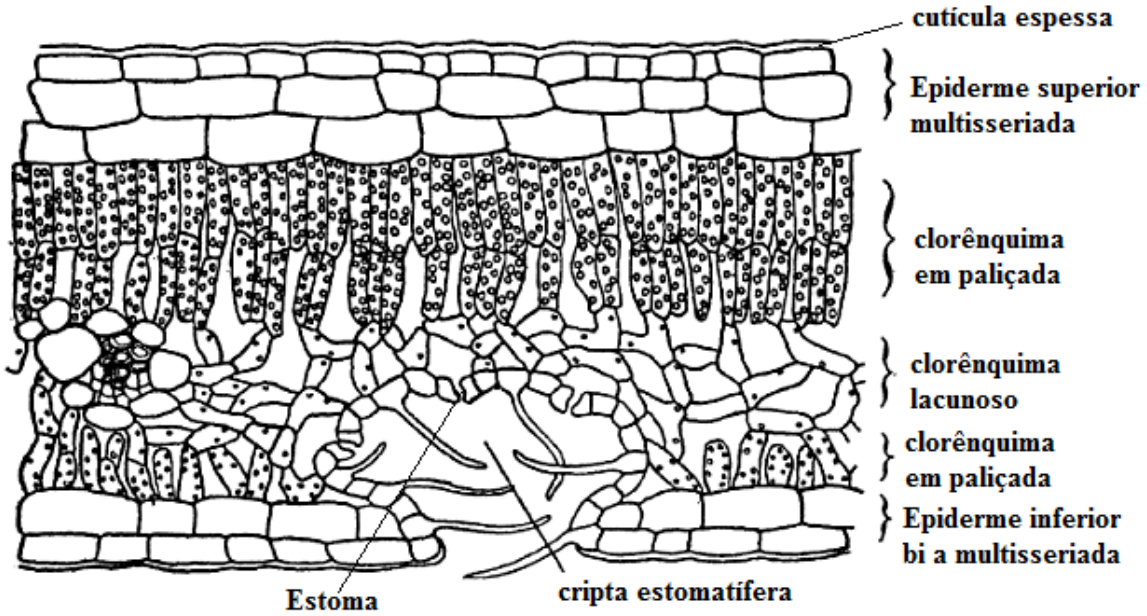



**FIGURA** 610 – Estrutura da folha de *Nerium oleander*, em corte transversal; epiderme pluriestratificada e fortemente cutinizada, mesófilo heterogéneo (clorênquimas em paliçada e lacunoso) e estomas em criptas estomatíferas revestidas por pêlos.

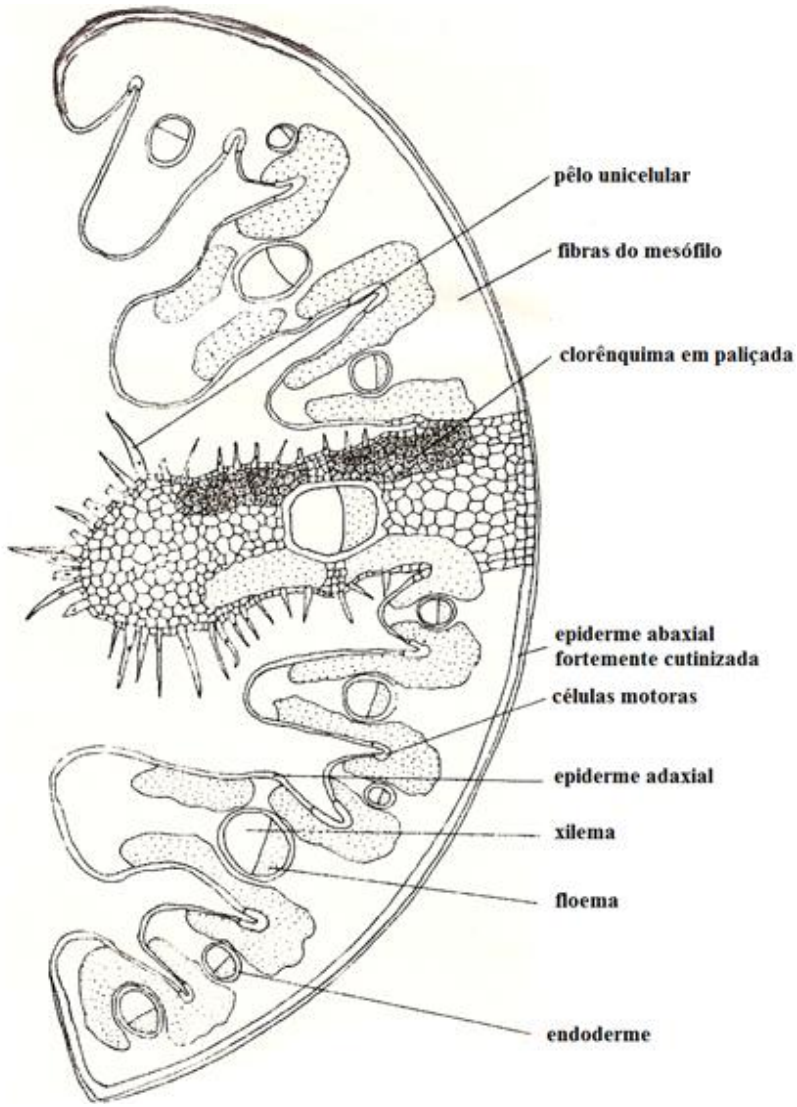



**FIGURA** 611 - Estrutura da folha xeromorfa de *Ammophila* sp. BRACEGIRDLE & MILES (1975).

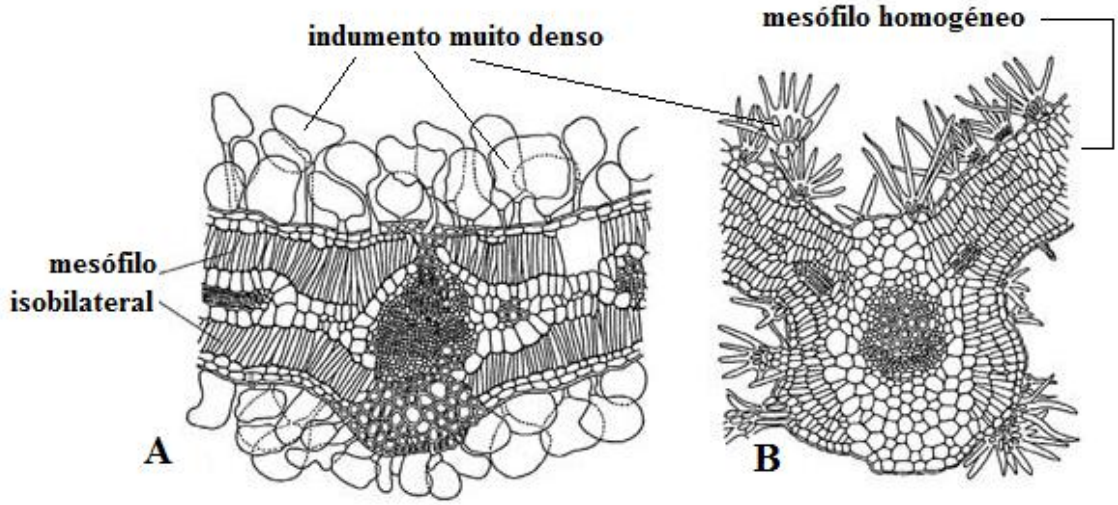



**FIGURA** 612 – Estrutura de sua folhas xeromorfas em corte transversal. Em ambos os casos a epiderme apresenta um indumento muito denso (pêlos muito abundantes), que têm a função de isolar o mesófilo da luminosidade e do calor excessivos, por imobilização do ar em contacto com a folha, dificultando a sua renovação. Como é típico das folhas xeromorfas observa-se a presença de parênquima em paliçada no mesófilo virado para ambas as epidermes Apenas em (A) uma pequena faixa de parênquima esponjoso aparece na região central do mesófilo. A) *Sphaeralcea incana*, folha isobilateral; B, *Atriplex canescens*, com um mesófilo simétrico e homogéneo. JENKS & WOOD (2007).

## B) **TENDO EM VISTA O ARMAZENAMENTO DE ÁGUA:**

- muitas plantas xeromorfas, têm folhas carnudas ou suculentas, dada a presença no mesófilo de um abundante **parênquima aquífero**.

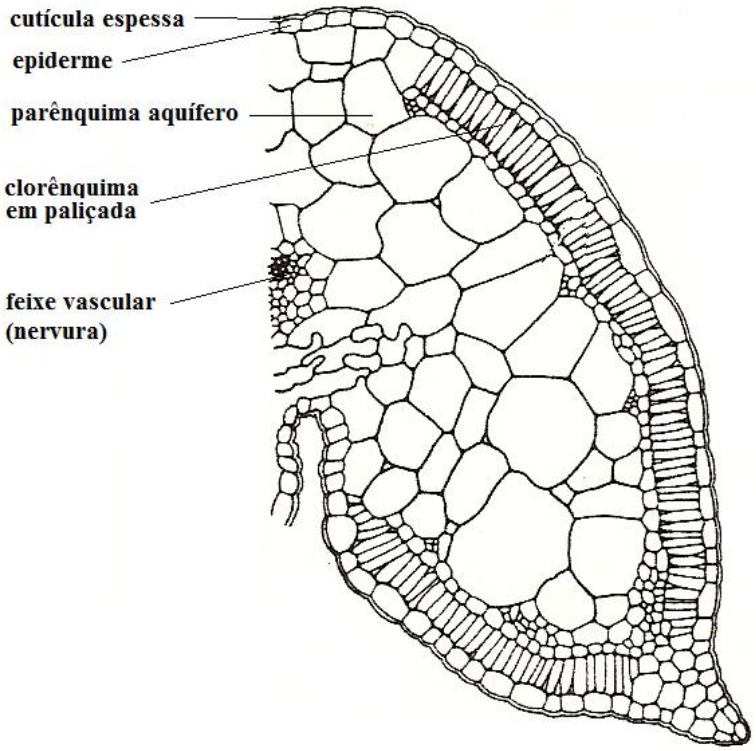



**FIGURA** 613 - Folha de *Salsola kali*, suculenta, com pequena relação superfície/volume, uma epiderme fortemente cutinizada, e uma única assentada de clorênquima em paliçada. ESAU (2002).

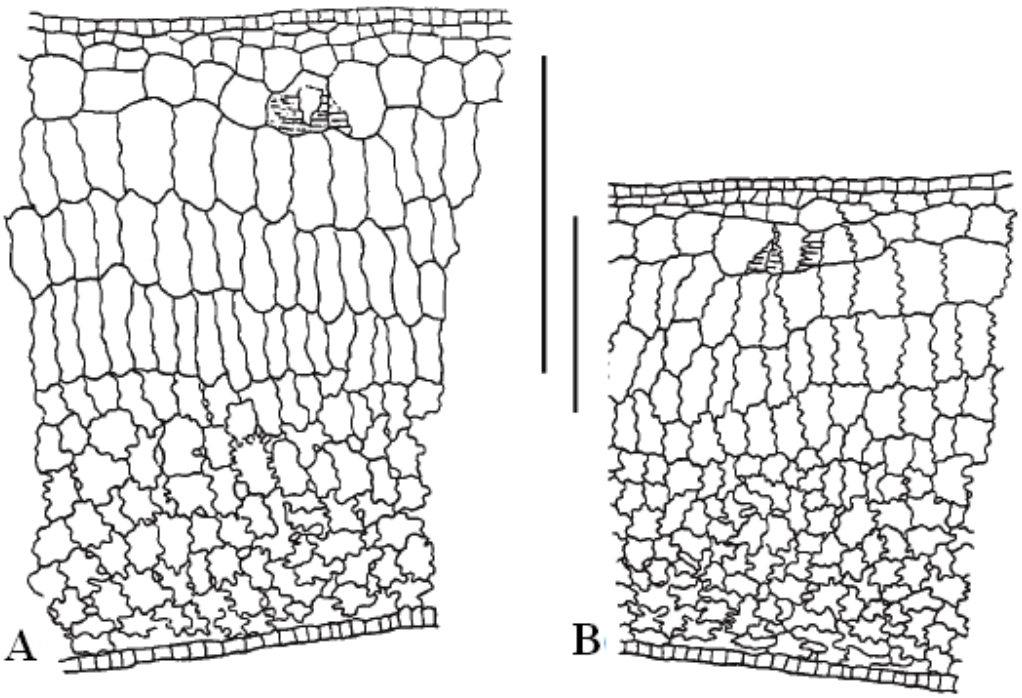



**FIGURA** 614 – Cortes transversais de folhas de *Pyrrosia adnescens*, um feto epifítico, possuidor de um extenso hidrênquima, capaz de armazenar grandes quantidades de água nas suas folhas: A, folha hidratada; B, folha desidratada. Em situações desfavoráveis o hidrênquima chega a perder mais de 50% do seu conteúdo em água, mas assegura que os tecidos fotossintéticos continuem activos. O diferente tamanho das barras verticais é proporcional ao grau de hidratação/desidratação.

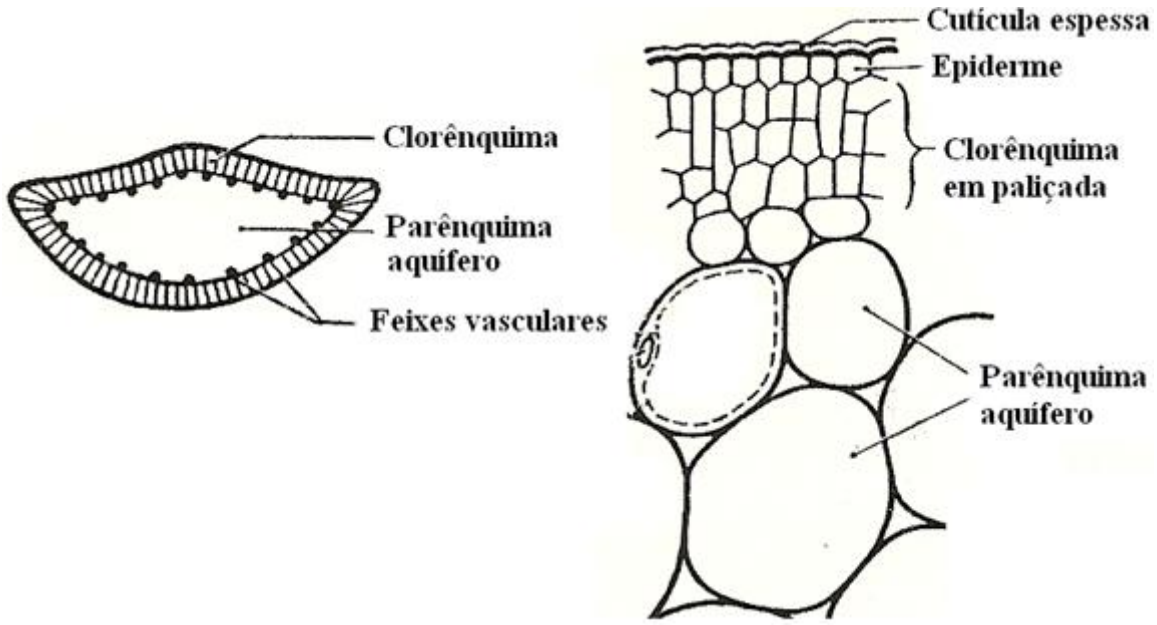



**FIGURA** 615 - Aspecto parcial e pormenor de um corte transversal duma folha de *Aloe* sp. CAMEFORT (1997).

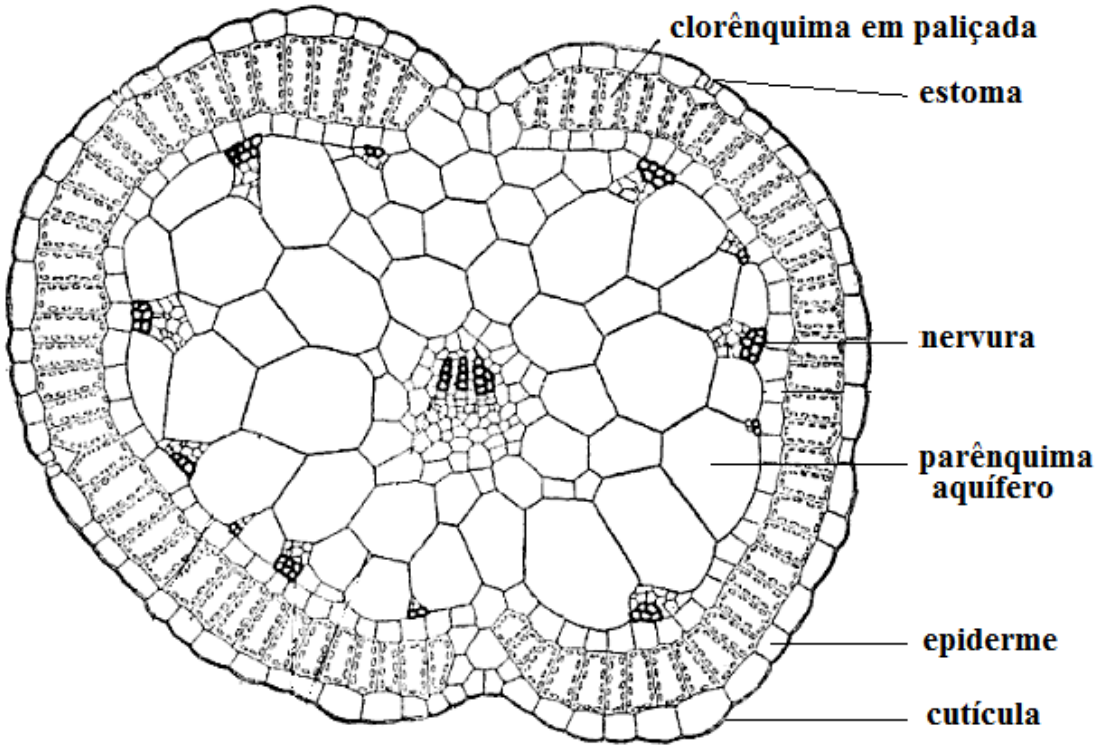



**FIGURA** 616 - Corte transversal de uma folha com características xerofíticas de *Echinops* sp., podendo observar-se um parênquima aquífero muito desenvolvido.

## 12.3.3. ACUMULAÇÃO DE RESERVAS

Além da acumulação de água, a que fizemos referência acima, as folhas podem estar adaptadas à acumulação de outras reservas, como é o caso dos bolbos que têm folhas espessas e com mesófilo apenas constituído por parênquima de reserva, ou seja, desprovidas de clorênquima).

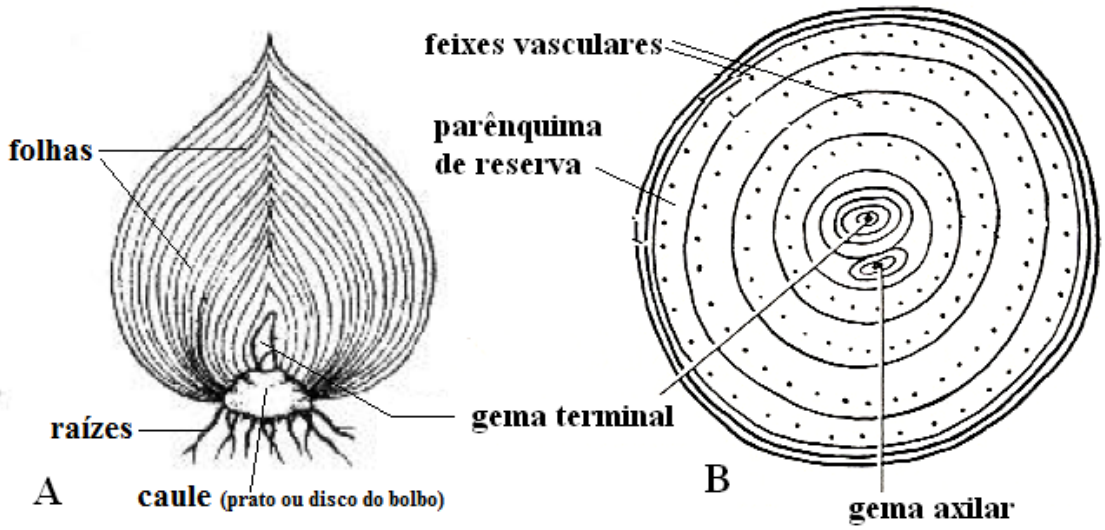



**FIGURA** 617 – Corte longitudinal (A) e transversal (B) de um bolbo da cebola (*Allium cepa*). As folhas são constituídas por parênquima de reserva, sendo desprovidas de cloroplastos. Adap. CAMEFORT (1997).

## OS PÊLOS ABSORVENTES DAS PLANTAS AERÍCOLAS

Algumas **plantas aerícolas** ou **aerofíticas**, têm capacidade de se desenvolverem completamente (crescer, florescer e frutificar) exclusivamente a partir do ar, nalguns casos presas, por exemplo, a fios telefónicos, tendo desenvolvido pêlos epidérmicos especiais, designados **pêlos absorventes**, que lhes permitem absorver água mesmo na forma de vapor, assim como os nutrientes, na forma de poeiras em suspensão no ar.

Alguns fetos, como é o caso de *Pleopeltis hirsutissima*, apresentam igualmente pêlos absorventes capazes de desempenhar as funções acima descritas.

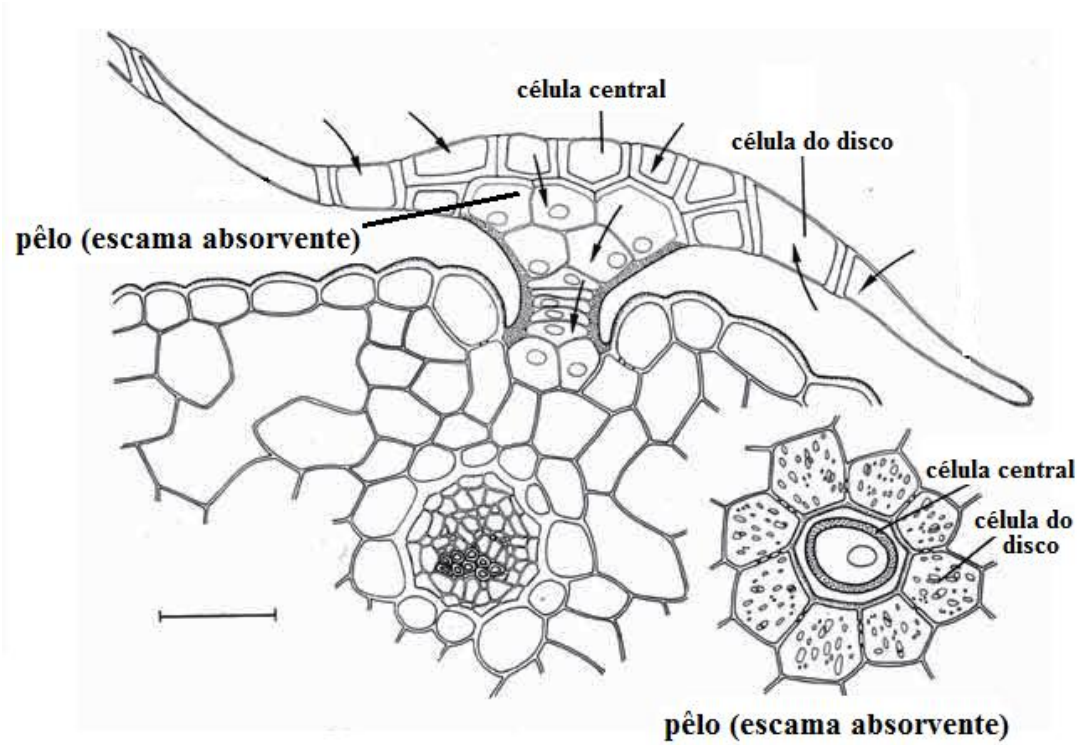



**FIGURA** 618 - Corte transversal da folha de *Pleopeltis hirsutissima*, observando-se um dos pêlos absorventes em corte longitudinal. Em baixo à direita, pêlo absorvente em vista frontal. Os pêlos absorventes ocorrem em muitos xerófitos particularmente na página abaxial do limbo e nas espécies epifíticas com um sistema radicular pouco desenvolvido ou inexistente.

## 12.3.4. FOLHAS E ENSOMBRAMENTO

Em certos casos, numa mesma espécie, e inclusive num mesmo indivíduo, a estrutura da folha é bastante diferente consoante a intensidade de luz a que estão sujeitas, resultando nas chamadas **folhas de sol** e **folhas de sombra**. Os efeitos da intensidade luminosa, podem fazer-se sentir: 1) na estrutura da folha; 2) no seu tamanho; 3) na espessura das folhas.

Em muitas espécies, as folhas que crescem sob altas intensidades luminosas — as denominadas *folhas de sol* — são menores e mais espessas do que as denominadas *folhas de sombra*, que se desenvolvem sob baixas intensidades luminosas. O aumento em espessura das folhas de sol deve-se principalmente a um maior desenvolvimento do parênquima em paliçada. O sistema vascular das folhas de sol é mais extenso e as paredes das células epidérmicas são mais espessas do que aquelas das folhas de sombra. Além disso, a razão entre a área interna superficial do mesofilo e a área externa do limbo é muito maior nas folhas de sol. Segundo RAVEN et al. (2004), uma das explicações para esta diferença é que embora ambos os tipos foliares tenham taxas de fotossíntese similares em situações de baixa intensidade luminosa, as folhas de sombra não estão bem adaptadas às altas intensidades luminosas e, consequentemente, elas têm uma taxa de fotossíntese máxima relativamente mais baixa nestas condições.

Dado que as intensidades luminosas variam bastante nas diferentes partes da copa de uma árvore, formas extremas de folhas de sol e de sombra podem ser encontradas num mesmo indivíduo. Folhas de sol e de sombra também ocorrem em plantas arbustivas e herbáceas. O seu desenvolvimento pode ser induzido artificialmente pelo cultivo de plantas sob intensidades luminosas altas ou baixas.

Segundo (ESAU, 2002) as modificações estruturais entre folhas de sol e de sombra podem ocorrer de modo irreversível já no estádio de primórdio foliar

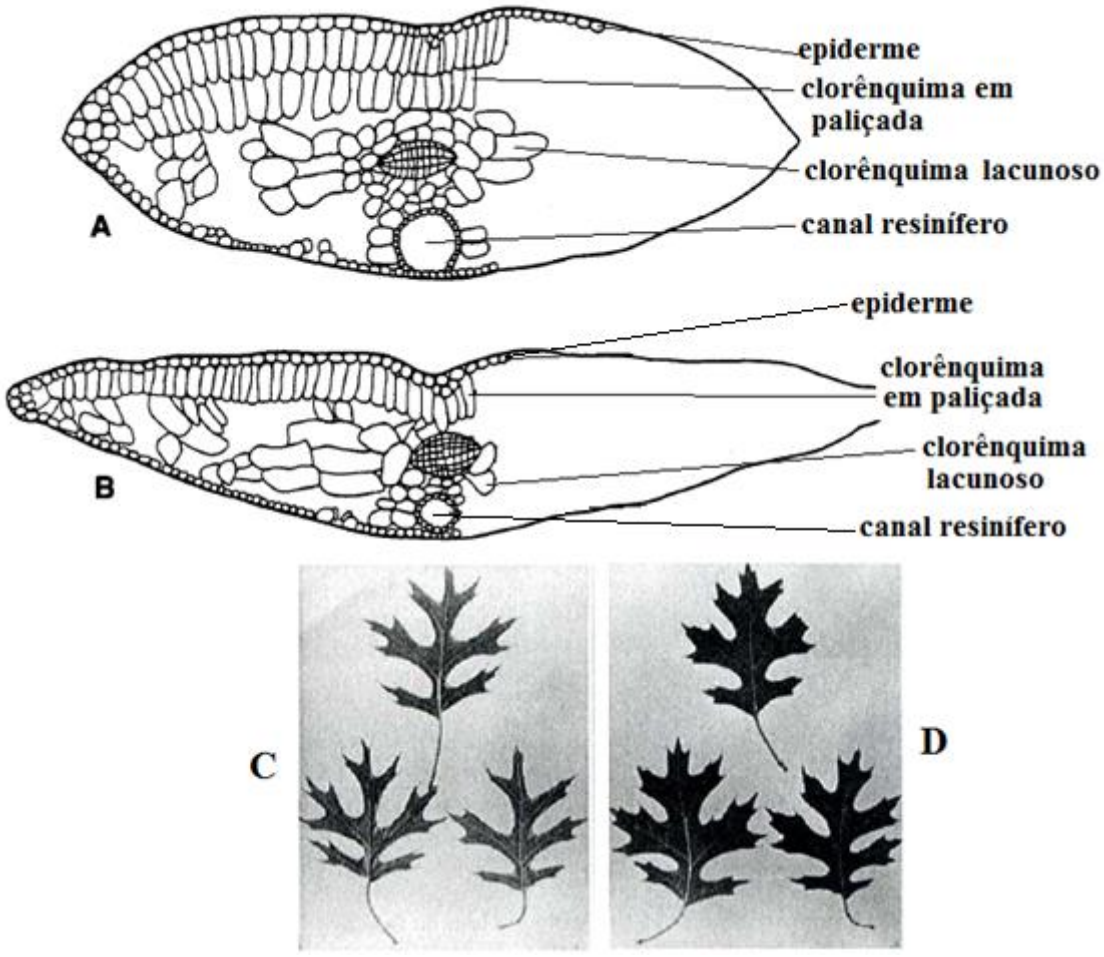



**FIGURA** 619 – A-B, diferenças estruturais de folhas de *Tsuga* sp., desenvolvendo-se numa situação de razoável insolação (A) ou de ensombramento (B). C-D, diferenças da morfologia externa de folhas da mesma espécie, *Quercus* sp., quando numa situação de intensa insolação (à esquerda) ou de ensombramento (à direita).

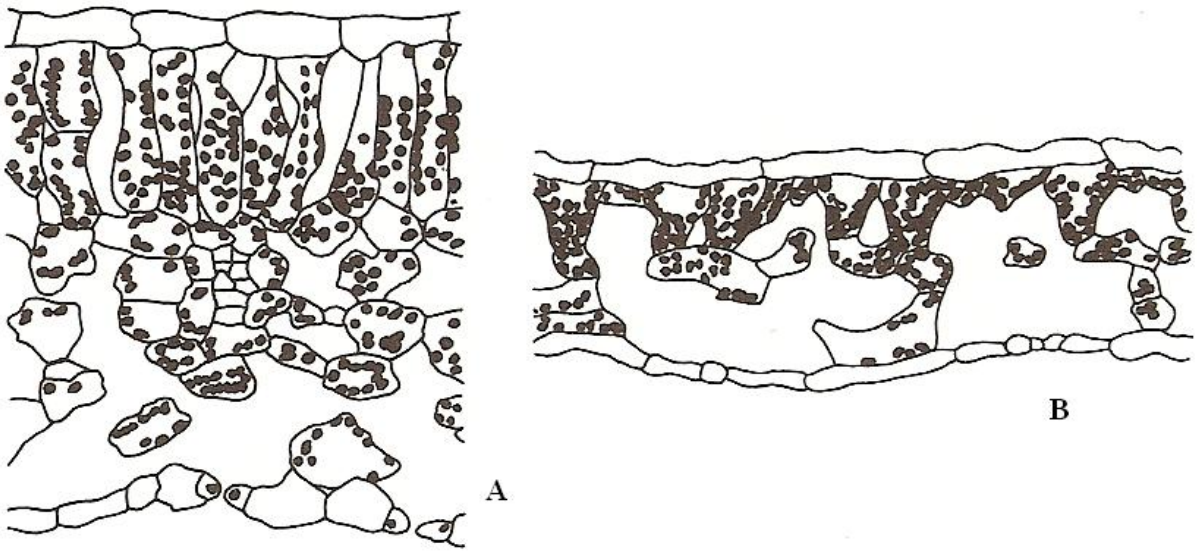



**FIGURA** 620 – Cortes transversais parciais de folhas *Impatiens parviflora*, desenvolvendo-se a pleno sol (A) ou com apenas 7% de luminosidade (B). A folha de sombra apresenta-se muito menos espessa e as células do seu parênquima em paliçada são mais curtas e menos diferenciadas. CUTTER (1987).

## 12.3.5. OUTRAS FORMAS DE ADAPTAÇÃO FOLIAR

a) Folhas adaptadas ao desempenho de funções que normalmente incumbem às raízes. É o caso das folhas imersas finamente recortadas e densamente revestidas de pêlos de *Salvinia natans*, pteridófito aquático.

Em certos epífitos algumas folhas embora não substituindo as raízes, auxiliam muito aquelas nas suas funções. Tal é o caso, por exemplo, das folhas colectoras, em forma de **úrnula**, de *Dischidia rafflesiana*.

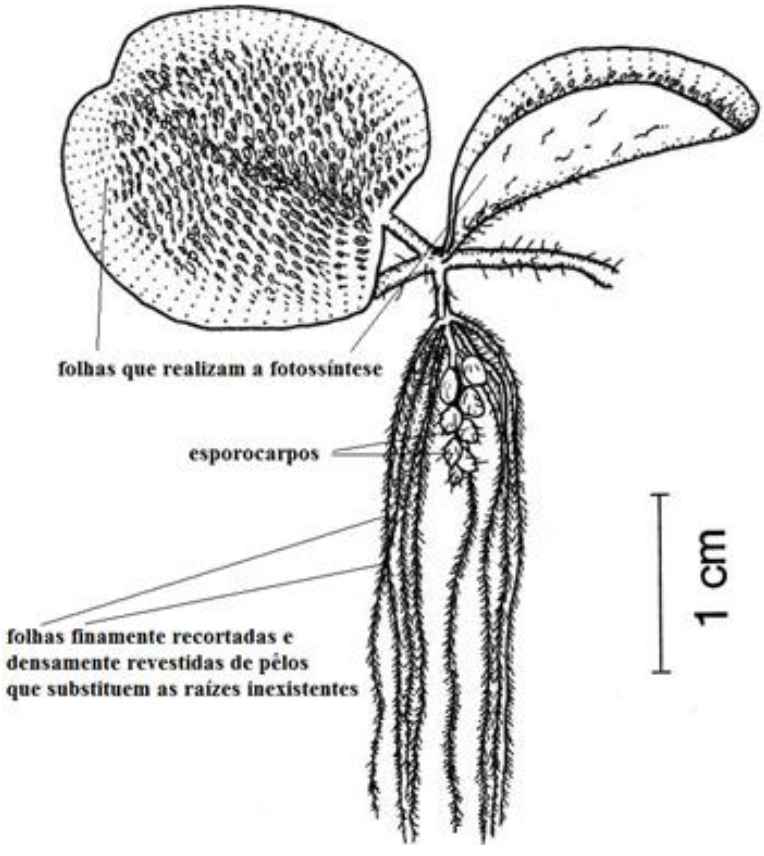



**FIGURA** 621 – *Salvinia natans*, pteridófito aquático, cujas folhas imersas finamente recortadas e densamente revestidas de pêlos desempenham as funções que normalmente incumbem às raízes.

b) Folhas adaptadas à necessidade de assegurar a capacidade trepadora a certas espécies; caso da transformação das folhas em gavinhas ou espinhos.

Em *Lathyrus aphaca*, toda a folha se apresenta transformada em gavinha sendo as estípulas, foliáceas, que se assumem como entidade fotossintetizadora por excelência.

c) Folhas adaptadas à reprodução.

As brácteas são folhas modificadas que protegem as flores ou as inflorescências no seu conjunto.

É discutível se toda a flor é ou não um mero ramo modificado. Independentemente disso, algumas peças florais, sobretudo as sépalas de certas espécies são anátomo-morfologicamente muito semelhantes às folhas fazendo crer que não passam realmente de folhas modificadas.

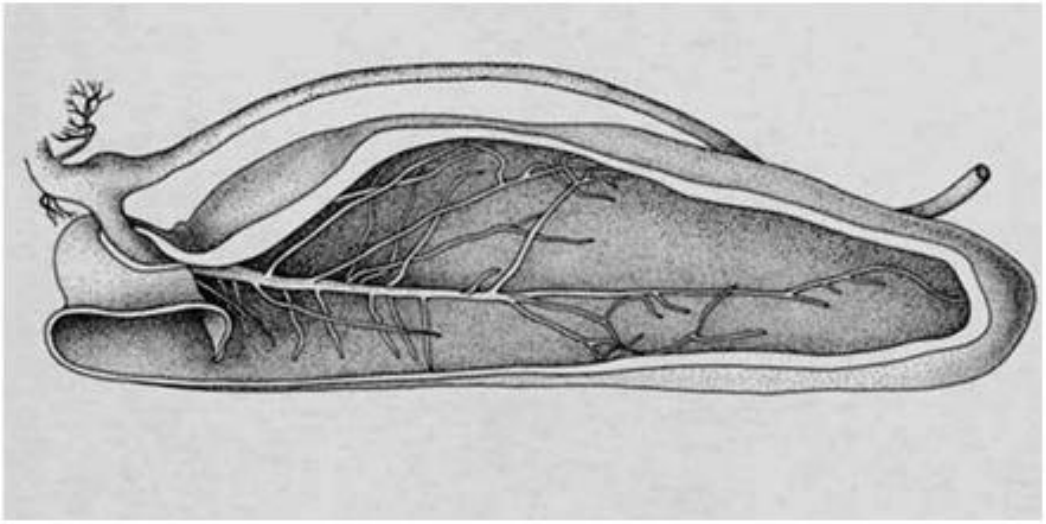


**FIGURA** 622 – Aspecto de uma das folhas colectoras, em forma de úrnula, de *Dischidia rafflesiana*.

Certas plantas vasculares apresentam as chamadas folhas colectoras ou celófilos. Tais folhas, que coexistem na mesma planta ao lado de outras normais, têm geralmente a forma de uma ou saco e destinam-se a acumular detritos vegetais, poeiras e água, que se transformam em húmus. Na sua axila, ou próximo desta, formam-se raízes que se dirigem para o interior destas folhas colectoras para daí retirarem os seus nutrientes. Embora este aspecto seja muito mais frequente entre os pteridófitos *(e.g., Drynaria rigidula, Platycerium alcicorne* e *Drynaria quercifolia* ), algumas plantas com flor também as apresentam ( e. g., *Dischidia rafflesiana*, uma asclepiadácea).

d) Folhas com crescimento indeterminado.

O crescimento determinado (limitado) das folhas é uma constante entre as plantas vasculares. No entanto, as folhas de *Welwitschia mirabilis* apresentam crescimento basal ininterrupto durante toda a vida da planta, podendo atingir mais de 3 metros.

Algumas espécies das Burseraceae, Meliaceae, Sapindaceae e Vochysiaceae têm folhas com algumas características próprias dos eixos. Assim, em *Tristiropsis canarioides, Blighia sapida* e *Guarea rhopalocarpa*, a ráquis de cada folha composta termina num meristema que é responsável pela formação em cada um dos períodos de vegetação por novos folíolos.

Na maior parte das espécies do género *Chisocheton* as folhas apresentam crescimento indeterminado. E, as folhas compostas de *Aporrhiza talboti* apresentam os folíolos inseridos na ráquis com uma filotaxia e divergência determinadas, como se de um caule se tratasse.

As folhas de certos pteridófitos *(Lygodium* spp. e *Neurophyllum* spp.) mantêm no ápice algumas iniciais que asseguram o seu crescimento praticamente de forma indeterminada. Em *Neurophyllum rhizophyllum* este meristema apical emite mesmo, mais tarde, uma raiz aérea, adventícia.

a) Folhas transformadas em ascídias.

Nas plantas carnívoras as folhas apresentam-se transformadas em armadilhas para captura de insectos (ascídias).

Muitas plantas carnívoras apresentam nectários que funcionam igualmente como dispositivo de atracção dos insectos, mas não com vista a apoiar a polinização. Atraídos pelo néctar os insectos são aprisionados pela planta carnívora e utilizados depois como fonte de nutrientes, em particular fósforo e azoto.

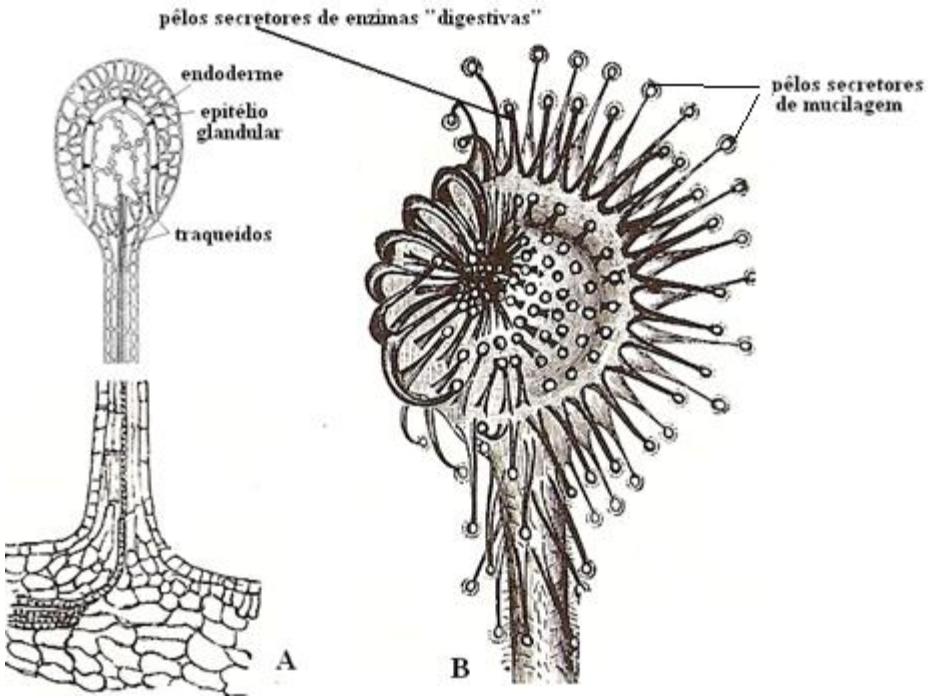



**FIGURA** 623 – Folha modificada em ascídia de uma planta carnívora, *Drosera rotundifolia:* A, corte longitudinal, em que não estão representados os pêlos secretores B, aspecto externo observando-se a ascídia densamente revestida de pêlos secretores, na metade esquerda da ascídia retraídos sobre um insecto aprisionado. A secreção de mucilagem por pêlos localizados na superfície das folhas é um dos principais mecanismos de imobilização e captura de insectos pelas plantas carnívoras. As enzimas digestivas são produzidas por emergências vascularizadas (com traqueídos), revestidas por tricomas glandulares. STRASBURGER (1994).

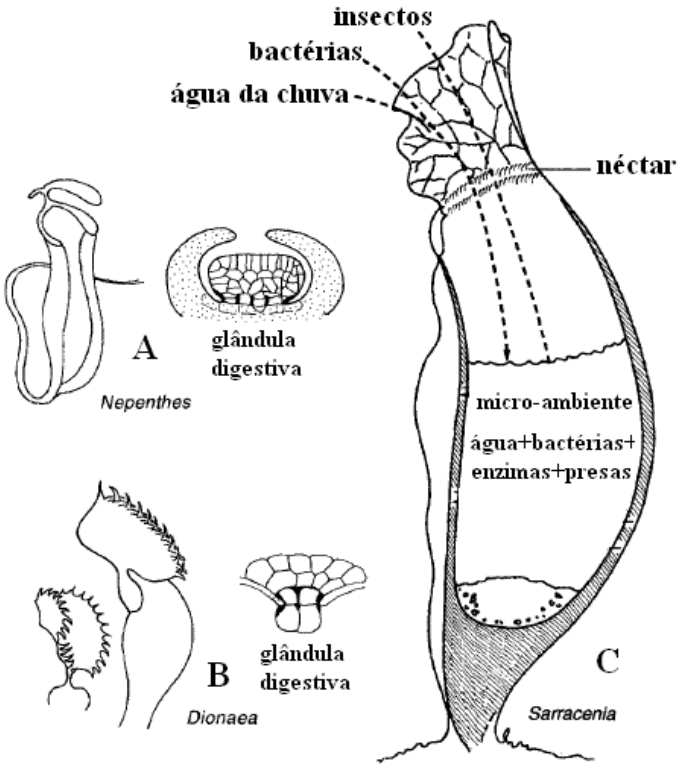



**FIGURA** 624 – Algumas espécies carnívoras e respectivas ascídias (folhas transformadas em armadilhas): A, ascídia de *Nepenthes*, e pormenor de uma das glândulas digestivas; B, ascídia de *Dionaea*, e pormenor de uma das glândulas digestivas; C, armadilha de *Sarracenia*, contendo na sua parte superior glândulas produtoras de néctar para atrair os insectos e encontrando-se razoavelmente preenchidas com um líquido que é uma mistura de água, microrganismos, enzimas e presas a serem digeridas. FONT QUER (1979).

# 12.4. ESTRUTURAS REPRODUTORAS

## 12.4.1. ANGIOSPÉRMICAS AQUÁTICAS DE HABITAT MARINHO

A esmagadora maioria das angiospérmicas aquáticas vive em lagos e cursos de água doce, ou quando muito em águas salobras. No entanto, algumas espécies podem viver no mar, nas regiões costeiras, totalmente submersas a profundidades que podem atingir os 50 metros. Trata-se sobretudo das cerca de 40 espécies da ordem das Najadales (Posidoniaceae, Cymodoceaceae, Zosteraceae). Entre muitas outras coisas em comum, possuem pólen filiforme (até 2mm de comprimento) e polinização hidrogâmica. Os pistilos tendem a apresentar estigmas laciniados para mais facilmente os grãos de pólen se lhes dirigirem.

Na generalidade destes *taxa* marinhos o sistema vascular apresenta-se extraordinariamente reduzido notando-se a ausência de vasos lenhosos.

Nestes espermatófitos totalmente submersos, a polinização e a fecundação são aquáticas apenas no sentido em que ocorrem na água, pois de resto existe sifonogamia como na generalidade das plantas com semente. De qualquer modo, a hidrogamia não deixa de se revestir com um carácter de excepção nas plantas superiores e são muito curiosas algumas adaptações neste sentido, das quais a mais importante é sem dúvida a ocorrência de pólen filiforme desprovido de exina, como acontece nas zosteráceas, posidoniáceas e cimodoceáceas.

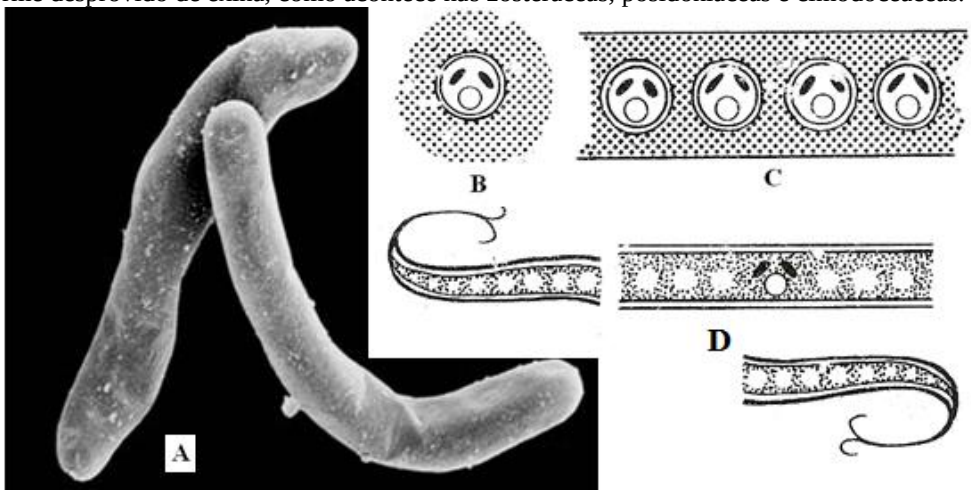



**FIGURA** 625 – Três diferentes adaptações na estrutura dos grãos de pólen de espermatófitos marinhos: A, grãos de pólen alongados e inaperturados *Posidonia*; B, grãos de pólen esféricos envolvidos em abundante mucilagem em *Thalassia* e em *Enhalus*; C, grãos de elipsoidais envolvidos numa bainha de mucilagem em *Halophila*; D, grãos de pólen filiformes, muito alongados, em *Amphibolis*. JOHRI (1984).

Em *Vallisneria spiralis,* espécie aquática dióica, as flores masculinas, constituídas por 3 sépalas e 2 estames, separam-se cedo (antes de abrir) da inflorescência masculina e como são flutuantes, devido à presença de aerênquima, dirigem-se para a superfície, onde abrem mais tarde. As flores femininas permanecem presas à planta-mãe por um longo pedúnculo floral (P), mas este permite trazê-las até à superfície da água, altura em que aquelas abrem para se dar a polinização. Levadas pela água as flores masculinas aproximam-se eventualmente de uma flor feminina até a tocarem sendo depositados então directamente alguns grãos de pólen no estigma.

A seguir à polinização os pedúnculos florais retraem-se enrolando-se helicoidalmente pelo que os frutos (F) amadurecem debaixo de água (hidrocarpia). Em *Enhalus* (Hydrocharitaceae), o processo de polinização é bastante semelhante ao acima descrito.

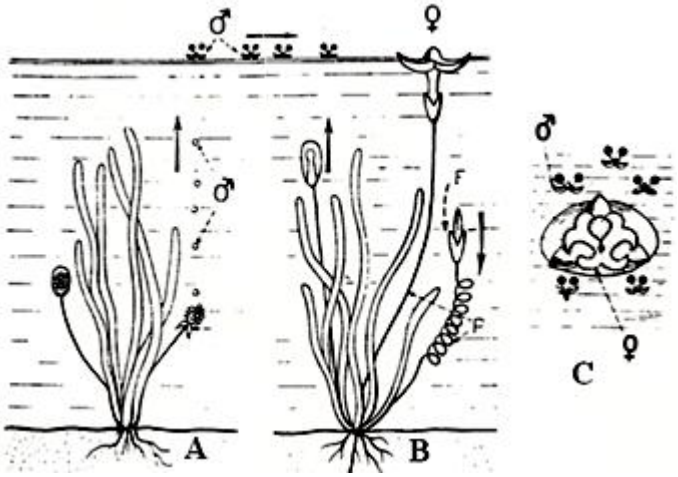



**FIGURA** 626 - *Vallisneria spiralis:* A, indivíduo masculino; B, indivíduo feminino; C, pormenor da aproximação de algumas flores masculinas de uma flor feminina *(ver texto).* CAMEFORT (1977).

# 13. GLOSSÁRIO

**abaxial:** parte ou face de um órgão mais afastada do eixo.
**abcisão ou abscisão:** ver camada de abscisão e zona de abscisão
**abortivo**: Que se desenvolve imperfeita ou incompletamente.
**acaule**: Sem caule ou aparentemente desprovida de caule
**acrópeto**: Formado sucessivamente da base para o ápice. Opõe-se a basípeto
**adaxial**: que está mais próximo do eixo.
**adnado**: partes ou estruturas normalmente distintas que se desenvolvem juntas.
**adventícia**. Refere-se a estruturas originadas em regiões em que não são habituais; raízes que se formam em caules ou folhas etc.
**aerênquima ou parênquima aerífero**. Parênquima caracterizado por espaços intercelulares particularmente amplos de origem esquizogénea, lisigénea ou rexigénea. Relativamente frequente nas plantas aquáticas para garantir a sua capacidade de flutuação e o arejamento interno.
**afilo**: Desprovido de folhas
**albúmen ou endosperma secundário**: Tecido de reserva das angiospérmicas, formado no saco embrionário após a dupla fecundação.
**alburno ou borne**: A parte funcional, mais externa e mais clara do xilema secundário. Nas árvores vivas, contém células vivas e materiais de reserva.
**a1eurona**. Grânulos de proteína presentes nas sementes de numerosas plantas. Em geral apenas na parte externa do endosperma, a camada de aleurona, como acontece no trigo e noutros cereais.
**amêndoa**: Parte da semente constituída pelo embrião e albúmen (raramente ausente como acontece na generalidade das orquidáceas)
**amiloplasto**: Plasto incolor que armazena amido como substância de reserva.
**análogos**. órgãos com a mesma função, porém com origem filogenética diferente e /ou geralmente estrutura diferente.
**anastomosado**: ligados por anastomose.
**anastomose**: União de nervuras formando um retículo.
**anatomia vegetal:** Área da morfologia que trata do estudo da estrutura interna das plantas, nomeadamente a forma como as células, os tecidos se encontram organizados nos órgãos das plantas.
**anatrópico ou anátropo***:* Diz-se do óvulo invertido, ou seja, o que sofre uma curvatura de 180º na base invertendo-se de forma que o micrópilo (v) fica colocado mais próximo da placenta (v) do que da calaza (v), soldando-se o funículo lateralmente ao óvulo por uma sutura, designada rafe (v). O saco embrionário não sofre curvatura continuando a calaza e o micrópilo a ocupar extremos opostos.
**anel de crescimento** - Camada de lenho formada durante um ano e que compreende duas zonas de crescimento, a zona de primavera (lenho precoce) e a zona de Outono (lenho tardio). Observável geralmente apenas no xilema secundário em corte transversal. A distinção entre floema primaveril e estival apenas raramente pode ser efectuada. Ver lenho precoce e lenho tardio. Em casos relativamente raros pode ocorrer a formação de mais do que um anel de crescimento num único ano.
**anfi-estomática ou anfistomática -** folha que apresenta estomas em ambas as páginas do limbo.
**anfítrópico** - Tipo de óvulo muito semelhante ao anatrópico, em que há também encurvamento do saco embrionário; a calaza não se apresenta em posição oposta ao micrópilo.
**anastomoses:** Interconexão de estruturas alongadas tais como nervuras ou feixes de células, que formam em conjunto uma rede ou retículo.
**angiospérmicas:** constituem o grupo de plantas mais evoluído entre os espermatófitos (plantas com semente) e que apresentam carpelos fechados num ovário (encerrando os óvulos) e dupla fecundação que dá origem a um tipo particular de tecido de reserva, o albúmen ou endosperma secundário.
Têm tecidos condutores do tipo mais evoluído, ou seja, no xilema, elementos dos vasos lenhosos como elementos traqueais e, no floema, elementos dos tubos crivosos como elementos crivosos. A anatomia das monocotiledóneas é substancialmente diferente da das eudicotiledóneas mas talvez seja de destacar a existência de crescimento secundário na generalidade das eudicotiledóneas o que não acontece nas monocotiledóneas. Ver gimnospérmicas.
**anisocítico** - Estoma com mais de duas células subsidiárias, de tamanhos desiguais.
**anomocítico** - Estoma desprovido de células subsidiárias.
**anterior**: Que ocupa posição frontal; que esta à frente.
**anticlinal**: Perpendicular à superfície do órgão; o contrário de periclinal.
**apical:** Localizado na parte do órgão oposta à sua inserção; que pertence ao ponto distal de qualquer órgão.
**ápice**: No caule e na raiz, a porção terminal contendo o meristema apical.
**apoplasto**: Conjunto dos elementos não vivos da planta, tais como células mortas, paredes celulares e espaços intercelulares. O transporte da seiva bruta pelos elementos traqueais e restantes elementos não vivos está ligado ao apoplasto.
**posição ou deposição**: Crescimento da parede celular por deposições sucessivas de material parietal, camada sobre camada. Antónimo de intussuscepção.
**área crivosa**. Área da parede de um elemento crivoso com poros revestidos de calose e ocupados por filamentos de material protoplasmático, que

interconectam os protoplastos dos elementos crivosos contíguos.
**aréola**: pequena área do mesófilo foliar delimitada por pequenas nervuras que se entrecruzam.
**arilo: a**pêndice, por vezes carnudo, de algumas sementes que se desenvolve a partir do hilo ou da parte superior do funículo e que as pode envolver completamente.
**astroesclerito ou astrosclerito**. Tipo de esclerito ramificado, mais ou menos estrelado.
**atactostela** - Tipo de estela em que os feixes vasculares, normalmente em grande número se dispõem desordenadamente. É o caso típico dos caules de monocotiledóneas.
**atrofia**: Paralisação do desenvolvimento; definhamento.
**axila**: Vértice do ângulo formado por um órgão com o eixo no qual se insere.

**bainha amilífera**: camada ou camadas mais internas do córtex, caracterizadas por uma acentuada acumulação de amido.
**bainha do feixe**. Camada ou camadas de células que envolvem o feixe vascular. Pode ser constituída por parênquima ou por esclerênquima.
**bainha de mesostoma** - Bainha de um feixe vascular provida de paredes espessas; a mais interna das duas bainhas das gramíneas. O mesmo que bainha endodermóide.
**basal**: Próprio da base; relativo à base; situado na base. O mesmo que basilar.
**basífugo:** Diz-se do tecido ou órgão cujo crescimento se processa da base para o ápice (fugindo da base). O mesmo que acrópeto.
**basípeto; Desenvolvendo-se** em direcção à base. Opõe-se a acrópeto e basífugo.
**bifacial**: ver folha bifacial.
**bilateral**: diz-se dos órgãos que possuem dois planos de simetria apenas, perpendiculares entre si.
**borne:** ver alburno.
**braquiesclerito ou célula pétrea**. Escleritos isodiamétricos, frequentes na polpa de frutos como o marmelo e a pêra sendo motivo da sua desvalorização

**calaza**: Tecido da base do óvulo, oposta ao micrópilo onde se inserem os tegumentos.
**caliptrogéneo:** sub-região do meristema apical da raiz que origina a coifa.
**calo**. Tecido constituído de células grandes, de paredes delgadas, que se desenvolve como resultado de lesão.
**calose** - Polissacarido aparentemente amorfo, relativamente comum na constituição da parede celular em áreas crivosas de elementos condutores de floema, mas também observada em células do parênquima após lesão
**câmara aerífera:** espaço intercelular grande no parênquima das plantas hidrófitas.
**camada de abscisão**: região mais externa da zona de abscisão. Camada de células cuja decomposição separa uma parte da planta, tal como folha, flor, fruto etc., do seu corpo. O mesmo que camada de separação.
**camada de crescimento**. Ver anel de crescimento.
**camada de oclusão** - Na lenticela, uma das camadas celulares compactas, formada periodicamente em alternância com os tecidos frouxos de enchimento.
**camada protectora**. Das duas camadas da zona de abscisão é a mais interna. Camada celular que exerce função protectora nas cicatrizes deixadas pela abscisão de folhas ou outras partes da planta, por via da presença de substâncias que impregnam as paredes celulares.
**câmara (cavidade) de pontuação** - Espaço no interior da pontuação, da membrana até ao lúmen celular ou até a abertura externa da pontuação, nos casos em que existe um canal.
**câmara exo-estomática ou exostomática:** largo espaço intercelular delimitado por células do parênquima clorofilino e que se encontra por fora do estoma.
**câmara secretora**: espaço intercelular, subgloboso ou elipsóide, onde se acumulam os produtos de secreção das células que o limitam. O mesmo que bolsa secretora
**câmara sub-estomática ou endo-estomática (endostomática):** espaço intercelular delimitado por células do parênquima clorofilino e que se encontra por dentro do estoma.
**câmbio**. Meristema cujos produtos de divisão se dispõem ordenadamente em filas paralelas. Aplicado de preferência apenas aos dois meristemas laterais, câmbio vascular e felogene. É constituído por uma camada de iniciais e pelas suas derivadas indiferenciadas.
**câmbio da casca,** o mesmo que câmbio cortical, câmbio subero-felodérmico, felogéneo ou felogene
**câmbio estratificado**. Câmbio vascular no qual as iniciais fusiformes e radiais ocorrem dispostas em séries horizontais nas superfícies tangenciais.
**câmbio intrafascicular:** porções do câmbio localizadas no interior dos feixes vasculares. Resultam do procâmbio residual e por não ter havido quebra de continuidade meristemática são em rigor um meristema primário.
**câmbio interfascicular:** porções do câmbio localizadas entre os feixes vasculares. Resultam da desdiferenciação do parênquima e por ter havido quebra de continuidade meristemática são em rigor um meristema secundário.
**câmbio não estratificado**. Câmbio vascular no qual as iniciais fusiformes e iniciais dos raios não se dispõem em séries horizontais nas superfícies tangenciais.
**câmbio subero-felodérmico**: ver felogene.
**câmbio suberoso**: ver felogene.
**câmbio supranumerário**. Câmbio vascular originado no floema ou no periciclo, por fora do câmbio vascular formado regularmente. Característico de algumas plantas com crescimento secundário anómalo.
**câmbio vascular ou câmbio crivo-lenhoso:** Meristema lateral quanto à sua localização e

secundário quanto à sua origem e que origina xilema secundário para o interior e floema secundário em direcção à periferia do órgão. Localiza-se entre esses dois tecidos e, por divisão periclinal, dá origem a células em ambas as direcções embora a sua actividade centrípeta seja muito mais intensa que a centrífuga, avultando por isso, normalmente, o xilema secundário em relação ao floema secundário.
**campilotrópico**. Diz-se do óvulo em forma de rim que se curva cerca de 90º, de modo que o micrópilo se situa junto à calaza, aproximando-se do funículo.
**campo de pontuação primário** - Área delgada da camada intercelular e da parede celular primária, no limite da qual se concentram os plasmodesmos. O mesmo que **pontuação primária**.
**canal** ou **ducto**. Espaço intercelular muito alongado, originando aquando da separação das células vizinhas (esquizogenia), por dissolução de células (lisogenia) ou pela combinação dos dois processos (esquizolisogenia).
**canais valeculares:** canais secretores oleíferos que se encontram na zona do fruto correspondente às valéculas (em Apiaceae, Umbeliferae).
**canal da pontuação**. Passagem do lúmen celular para a câmara da pontuação areolada. As pontuações simples em paredes espessas possuem, em geral, câmaras semelhantes a canais.
**canal de mucilagem**: canal com mucilagens ou gomas ou material similar.
**canal ou ducto resinífero**: canal de origem esquizogénea contendo resinas. Muito importante de um ponto de vista económico em *Pinus* spp.
**canal secretor**. Sob esta designação genérica incluem-se frequentemente os canais de origem esquizogénea contendo produtos de secreção originados nas células epiteliais que os revestem.

**casca** - Conjunto de tecidos, situados externamente ao câmbio, presente em plantas com crescimento secundário. Na casca de árvores mais velhas importa fazer a distinção entre casca interna viva (entrecasco) e casca externa morta (ritidoma).
**casca morta, inactiva ou ritidoma –** conjunto dos tecidos mortos exteriores à última felogene, ou seja, à felogene mais recente e que normalmente se destacam mais tarde da árvore.
**casca viva, activa** ou **entrecasco -** Conjunto de tecidos vivos que se localizam entre o câmbio vascular e a última felogene. Compreende do interior para o exterior, floema secundário, córtex e felogene.
**catáfilo** - Folha modificada, geralmente escamiforme, de consistência variável, frequentemente sem clorofila, encontrada geralmente nas espécies lenhosas.
**cavidade secretora**: espaço amplo de origem lisigenea contendo produtos de secreção. Originado em células que se desagregaram durante a formação da cavidade.
**cecídia**: Neoformação ou hipertrofia de tecidos vegetais, resultante da acção de insectos (zoocecídias) ou de outras plantas (fitocecídias).
**célula**. Unidade estrutural e fisiológica do organismo vivo. A célula vegetal quando compreende parede celular e protoplasma. Nas células mortas somente a parede celular ou esta e algumas inclusões não vivas, estão presentes.
**células albuminosas ou de Strasburger:** células do floema dos pteridófitos e gimnospérmicas estreitamente associadas aos elementos crivosos do ponto de vista morfológico e fisiológico. Em contraste com as células companheiras das angiospérmicas, não são derivadas, em geral, das mesmas células que originam os elementos crivosos.
**célula anexa** - Ver célula subsidiária.
**célula apical:** célula inicial isolada do meristema apical da raiz ou do caule. Característica de numerosas plantas inferiores que não apresentam meristemas complexos, organizados.
**células buliformes:** ver células motoras.
**células companheiras:** ocorrem nas angiospérmicas e têm origem nas mesmas células-mãe dos elementos crivosos, mas não sofrem as mesmas degenerescências protoplasmáticas. O núcleo permanece durante toda a sua vida e o protoplasma mantém-se denso.
**célula crivosa.** O menos evoluído dos dois tipos de elementos crivosos. Apresenta áreas crivosas relativamente indiferenciadas, ou seja, áreas crivadas com poros estreitos e delgados filamentos de conexão. Estas áreas são bastante uniformes na estrutura de todas as paredes; ou seja, as células crivosas não apresentam placas crivosas. São os elementos crivosos típicos das gimnospérmicas e pteridófitos**.**
**células de contacto**: ver raio.
**célula de esclerênquima**. Célula geralmente alongada com paredes secundárias mais ou menos espessas e lenhificadas. Pertence ao grupo das células de sustentação (suporte) e na maioria dos casos trata-se de células mortas na maturação.
**células de isolamento**: ver raio.
**célula de passagem**. Célula da endoderme ou exoderme das raízes, cujas paredes celulares permanecem delgadas, ao contrário das células contíguas que desenvolveram paredes secundárias espessadas.
**célula de transferência** - Célula especializada do parênquima, cuja parede apresenta invaginações que aumentam a superfície da membrana plasmática. Aparentemente actuam no transporte de solutos a curta distância.
**célula derivada:** Nos meristemas; célula produzida por divisão de uma célula meristemática.
**célula epitelial**. Célula integrante de um tecido compacto e aparentemente especializado que reveste uma superfície livre ou uma cavidade. Estas células podem ser secretoras.
**célula felóide** - Célula do felema, ou súber, que difere das células suberizadas por não apresentar suberina nas suas paredes.
**célula fibrosa**: ver fibra.
**célula fotossintetizadora**. Célula de parênquima clorofilino (clorênquima), portadora de cloroplastos, capaz de levar a cabo o processo de fotossíntese.

**células-guarda** - duas células do estoma que, por alteração da sua turgescência, abrem ou fecham o ostíolo. O mesmo que lábios do estoma ou **células estomáticas** ou **ostiolares**.

**células isodiamétricas**: Células de formato regular, apresentando todos os diâmetros igual comprimento**.**
**célula-mãe (célula precursora) de floema ou inicial de floema**. Derivada cambial que se divide para produzir elementos do tecido floémico, tais como elemento crivosos e suas células companheiras ou células do parênquima floémico, que formam um feixe de parênquima.
**célula-mãe (célula precursora) de xilema ou inicial do xilema**. Derivada cambial que se divide para produzir elementos do xilema, tais como células de parênquima axial, formando um cordão de parênquima.
**célula meristemática**. Célula que sintetiza protoplasma e se divide originando novas células. Na maioria dos casos apresentam um protoplasma denso, um núcleo evidente, ausência de plastos e uma parede primária delgada.
**células motoras:** Células geralmente grandes, de paredes delgadas, que ocorrem na epiderme das folhas de certas monocotiledóneas, especialmente gramíneas, capazes de por alterações da sua turgescência promoverem o enrolamento ou desenrolamento das folhas sobre si próprias aumentando ou diminuindo a transpiração. Também são designadas por células buliformes.
**célula mucilaginosa** - Célula que contém mucilagens, gomas ou hidratos de carbono similares. As mucilagens apresentam a propriedade de se intumescerem na presença de água.
**célula parenquimatosa esclerificada**. Célula de parênquima que, por deposição de parede secundária espessa, se transforma num esclerito.
**célula pétrea ou esclerosa**. Célula de esclerênquima que ocorre isolada no meio de outros tecidos.
**célula radial erecta.** Nos tecidos vasculares secundários. Célula radial que apresenta o seu maior comprimento com orientação axial) isto é vertical, em relação ao caule.
**célula radial procumbente**. No tecido vascular secundário; célula radial alongada no sentido radial, isto é, uma célula prostrada.
**célula secretora**. Célula viva especializada na função de secreção ou excreção de uma ou mais substâncias, geralmente orgânicas.
**célula de sílica ("sílica bodies").** Célula impregnada com sílica, que confere, por exemplo, o toque áspero às folhas de algumas gramíneas.
**célula subsidiária** - Célula epidérmica associada a um estoma e distinguível, pelo menos morfologicamente, das células epidérmicas que compõem o tecido. Também denominada célula acessória ou anexa.
**celulose**: polissacarido, que é o principal componente das paredes das células vegetais. Integra moléculas longas em cadeia cujas unidades básicas são os resíduos anídricos de glicose.
**cenocito**. estrutura multinucleada.
**centrífugo**. Que se desenvolve do centro para a periferia. Opõe-se a centrípeto. O xilema secundário é de formação centrífuga.
**centrípeto**. Que se desenvolve da periferia para o centro. Opõe-se a centrífugo. O floema secundário é de formação centrípeta.
**centro quiescente:** Região do meristema apical, cujas células iniciais são relativamente inactivas e apresentam poucas divisões celulares.
**cerne ou durame** - A parte interna, não funcional do xilema secundário. Ao morrerem as células do parênquima xilémico, as suas substâncias de reserva são removidas, ou transformadas em substâncias antissépticas e corantes que passam a impregnar o xilema, conferindo-lhe maior consistência e uma coloração mais escura. A perda de funcionalidade do xilema secundário do cerne deve-se à formação de tilos e/ou à deposição de gomas, mucilagens e resinas. Ver tilose.
**ceras epicuticulares**. Revestimento com espessura variável de ceras na epiderme.
**ceroso**. Revestido de cera ou com a cor e a textura da cera.
**cicatriz**. marca deixada pela separação de duas partes, por exemplo, a folha, do caule. Caracteriza-se pela presença de uma substância protectora da nova superfície.
**cilindro vascular, estela ou cilindro central** – conjunto dos tecidos vasculares e fundamentais que se apresentam associados tanto no caule como na raiz.
**cistólito**: Corpúsculo ovóide, suspenso no interior da célula vegetal e composto de concreções de carbonato de cálcio. É importante ter-se dado a precipitação desta substância que de outro modo seria prejudicial para a planta.. A célula onde ocorre designa-se litocisto.
**citocinese**. Processo de divisão da célula, independente da divisão do núcleo ou **cariocinese**.
**citoesqueleto**: conjunto das proteínas filamentosas ou tubulares que são os filamentos intermediários, filamentos de actina e os microtúbulos e pelas proteínas motoras. É composto por proteínas bastante estáveis que são responsáveis por manter a forma da célula e as junções celulares, e auxiliam nos movimentos celulares.
**citoplasma**: Material vivo de uma célula, excluindo-se o núcleo; o mesmo que protoplasma.
**citoplasma parietal**. Citoplasma localizado junto a parede celular.
**citoquimera**. Combinação de tecidos cujas células possuem cromossomas em número diferente, na mesma parte da planta.
**clorênquima**. O mesmo que parênquima clorofilino (lacunoso, em paliçada ou encaixado). Tecido assimilador caracterizado pela presença de cloroplastos que lhe conferem a capacidade de efectuar a fotossíntese. Presente sobretudo no mesófilo foliar e caules jovens verdes.
**cloroplasto:** Corpúsculo protoplasmático especializado, contendo clorofila, no qual é sintetizado

açúcar e/ou amido.
**coalescente:** Fundido ou concrescente.
**coifa ou caliptra:** Conjunto de células essencialmente meristemáticas embora algumas células cessem a sua actividade de divisão e estejam continuamente a ser renovadas. A coifa tem forma semelhante a um dedal que cobre e protege o ápice em crescimento da raiz além de facilitar a penetração da raiz no solo para o que contribui a secreção de mucilagem abundante nas células periféricas da coifa.
**colênquima**. Tecido de suporte constituído por células vivas mais ou menos alongadas com paredes celulares desigualmente espessadas, em geral interpretadas como paredes primárias. Característico de órgãos aéreos jovens, em crescimento. Tecido plástico sendo que as suas células empreendem deformações normalmente irreversíveis. Pode empreender desdiferenciação participando na formação da felogene ou pelo contrário prosseguir a sua diferenciação originando fibras (esclerênquima).
**colênquima angular:** o espessamento da parede celular ocorre principalmente nos ângulos resultantes da união de várias células. Os meatos são inexistentes ou muito reduzidos.
**colênquima anular**: apresenta as paredes mais ou menos uniformemente espessadas em anel.
**colênquima lacunar**: o espessamento ocorre intensamente apenas na parte das paredes que contacta com os espaços intercelulares que podem ter desenvolvimento variável.
**colênquima laminar ou tangencial:** os espessamentos são depositados principalmente nas paredes tangenciais.
**coleóptilo**: bainha que envolve o meristema apical no embrião das gramíneas. Geralmente interpretado como primeira folha que se encontra reduzida à bainha.
**coleorriza**: bainha que envolve a radícula do embrião nas gramíneas.
**columela**. Células da parte central da coifa, rica em amiloplastos, estatólitos, aos quais tem sido atribuído o papel de percepção da gravidade e portanto de controlo do geotropismo.
**comissura:** Superfície ou linha de união de duas ou mais estruturas ou órgãos.
**complexo estomático: estoma num sentido mais amplo.** Conjunto das células ostiolares, células anexas e células vizinhas.
**complexo estomático mesogéneo: na ontogénese do estoma as células anexas e as ostiolares têm origem comum desenvolvendo-se do mesmo meristemóide.**
**complexo estomático perigéneo: as células anexas não têm a mesma origem das células ostiolares, mas são formadas por células contíguas à meristemóide que se divide para originar as ostiolares.**
**complexo estomático mesoperigéneo: pelo menos uma das células tem origem comum com as ostiolares, o mesmo não sucedendo às restantes.**
**conceito da túnica-corpo**. Conceito interpretativo da organização do meristema apical caulinar, segundo o qual este meristema apresenta duas regiões, distinguíveis pelo modo de crescimento. As células periféricas, a túnica com uma ou mais camadas de células, mostram crescimento de superfície (divisões anticlinais) enquanto a parte interna, corpo, possui crescimento em volume (células dividindo-se em vários planos).
**concrescente:** órgãos ou estruturas que se desenvolvem ligados entre si, fundidos.
**condensado:** Reunidos em grupo compacto, devido ao encurtamento dos eixos.
**corpo primário** - Parte da planta, ou a planta inteira, que se origina dos meristemas apicais e de seus tecidos meristemáticos derivados, nos casos em que não há crescimento em diâmetro, como acontece na generalidade das monocotiledóneas.
**corpo secundário**. Parte da planta que vem envolver o corpo primário mediante a entrada em actividade dos meristemas laterais, ou seja o câmbio vascular e a felogene. Integra além dos tecidos vasculares secundários, no qual avulta normalmente o xilema secundário, a periderme.
**"corpus" ou corpo**: No ápice caulinar corresponde a uma massa central meristemática de células que se dividem segundo vários planos, crescendo, por isso, em volume. Encontra-se envolvida pela **túnica,** camada periférica de células que se dividem anticlinalmente.
**corte radial**. Corte no sentido longitudinal que acompanha o desenvolvimento de um raio num corpo cilíndrico, seja ele um caule ou uma raiz.
**corte tangencial**. Corte efectuado no sentido longitudinal, por forma a efectuar um ângulo recto com o raio. Aplica-se sobretudo a estruturas cilíndricas (caule e raiz), mas é também utilizado em relação ao limbo foliar quando o corte é praticado paralelamente à superfície plana externa.
**corte transversal**. Efectuado perpendicularmente ao eixo longitudinal.
**córtex:** Conjunto dos tecidos (normalmente parenquimatosos) situados entre a epiderme e o sistema vascular isto nas plantas sem crescimento secundário ou com crescimento secundário incipiente. O córtex apresenta-se delimitado externamente pela epiderme e internamente pelo pericíclo. É formado principalmente por células indiferenciadas, na maior parte células parenquimatosas, com fina parede celular, cuja principal função é a acumulação de reservas de amido. Nos caules jovens, as células externas podem apresentar cloroplastos, formando-se um clorênquima, ou adquirir paredes primárias espessadas, transformando-se num tecido de suporte, o colênquima. O córtex é normalmente destruído durante o crescimento secundário a não ser que este seja incipiente.
**cortiça**: Camada externa mais ou menos espessa do tronco e ramos de algumas árvores, formada por células mortas de paredes suberizadas. Resulta da actividade da felogene e como regra apenas ocorre nas eudicotiledóneas e gimnospérmicas que apresentam corpo secundário
**cotilédone**: Folha embrionária (ou seminal) com reservas nutritivas. Em número de um nas

monocotiledóneas, dois nas eudicotiledóneas e dois ou mais nas gimnospérmicas.
**crescimento**. Aumento em tamanho por divisão celular (*meresis*) e/ou expansão celular (*auxesis*).
**crescimento coordenado**. Crescimento de células de modo a não envolver separação de paredes. Opõe-se a crescimento intrusivo.
**crescimento determinado ou definido:** crescimento limitado, como acontece com os meristemas floral e foliar.
**crescimento indeterminado ou indefinido**: o meristema apical funciona por tempo indefinido produzindo um número ilimitado (indefinido) de órgãos, como acontece com o meristema apical vegetativo.
**crescimento intercalar**. Crescimento por divisão celular que ocorre a certa distancia do meristema entre tecidos maduros (entrenós das gramíneas, por exemplo).
**crescimento intrusivo ou interposicional.** Tipo de crescimento no qual uma célula penetra entre outras que se separam ao longo da lamela média defronte da célula em crescimento. Antónimo de crescimento coordenado.
**crescimento marginal**. Na folha; tem origem no meristema marginal e dele resulta a expansão do limbo.
**crescimento primário:** crescimento derivado de meristemas primários ou apicais, radiculares e caulinares. Tem inicio nos meristemas apicais e continua nos meristemas derivados daqueles, protoderme, meristema fundamental e procâmbio, e até nos tecidos mais velhos. Do crescimento primário resulta um alongamento dos eixos. O crescimento primário origina tecidos primários que no seu conjunto formam o corpo primário da planta.
**crescimento secundário ou espessamento secundário:** crescimento derivado de meristemas secundários ou laterais em particular do câmbio vascular mas também da felogene responsável pela formação da periderme. O crescimento secundário resulta num aumento de diâmetro, ao contrário do crescimento primário, de que resulta um alongamento dos eixos. O crescimento secundário origina tecidos secundários que no seu conjunto formam o corpo secundário da planta.
**crescimentos secundários anómalos**: tipos pouco comuns de crescimento secundário.
**crescimento secundário difuso:** engrossamento da raiz e do caule de algumas monocotiledóneas devido a um crescimento difuso o qual envolve produção de novas células no tecido fundamental e não é originado por meristemas localizados numa região específica.
**cripta estomatífera** - Depressão na folha, sendo os estomas abrigados pela epiderme.
**cromoplastos**: organitos protoplasmáticos contendo pigmentos não clorofilinos. Em geral, pigmentos carotenóides amarelos ou alaranjados.
**cutícula:** Camada pouco permeável à água que recobre a parede externa das células epidérmicas, constituída por cutina e ceras e formando um revestimento contínuo de célula para célula.
**cutina**: Substância lipídica depositada nas paredes das células epidérmicas e também na superfície externa das paredes dessas mesmas células, onde forma uma camada conhecida como cutícula. É muito resistente a reagentes químicos e de constituição mal conhecida.
**cutinização:** Processo de impregnação de cutina nas paredes celulares, em particular na superfície externa das paredes das células epidérmicas.

**derivada**: célula produzida por divisão de uma célula meristemática e que segue o caminho da diferenciação ao contrário da outra célula-filha que se mantém meristemática.
**dermatogene**. Sub-região do meristema apical responsável pela formação da epiderme. Um dos três histogenes (camadas), de acordo com a teoria de Hanstein.
**desdiferenciação**: processo oposto à diferenciação de célula ou tecido. Células diferenciadas de parênquima ou colênquima podem empreender desdiferenciação, readquirindo a condição meristemática e originando um meristema secundário. Os meristemas laterais, secundários são originados por essa via.
**diacítico** - Tipo de estoma em que as células subsidiárias têm as paredes em comum, perpendiculares ao maior eixo das células-guarda.
**diafragma nodal.** Nos caules ocos ou fistulosos corresponde ao septo de tecido que atravessa o caule oco ao nível do nó.
**diarca**. Na raiz primária existem dois feixes ou pólos de protoxilema e outros tantos de protofloema. As raízes diarcas, triarcas e tetrarcas são características das eudicotiledóneas.
**dicotiledóneas**: termo que se tornou obsoleto com os recentes estudos de filogenia baseados na genética molecular e que designa as angiospérmicas que possuem sementes cujo embrião apresenta dois cotilédones. Ver eudicotiledóneas.
**dicotómico**: Que sucessivamente se ramifica por dicotomia.
**dictiostela**. Subtipo de sifonostela descontinua em que o sistema vascular se apresenta em feixes bem definidos, separados, cada qual com o respectivo floema envolvendo o xilema.
**diferenciado**. Que tem partes morfológica e funcionalmente diferentes.
**diferenciação ou especialização:** Processo de desenvolvimento através do qual as células perdem a faculdade de se dividir e se tornam especializadas de forma progressiva originando tecidos definitivos. Mudança de estrutura de uma célula, tecido, órgão de planta ou da planta inteira, resultando em restrições das funções, potencialidades ou adaptabilidade a condições variáveis. A diferenciação pode ser reversível (caso do colênquima que por desdiferenciação pode originar um meristema secundário, a felogene), ou irreversível que é o caso mais comum (nomeadamente quando a diferenciação conduz à morte da célula, como acontece por exemplo

nos elementos traqueais).
**dimorfo**: Que tem duas formas. O mesmo que biforme.
**disposição das pontuações:** O aspecto geral relativo ao arranjo das pontuações num elemento traqueal pontuado é bastante diverso; os principais são a distribuição cribiforme em que o elemento apresenta agrupamentos de pontuações que fazem lembrar um crivo; o escalariforme, quando as pontuações são alongadas ou lineares e se dispõem em séries paralelas, de modo a formar um padrão semelhante a uma escada; oposto, no caso das pontuações se apresentarem aos pares ou em fileiras horizontais curtas; alterno, pontuações dispostas em fileiras diagonais nos elementos traqueais.
**distal:** Diz-se do ponto oposto ao da inserção. O contrário de proximal.
**divergente**: Aproximado de outro em certa extensão afastando-se depois em direcção oposta.
**divisões anticlinais:** Divisões celulares perpendiculares à superfície do órgão.
**divisões periclinais :** Divisões celulares paralelas à superfície do órgão.
**dominância apical**: o eixo principal é dominante (cresce mais vigorosamente) que os eixos que dele emergem (ramos laterais). Por sua vez, estes ramos laterais são dominantes em relação a outros ramos que a partir dele se ramificam. É consequência da quantidade de auxinas que o meristema do eixo principal produz, que inibe a formação de outros ramos na sua proximidade.
**dorsiventral ou bifacial**: ver folha bifacial.
**drusa** - Conjunto de cristais incompletos concrescentes em torno de um núcleo comum; em geral, um pequeno cristal. Muito frequente nas plantas é a drusa de oxalato de cálcio. Numa célula pode ocorrer mais de uma drusa.
**ducto**. O mesmo que canal.
**durame.** Ver cerne.

**ectoplasto**,: membrana plasmática externa, a qual está em contacto com a parede celular.
**eixo**: Estrutura mais ou menos alongada na qual se inserem com certa ordem elementos vários, como, por exemplo, o caule relativamente aos ramos e estes relativamente às folhas. Sinónimo de órgão axial.
**eixo hipocótilo-radicular:** O eixo do embrião, situado abaixo do cotilédone ou cotilédones, que consiste no hipocótilo e no meristema apical da raiz ou da radícula.
**elaiossoma ou elaiosoma**- Excrescência do fruto ou da semente formada por grandes células que acumulam óleo e servem de alimento para as formigas.
**elemento crivosos**. Células do tecido floémico relacionadas principalmente com a condução longitudinal de metabolitos. Podem ser de dois tipos: células crivosas (menos evoluídos, providas apenas de áreas crivosas, menos eficazes no transporte e típicas das gimnospérmicas e pteridófitos) e elementos dos tubos crivosos (mais evoluídos, providas de placas crivosas, mais eficazes no transporte e exclusivos das angiospérmicas).
**elementos traqueais**: células do tecido xilémico relacionadas com a condução longitudinal ascendente de água e sais minerais. Podem ser de dois tipos: traqueídeos (menos evoluídos, providas apenas de pontuações, menos eficazes no transporte e típicos das gimnospérmicas e pteridófitos) e elementos dos vasos lenhosos (mais evoluídos, providas de perfurações nas paredes de topo, mais eficazes no transporte e exclusivos das angiospérmicas).
**elemento do tubo crivoso:** Célula do tecido floémico relacionada principalmente com o transporte **simplástico,** longitudinal de substâncias orgânicas. Elementos crivosos muito mais evoluídos que as células crivosas e presentes apenas nas angiospérmicas e tipicamente associado a uma célula companheira. Os elementos de tubo crivoso dispõem-se em tubos, ou seja, topo a topo, sendo que as paredes terminais apresentam áreas crivosas altamente especializadas, as placas crivosas.
**elemento de vaso lenhoso** - Célula do tecido xilémico relacionada principalmente com o transporte **apoplástico** longitudinal de seiva bruta (água e sai minerais). Elementos traqueais muito mais evoluídos que os traqueídeos e presentes apenas nas angiospérmicas.
**embrião**: Planta nos seus primeiros estados de desenvolvimento encontrando-se ainda no interior da semente.
**embrião diferenciado**: que se diferencia em radícula, caulículo e cotilédone(s).
**embriogénese**: origem e desenvolvimento do embrião.
**embrióide**: desenvolvido a partir de uma célula somática por cultura de tecidos e em geral diferente de um embrião normal.
**emergência**: Saliência à superfície dos órgãos, constituída pela epiderme e por tecidos subepidérmicos (e. g., acúleos).
**endarco** - Diz-se do metaxilema nas raízes, situado na região central, em consequência do típico desenvolvimento centrípeto do xilema primário.
**endocarpo**: é a camada mais interna do pericarpo; resulta do desenvolvimento da epiderme interna do carpelo. Pode apresentar-se esclerificada nos frutos semi-carnudos (drupas).
**endoderme**: geralmente uma única camada de células formando uma bainha em torno da região vascular, em raízes e raramente nalguns caules; as células da endoderme são caracterizadas por possuírem estrias de Caspary nas paredes anticlinais radiais e transversais (eudicotiledóneas) ou então espessamentos em U (Monocotiledóneas). Nas raízes das plantas com semente, a endoderme é a camada mais interna do córtex.
**endodermóide**: que faz lembrar uma endoderme.
**endógeno**: Que tem origina em tecidos

internos como é o caso das raízes laterais que se desenvolvem geralmente a partir de células do periciclo ou endoderme.
**endosperma ou endosperma primário**: Tecido de reserva das sementes das gimnospérmicas formado anteriormente à fecundação e que constitui o gametófito feminino.
**endotécio**. Na antera; camada parietal da antera que apresenta, geralmente, espessamento secundário.
**enucleado**. Destituído de núcleo.
**enérveo:** aparentemente desprovido de nervura(s).
**entrecasco**: ver casca viva.
**entrenó ou meritalo:** Espaço delimitado por dois nós consecutivos de um caule.
**epiblasto**. Pequena estrutura, presente em posição oposta ao escutelo, no embrião de algumas gramíneas. Algumas vezes considerado um cotilédone rudimentar.
**epicótilo:** A porção do caulículo ou eixo hipocótilo-radicular localizada acima dos cotilédones (folhas seminais) e abaixo das primeiras folhas verdadeiras**.**
**epiderme:** Tecido primário, originado da protoderme, geralmente formado por uma única camada de células, que reveste os órgãos vegetais apenas com desenvolvimento primário ou já com crescimento secundário mas incipiente.
**epiderme múltipla, multisseriada ou pluriestratificada:** tecido composto de várias camadas celulares de espessura derivadas da protoderme; apenas a camada externa assume características de uma epiderme típica.
**epi-estomática ou epistomática** - Folha com estomas apenas na sua epiderme superior.
**epífita:** Diz-se de uma planta que vive sobre outra, sem, contudo, parasita-la, isto é, sem retirar dela, alimentos. Ocasionalmente pode viver sobre outros tipos de suporte.
**episperma**, Tecido que reveste a semente, formado geralmente por duas camadas. O mesmo que tegumento.
**epitema**, Tecido parenquimatoso subepidérmico que contacta com o tecido condutor da folha e que faz parte normalmente da constituição do hidátodo.
**equifacial**: ver folha equifacial.
**escama**: Formação laminar ou mais ou menos achatadas, estreitamente aplicada sobre uma superfície ou imbricadas, geralmente não verdes. Pode ser carnuda, escariosa, lenhosa.
**esclerênquima**. Tecido essencialmente de suporte constituído por células geralmente mortas na maturação. As suas células podem ser de dois tipos principais, fibras (isodiamétricas), e escleritos (alongadas) embora possam ocorrer formas intermédias, os fibroescleritos. Característico de órgãos maduros nos quais já se encontra concluído o crescimento. Tecido elástico sendo que as suas células empreendem deformações normalmente reversíveis
**esclerênquima perivascular ou pericíclico**. Esclerênquima localizado na periferia externa do sistema vascular; ou seja do floema secundário.
**esclerificação**. Diferenciação em esclerênquima ou seja desenvolver paredes secundárias bastante espessas, geralmente à base de lenhina.
**escleritos ou esclerídeos**: Célula de esclerênquima com a parede secundária lenhificada e espessa, contendo muitas pontuações. Os escleritos variam bastante no que respeita à forma, mas geralmente não são muito alongados e apresentam-se mortos na maturação.
**escutelo**. O cotilédone das gramíneas. Considerado como um de dois cotilédones, se o epiblasto for interpretado como sendo, também, um cotilédone.
**espaço intercelular**. Espaço existente entre as células num dado tecido. Quanto à forma podem ser pequenos (meatos), globosos (câmaras), irregulares (lacunas) ou alongados (canais) e quanto à origem podem ser esquizogéneos (com origem no próprio processo de divisão celular), lisigéneos ou lisogéneos (com origem na desintegração de células inteiras após dissolução das paredes) e rexigéneos (rotura das células provocada por crescimento desiguais das células vizinhas).
**especialização:** o mesmo que diferenciação**.**
**espermatófitos:** grupo das plantas com semente e que reúne angiospérmicas e gimnospérmicas.
**espessamento secundário.** O mesmo que crescimento secundário.
**espessamento anelado ou anular**: material parietal secundário depositado em forma de anéis sobre a parede primária do elemento traqueal.
**espessamento escalariforme.** Em elementos traqueais; material parietal secundário depositado sobre a parede primária, de modo a formar um padrão semelhante a uma escada. Semelhante a uma hélice de pequena inclinação, com as espirais interconectadas, em intervalos.
**espessamento espiralado:** material secundário depositado sobre a parede primária na forma de uma hélice contínua.
**espessamento pontuado.** Correspondem aos elementos traqueais do metaxilema tardio e do xilema secundário com maior espessamento em termos da superfície coberta com material secundário. Ficam por revestir apenas os locais das pontuações que podem ser muito variáveis no que respeita ao seu tipo e à sua disposição. Ver disposição das pontuações.
**espessamento reticulado:** material secundário depositado sobre a parede primária de maneira a apresentar aspecto semelhante a uma rede.
**espessamento reticulado-escalariforme:** material secundário depositado sobre a parede primária, de acordo com um padrão intermediário entre os denominados escalariforme e reticulado.
**esporoderme** - Parede celular especializada do grão de pólen que entre outras funções, o protege da dessecação. Contribuiu decisivamente para a conquista do ambiente terrestre. Nas angiospérmicas é a parede celular especial que envolve o microgametófito. Geralmente estratificada em exina, cujo componente principal é a esporopolenina, e intina, composta por polissacaridos.

**esquizogéneo**. Processo de formação dos espaços intercelulares logo aquando da divisão celular por separação das paredes celulares ao longo da lamela média.
**estela (coluna) ou cilindro central.** Concebido por Van Tieghem como a unidade morfológica do corpo da planta, tanto em caules como raízes e compreendendo o sistema vascular e os tecidos fundamentais associados (periciclo, regiões interfasciculares e medula). Os principais tipos de estelas são, protostela (haplostela, actinostela e plectostela; sifonostela anfiflóica (variante dictiostela), sifonostela ectoflóica e eustela (variante atactostela).
**estereoma:** conjunto dos tecidos de suporte.
**estomas**: Abertura muito pequena circundada por duas células-guarda na epiderme das folhas e caules, através da qual passam os gases; termo também usado para designar o aparelho estomático no seu conjunto: as células-guarda e o poro (ostíolo) formado por elas.
**estoma anisocítico**: com três células subsidiárias, uma das quais muito menor que as outras duas, circundam o estoma.
**estoma anomocítico**: não existem células subsidiárias associadas às células-guarda.
**estoma diacítico**: um par de células subsidiárias envolve o estoma e as paredes comuns formam um ângulo recto com o eixo maior das células-guarda.
**estoma paracítico**: uma ou mais células subsidiárias flanqueiam o estoma, paralelamente ao eixo longo daa células-guarda.
**estrias ou bandas de Caspary:** Uma faixa da parede primária contendo suberina e lenhina; encontradas nas paredes anticlinais - radiais e transversais - das células da endoderme das eudicotiledóneas.
**estrutura secretora.** Qualquer uma dentre as numerosas variedades de estruturas, simples ou complexas, externas ou internas, que produzem secreções.
**eudicotiledóneas ou dicotiledóneas não-Magnoliids**: a maior das duas principais classes de angiospérmicas; inicialmente contidas nas dicotiledóneas mas que foi desmembrado por não ser monofilético. Difere do antigo grupo das dicotiledóneas por incluir somente plantas que têm grãos de pólen tricolpados. Os demais grupos que anteriormente faziam parte com as eudicotiledóneas do grupo dicotiledóneas são as paleodicotiledóneas (magnoliídeas lenhosas e as paleoervas) que apesar de apresentarem características comuns às eudicotiledóneas, têm grão de pólen monocolpado. Incluem um número reduzido de táxones.
**eumeristema ou "meristema verdadeiro".** Meristema constituído por células relativamente pequenas, de formato mais ou menos isodiamétricas, dispostas compactamente e apresentando paredes delgadas, citoplasma denso e um núcleo bastante desenvolvido.
**eustela** - Tipo mais comum do estela em caules de eudicotiledóneas; deriva da sifonostela por divisão em fragmentos.
O sistema vascular cilíndrico apresenta-se constituído por feixes vasculares colaterais ou bicolaterais.
**exarco** - Diz-se do protoxilema nas raízes situado por fora do metaxilema, em consequência do típico desenvolvimento centrípeto do xilema primário nas raízes.
**excreção**. Eliminação de produtos finais resultantes do metabolismo e que aparentemente não têm contribuição directa para a sobrevivência da planta. Ver secreção.
**exina** - camada mais externa da esporoderme. Apresenta ornamentações na forma de espinhos, clavas, verrugas, etc. Devido a sua diversa estrutura é usada pelos palinologistas e taxonomistas como importante elemento de classificação.
**exocarpo ou epicarpo** - camada mais externa do pericarpo; corresponde à epiderme externa (ou inferior) do carpelo (ou folha carpelar).
**exoderme** - Camada (uni ou pluriestratificada) mais externa do córtex da raiz. Estruturalmente semelhante à endoderme dado que se apresenta constituída por células com paredes suberizadas, que podem sofrer uma posterior esclerificação. Alguns botânicos limitam este termo para designar uma camada profunda, abaixo do velame (epiderme pluriestratificada), de raízes de epífitas. A exoderme é normalmente considerada um tipo particular de hipoderme.
**exógena:** Produzida externamente; diz-se de qualquer parte ou órgão vegetal produzido na periferia de outro, como acontece, por exemplo, com a gema axilar.
**extensão da bainha de feixe.** Porção de tecido fundamental que se estende da bainha do feixe de uma nervura menor, localizada no mesófilo em direcção á epiderme. Pode estar presente em ambos os lados do feixe ou apenas num deles. Pode ser constituída por parênquima ou por esclerênquima.

**face:** página ou superfície.
**falso anel de crescimento:** uma ou várias camadas de cresc**imento formadas para além das habituais num anel de crescimento anual.**
**feixe, feixe condutor ou vascular.** Cordão de tecidos condutores podendo apresentar variadíssimos arranjos.
**feixe anficrival ou centro-xilémico.** Feixe vascular concêntrico, no qual o floema envolve o xilema. Característico dos pteridófitos.
**feixe anfivasal ou centro-floémico.** Feixe vascular concêntrico, no qual o xilema circunda o floema. Característico de algumas monocotiledóneas que apresentam engrossamento secundário.
**feixe bicolateral:** feixe com floema em ambos os lados do xilema, ou seja, floema interno e floema externo.
**feixe biconcêntríco**: o xilema forma dois anéis concêntricos separados por um anel de floema. Pode ser observado em algumas monocotiledóneas.
**feixe colateral.** Floema localizado lateralmente ao xilema e ambos dispostos radialmente. Geralmente o floema ocupa uma posição externa ao xilema nos caules enquanto nas folhas o floema fica do lado da

página inferior.
**feixe concêntrico.** Feixe vascular no qual o floema circunda o xilema (anficrival) ou este envolve o floema (anfivasal).
**feixe duplo ou líbero-lenhoso:** floema e xilema ocorrem associados na forma de cordão vascular.
**feixe duplo colateral aberto**: Feixe condutor típico do caule das eudicotiledóneas e gimnospérmicas, constituído por células lenhosas (xilema) e liberinas (floema) separados por tecido meristemático (câmbio).
**feixe duplo colateral fechado**: Feixe condutor típico do caule das monocotiledóneas, constituído por xilema e floema e sem tecido meristemático (câmbio) a separá-los.
**feixe medular.** Feixe vascular localizado mais ou menos próximo ao centro do caule, na região medular.
**feixe líbero-lenhoso**. Feixe condutor fechado da estrutura primária das plantas constituído por células lenhosas (xilema) e liberinas (floema).
**feixe líbero-lenhoso**. Feixe condutor fechado da estrutura primária das plantas constituído por células lenhosas (xilema) e liberinas (floema).
**feixes radiais e alternos:** feixes simples, dispostos radialmente, alternando os liberinos com os lenhosos, como acontece, na generalidade das raízes primárias.
**feixe simples**: Feixe condutor constituído apenas por células lenhosas (xilema) ou liberinas (floema). São típicos das raízes quer das angiospérmicas quer das gimnospérmicas. Os feixes constituídos apenas por xilema são designados xilémicos ou lenhosos, enquanto que os constituídos apenas por floema são designados liberinos ou floémicos.
**feixe vascular de sutura.** Emprega-se com referência a feixes menores que ligam entre si feixes maiores, como, por exemplo, nas folhas das gramíneas.
**felema:** Tecido protector, resultante da actividade centrífuga (em direcção à periferia) da felogene e constituído por células de paredes suberizadas. O mesmo que súber ou cortiça.
**feloderme ou córtex secundário**: Parênquima formado por divisões periclinais (tangenciais) das células da felogene em direcção ao interior do órgão.
**felogene, felogéneo, câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico:** Meristema secundário responsável pela formação de novos tecidos de protecção nas plantas que apresentam engrossamento secundário significativo, ou seja a periderme.
**fibra**: Célula muito vezes mais longa do que larga, de paredes secundárias reforçadas, geralmente com lenhina, com poucas pontuações e que funciona geralmente como elemento de suporte. Há, entre outras, fibras lenhosas, liberianas e pericíclicas. Comercialmente o termo refere-se a todas e quaisquer partes vegetais utilizadas na confecção de tecidos, cordas, barbantes, vassouras, etc.
**fibra cortical:** fibra do córtex.
**fibra do floema:** fibra do tecido liberino ou extraxilémica.
**fibra floémica secundária.** Fibra localizada no sistema axial do floema secundário.
**fibra gelatinosa ou mucilaginosa.** A camada mais interna da parede secundária, enriquecida em celulose e pobre em lenhina, designada camada gelatinosa, absorve muita água tornando-se intumescida de forma a ocupar inteiramente o lúmen da fibra. Característica do lenho de tensão.
**fibra libriforme.** Fibra do lenho muito semelhante às fibras liberianas e em geral mais longas e de parede mais espessa que os traqueídos. Apresentam geralmente pontuações simples e em fenda e são as célula mais longas do lenho.
**fibra xilémica ou fibra lenhosa.** fibras do xilema secundário que subdividem normalmente em dois tipos fibrotraqueídos e fibras libriformes.
**fibra perivascular ou pericíclica:** Fibra localizada na periferia externa da região vascular, tendo origem fora do floema primário, contrariamente às fibras primárias do floema.
**fibra septada.** Apresenta septos internos e conserva na maturação o protoplasma. Podem ocorrer na mesma planta tanto no xilema como no floema e desempenham funções de reserva além de suporte.
**fibras extraxilémicas ou não xilémicas.** Conjunto de todas as fibras exteriores ao xilema; corticais, liberianas e pericíclicas (perivasculares).
**fibras do floema primário**: localizadas na periferia da região vascular e que se originam no floema primário. Frequentemente denominadas fibras do periciclo.
**fibras nucleadas ou fibras vivas**. Ocorrem sobretudo em eudicotiledóneas mais primitivas que não possuem parênquima lenhoso axial no xilema, parecendo substituí-lo nas funções de reserva.
**fibrilha**: Fibra muito delgada.
**fibroso***:* Que possui fibras ou é delgado e comprido como uma fibra.
**fibroesclerito.** Célula que apresenta características intermediárias entre as da fibra e do esclerito.
**fibrotraqueídeo.** Elemento que pode integrar o lenho e que apresenta características intermédias entre o traqueídeo e a fibra. Apresenta geralmente paredes espessas e extremidades afiladas e pontuações areoladas.
**filamentos de conexão.** Nos elementos crivosos. Filamentos protoplasmáticos que ocorrem nos poros das áreas crivosas revestidos de calose, estabelecendo conexão entre os protoplastos de elementos crivosos contíguos.
**filogenia**, História da evolução de uma espécie ou de um táxone em geral.
**fistuloso**: Cilíndrico e com uma cavidade central longitudinal, mais ou menos longa. Opõe-se a sólido. O caule do trigo é fistuloso, o do milho é sólido.
**floema, líber ou leptoma**. Principal tecido condutor de metabolitos das plantas vasculares; constituído, sempre por elementos crivosos (elementos dos tubos crivosos e/ou células crivosas) a que se juntam normalmente parênquima, fibras e por vezes escleritos e tecido secretor. Tanto no caule como na raiz quer o floema primário quer o floema secundário são de formação centrípeta. Ver

líber e leptoma.
**floema externo.** Floema primário localizado externamente ao xilema primário.
**floema incluso** ou **interxilémico**. Floema secundário que pode ocorrer no interior do xilema secundário de certas eudicotiledóneas.
**floema interno.** Floema primário localizado internamente, em relação ao xilema primário, caso por exemplo dos feixes duplos e bicolaterais.
**floema primário.** Ver tecido vascular primário.
**floema secundário:** faz parte do tecido vascular secundário. O floema secundário é de formação centrípeta mas resulta da actividade cambial centrífuga.
**flóico ou liberino**. Relativo ao floema.
**folha**. Órgão lateral de crescimento limitado que se insere no caule ou em ramos, geralmente laminar e provido de clorofila mas que pode apresentar-se ± modificado. Ver nomofilo.
**folha bifacial ou dorsiventral:** folha com mesófilo heterogéneo e assimétrico na qual a parte adjacente à página superior é formada por parênquima em paliçada e a adjacente à página inferior por clorênquima lacunoso (esponjoso).
**folha equifacial ou unifacial**: o mesofilo é homogéneo e simétrico, o parênquima em paliçada surge junto a ambas as páginas do limbo não se distinguindo parênquima lacunoso. É o que acontece nas folhas submersas de muitas plantas aquáticas e em *Eucalyptus* spp.
**folha isobilateral ou isolateral.** O parênquima em paliçada ocorre em ambos os lados do mesófilo.
**folha unifacial.** Ver folha unifacial.
**foliáceo**. Semelhante a folha. Aplica-se a sépalas, lobos do cálice e brácteas com textura, forma e cor semelhantes a folhas.
**fragmoplasto**. Estrutura fibrosa que se forma por ocasião da telofase, entre os dois núcleos e que desempenha papel relevante no começo da partição (placa celular) que divide a célula-mãe em duas células-filhas. Tem a forma de um fuso conectado, primeiramente, aos núcleos e mais tarde, desenvolvendo-se anularmente para os lados.
**fronde**: Folha de feto. Corpo não diferenciado que produz as flores das *Lemnaceae.*
**funículo**. Filamento que liga o óvulo ou a semente à placenta no interior do ovário.

**gema:** Botão ou gomo foliar, ou seja, ramo e folhas associadas no estado embrionário formando uma estrutura ovóide, cónica ou subesférica frequentemente protegida por escamas. Quanto à localização as gemas podem ser axilares, terminais ou adventícias.
**gema apical**: Gema que se encontra na porção terminal do caule; é formada por uma região meristemática, primórdios foliares e gemas axilares em desenvolvimento.
**gemas axilares:** Primórdio de um ramo, formada na axila de uma folha e que fica, muitas vezes, protegida por catáfilos.
**gémula**. Pequena gema terminal do caulículo do embrião.
**geotropismo ou gravitropismo**. Crescimento cuja direcção é determinada pela acção da gravidade.
**gimnospérmicas:** constituem o grupo de plantas menos evoluído entre os espermatófitos (plantas com semente) e que apresentam carpelos abertos e óvulos não encerrados num ovário. Não apresentam dupla fecundação pelo que o tecido de reserva é anterior à fecundação e designado endosperma. Tal como os pteridófitos (fetos e plantas afins) apresentam tecidos condutores do tipo mais primitivo, ou seja, no xilema, apenas traqueídeos, como elementos traqueais e, no floema, apenas células crivosas como elementos crivosos. Dada a inexistência de elementos dos vasos no lenho das gimnospérmicas este tende a ser muito homogéneo ao contrário do lenho das eudicotiledóneas lenhosas, geralmente bastante heterogéneo. Ver angiospérmicas.
**glabrescente**. Que se torna glabro (v), ou quase, com a maturação. Não confundir com subglabro, ou seja, com indumento de pêlos esparsos.
**glabro**. Desprovido de pêlos.
**glândula**. Estrutura secretora multicelular capaz de produzir uma secreção.
**glândulas salinas**. Estruturas secretoras epidérmicas que segregam cloreto de sódio, carbonato de sódio ou outros produtos e que são típicas das espécies halofíticas.
**glândulas das plantas carnívoras**. Segregam no caso mais geral mucilagens ou gomas para aprisionar os insectos e enzimas proteolíticas para os digerir.
**glanduloso**. Que possui glândula(s).
**gravitropismo**. Ver geotropismo.
**glúten**. Proteína amorfa que ocorre no endosperma amiláceo dos cereais.
**glutinoso**. Coberto com uma secreção pegajosa
**gomas:** Substância de composição complexa e variada que ocorre em ductos especiais de certas plantas, e que exsuda através de feridas ou em certas infecções.
**goma de cicatrização.** Goma formada como resultado de uma lesão.
**gomose**. Sintoma de uma doença caracterizada pela abundante formação de goma, que se pode acumular no interior de cavidades ou canais ou surgir à superfície do corpo da planta.
**grana**. Corpúsculos discóides formados por membranas dispostas em pilhas contendo clorofilas e carotenóides. Ocorrem nos cloroplastos e estão associados à fotossíntese.
**gutação ou exsudação:** perda de água directamente na forma liquida, através dos hidátodos ou estomas aquíferos.

**hadroma**: conjunto das células vivas (parênquima) e das células condutoras do xilema (elementos traqueais), excluindo portanto as células específicas de sustentação. Alguns autores consideram o xilema no seu todo como sinónimo de hadroma.
**haplostela**: o tipo mais primitivo de protostela, com um único núcleo cilíndrico de tecido vascular, o floema envolvendo o xilema e sem medula. Este tipo

de estrela é o mais comum nas raízes.
**haustório ou raiz sugadora** . Órgão subterrâneo das plantas parasitas que penetra a raiz da planta hospedeira e através do qual é feita a absorção de nutrientes.
**herbáceas:** com o porte e a consistência de erva; diz-se do caule tenro, não lenhoso; diz-se da planta cujo caule tem essas características.
**heterófilo**. Que possui folhas com mais do que uma forma inseridas a níveis diferentes do caule.
**hidátodo**. Estoma aquífero ou glândula de água; estrutura geralmente localizada nas folhas que produz e liberta água. Pode apresentar um grau de diferenciação variável.
**hidrênquima.** Ver parênquima aquífero.
**hidromorfo ou higromorfo**: com caracteres estruturais típicos de plantas (hidrófitas) que requerem grande suprimento de água e podem viver parcial ou inteiramente submersas.
**hilo**. Região do óvulo ou da semente onde se insere o funículo ou, no caso dos óvulos sésseis, a região da sua inserção na placenta.
**hiperplasia**: multiplicação celular anormal, excessiva.
**hipertrofia**: aumento anormal de volume. A hipertrofia de uma célula não envolve divisão. Quando diz respeito a um órgão, pode compreender aumento celular e multiplicação celular anormal (hiperplasia).
**hipoderme**: camada ou camadas celulares abaixo da epiderme. Assim denominada quando difere morfologicamente das camadas corticais subjacentes. A exoderme é normalmente considerada uma hipoderme especializada das raízes.
**hipocótilo**. Porção de um embrião ou plântula situada entre os cotilédones e a radícula; é uma parte do caulículo.
**hipsofilo**. Bráctea de inflorescência ou folha reduzida ou modificada, situadas na porção terminal do caule na zona floral.
**híspido**. Revestido de pêlos muito rígidos, quase picantes, patentes e não muito densos
**hipo-estomátíca ou hipostomática** - Diz-se da folha que só tem estomas na página dorsal (inferior ou abaxial).
**histogénese**: formação dos tecidos.
**histogene ou histogéneo**, Conceito apresentado por Hanstein que considera que os três sistemas de tecidos do corpo vegetal, epiderme, córtex e cilindro central (sistema vascular e medula), têm origem em três sub-regiões distintas do meristema apical (histogenes): a dermatogene (que origina a epiderme e tecidos derivados), o pleroma (responsável pela formação do cilindro central) e o periblema (que origina o córtex).
**histologia vegetal:** ramo da Biologia que trata do estudo dos tecidos vegetais, sua caracterização, ontogenia, funções, ocorrência … etc.
**homofilo**. Com todas as folhas ± da mesma forma. Opõe-se a heterófilo.
**homólogo**. Aplica-se aos órgãos com origem filogenética comum, mas não necessariamente com a mesma estrutura ou função.

**idioblasto:** Célula dispersa num tecido qualquer, que difere das demais, pela forma, tamanho, conteúdo, espessura da parede, ou mesmo pela função; pode estar isolada ou em grupos. A presença de idioblastos dispersos num tecido simples não faz com que este passe a ser considerado um tecido complexo.
**idioblastos secretórios:** Células secretórias isoladas que contrastam bastante com as células vizinhas.
**incremento**. No processo de crescimento. Acréscimo no corpo vegetal resultante da actividade de divisão celular de um meristema.
**iniciais:** Nos meristemas; células que se auto-perpetuam por divisões, formando ao mesmo tempo novas células do corpo do vegetal.
**índice estomático** : índice que procura quantificar a densidade de estomas.
**indiferenciada** : Célula que permanece indefinidamente como uma célula meristemática, ou seja, não se diferencia em células de outros tecidos.
**indumento**. Conjunto de pêlos, escamas ou glândulas que cobre a superfície dum órgão.
**inerme**. Destituído de quaisquer estruturas picantes como espinhos, acúleos, etc.
**inferior**. Diz-se de um órgão ou parte de órgão inserido abaixo de outro.
**internérveo**. Porção do parênquima situada entre as nervuras.
**interpeciolar**. Situado entre o pecíolo e o eixo onde se insere a folha.
**interrompido**. Não contínuo; sequência de partes em que algumas se encontram mais afastadas.
**intina** - camada rica em polissacaridos da esporoderme. E o estrato mais interno, e sua estrutura e composição variam nos diferentes táxones das angiospérmicas.
**iniciais**. células que se auto-perpetuam nos meristemas através de divisões, formando ao mesmo tempo novas células do corpo vegetal.
**iniciais apicais**: células das regiões apicais da raiz e do caule que provêm das iniciais embrionais e que pelo facto de terem sempre mantido a continuidade meristemática desde o embrião se dizem meristema primário.
**iniciais cambiais.** No câmbio vascular e felogene; células formando derivadas por divisões periclinais em duas direcções. No câmbio vascular e apenas neste podem distinguir-se dois tipos de iniciais: iniciais fusiformes (fonte das células axiais do xilema e do floema) e iniciais radiais (originárias de células dos raios).
**iniciais marginais:** células dispostas ao longo das margens do limbo foliar em crescimento, que contribuem para a sua expansão. O conjunto das iniciais marginais constitui o meristema marginal, que está relacionado com o crescimento marginal da folha.
**iniciais submarginais.** Na folha; células situadas sob a protoderme ao longo das margens do limbo foliar em crescimento, que contribuem com a

formação de células para os tecidos do interior da folha.
**inicial fusiforme:** célula alongada do câmbio vascular; com extremidade chanfrada, que dá origem aos elementos do sistema axial do xilema e floema secundários.
**inicial radial:** No câmbio vascular; célula mais ou menos isodiamétrica, que dá origem aos elementos do sistema radial do xilema e floema secundários.
**inicial ou célula-mãe do xilema.** Célula cambial situada no lado interno da zona cambial que se divide periclinalmente uma ou mais vezes e forma células que se diferenciam em elementos xilémicos com ou sem divisões suplementares em vários planos.
**intussuscepção**. Padrão de crescimento da parede celular por interpolação de material parietal novo no interior da parede previamente formada. É antónimo de aposição ou deposição.
**isodiamétricas**: Células de formato regular, apresentando todos os diâmetros com comprimento semelhante.

**lábios do estoma**: ver células-guarda; o mesmo que células estomáticas ou ostiolares.
**lacerado**. Com a margem irregularmente recortada em pequenas porções, como que rasgada.
**laciniado**. Dividido em lacínias ou seja Segmento longo, estreito e pontiagudo.
**lacuna**: espaço intercelular com forma mais ou menos irregular. Geralmente contém ar e pode ter origem diversa (lisigénea, rexigénea e esquizogénea).
**lacuna do protoxilema**. Espaço circundado por células do parênquima no protoxilema de um feixe vascular. Ocorre em algumas plantas depois de haver cessado a extensão e a função dos elementos traqueais do protoxilema.
**lacuna foliar**. Na região nodal do caule nota-se uma região parenquimatosa no cilindro vascular. Esta "falha" ou lacuna de tecido vascular ocorre no ponto em que um traço foliar se desvia do sistema vascular do caule, em direcção à folha
**lamela**. Placa ou camada delgada.
**lamela média ou mediana** Entre paredes celulares; camada de material intercelular, na maioria, de natureza péctica, cimentando paredes primárias de células contíguas recém-formadas no processo de divisão celular.
**lamela média composta.** Termo aplicado à designação das duas paredes primárias em conjunto com a lamela média. Algumas vezes inclui também as primeiras camadas da parede secundária depositadas sobre as paredes primárias.
**lacuna rameal.** Na região nodal de um caule. Área de parênquima do cilindro vascular do tronco principal, ocorrendo no ponto em que os traços de ramos se afastam da região vascular do tronco principal, em direcção ao ramo.
**látex**. Secreção de aspecto geralmente leitoso podendo também ser amarelado, incolor, alaranjado ou mesmo avermelhado e que é produzido e se apresenta normalmente contido nos laticíferos. Com composição química variável inclui inúmeras partículas orgânicas e inorgânicas em suspensão.
**laticífero**. Que produz látex, que contém látex.
**laticífero articulado**. Laticífero composto, constituído por mais de uma célula. As paredes entre células contíguas podem ou não ser parcial ou totalmente removidas durante a ontogénese. Pode ser anastomosado ou não.
**laticífero composto**. Constituído por mais de uma célula. Laticífero articulado.
**laticífero não-articulado**. Laticífero simples; constituído por uma única célula geralmente multinucleada, que pode ou não ramificar-se.
**laticífero simples**: constituído por uma célula. Laticífero não-articulado.
**lenhificação**. Impregnação da parede celular com lenhina (lignina).
**lenhina ou lignina**: polímero de carbono encontrado nas paredes celulares de alguns tecidos da generalidade das plantas terrestres cuja função é conferir rigidez, impermeabilidade e resistência. A lignina e a celulose são os principais constituintes da madeira.
**lenho ou madeira:** Xilema secundário do tronco, ramos e raízes das gimnospérmicas e eudicotiledóneas arbóreas e arbustivas. Situado internamente ao câmbio é constituída por fibras de celulose e hemicelulose, ligadas por lenhina. O lenho é cortado e seco e utilizado em construção e como combustível.
**lenho com poros em anel**: os poros (vasos) do lenho precoce são nitidamente maiores do que os do lenho tardio e formam uma zona bem definida - o anel - no corte transversal do lenho.
**lenho com porosidade difusa**. os poros (vasos) distribuem-se mais ou menos uniformemente numa camada de crescimento ou mudam, apenas gradativamente, em tamanho, do lenho primaveril para o estival.
**lenho ou madeira de compressão**: designação que recebe o lenho de reacção nas gimnospérmicas. Formado nos lados inferiores dos ramos ou dos caules arrimados ou tortuosos; caracterizado por estrutura densa, forte lenhificação e outras peculiaridades.
**lenho ou madeira de reacção.** Lenho apresentando características anatómicas mais ou menos diferenciadas que se forma nas partes do caule e ramos apoiados ou tortuosos e aparentemente tendendo a restaurar a posição original. É designado por **lenho de compressão** nas gimnospérmicas e **lenho de tensão**, nas eudicotiledóneas lenhosas.
**lenho ou madeira de tensão ou de tracção**. Desenvolve-se nas partes superiores dos ramos e caules inclinados. Caracteriza-se por ausência de lenhificação e, frequentemente, por um elevado conteúdo de fibras gelatinosas.
**lenho estratificado**. Lenho no qual as células axiais e os raios se dispõem em séries horizontais nas superfícies tangenciais. Em certos casos, somente os raios são estratificados ocasionando ondulações visíveis a olho nu.

**lenho não estratificado.** Lenho no qual as células axiais e radiais não se dispõem em séries horizontais nas superfícies tangenciais.
**lenho não poroso.** Xilema secundário privado de vasos (gimnospérmicas).
**lenho poroso**. Xilema secundário apresentando vasos.
**lenho precoce ou primaveril.** Xilema secundário formado na primavera, ou seja, na primeira parte do anel de crescimento. Menos denso e compacto, apresentando células de maior diâmetro do que o lenho outonal ou tardio.
**lenho tardio ou outonal.** Lenho formado no Outono, isto é, na segunda fase de crescimento anual. Apresentando células de menor diâmetro que as do lenho precoce e por isso tem um aspecto mais denso e compacto.
**lenhoso**. Que pertence ao lenho ou está lenhificado; que tem a consistência da madeira.
**lentícula ou lenticela:** Saliência esponjosa, circular, oval ou alongada, no tecido suberoso das raízes, caules, ramos e até frutos (ex. maçã, pêra) que permite trocas gasosas entre o interior e o exterior das plantas vasculares que desenvolvem peridermes espessas; formam-se geralmente associadas a estomas.
**leptoma**: para muitos autores sinónimo de floema; para outros conjunto dos elementos condutores e parenquimatosos do floema, ou seja, elementos crivosos, células companheiras e parênquima lenhoso axial e radial, estando excluídas as fibras.
**líber***:* Ver floema
**líbero-lenhoso**. Diz-se dos feixes vasculares constituídos internamente por xilema e externamente por floema separados por câmbio.
**lise**: Processo de desintegração ou destruição celular com origem química.
**lisigéneo, lisigénico ou lisogéneo:** ver espaço intercelular.
**litocisto**. Célula epidérmica contendo um cistólito.
**lúmen**: O espaço limitado pela parede da célula vegetal.
**lustroso**. Que tem a superfície lisa e lustrosa, quer glabra, quer coberta de pêlos densos e aplicados (acetinados).

**macroesclerito ou célula de Malpighi**: Esclerito um tanto alongado com paredes secundárias desigualmente distribuídas. Comuns na testa das sementes das leguminosas.
**macrofibrila**. Agregado de microfibrilas; visível ao microscópio óptico.
**macrófilo ou megáfilo:** folhas grande cujo traço deixa lacunas no cilindro vascular. Antónimo de micrófilo. Nos fetos designa a folha com um sistema ramificado de nervuras e com vários esporângios na sua página abaxial.
**madeira dura.** Madeira ou lenho geralmente bastante heterogéneo produzida pelas eudicotiledóneas lenhosas.
**madeira mole ou madeira branca**. Lenho geralmente bastante homogéneo produzido pelas gimnospérmicas.
**maduro**. Aplica-se aos órgãos quando atingem o seu máximo desenvolvimento e diferenciação e, consequentemente, tenham assumido a função ou estágio característico da sua espécie, numa parte inteiramente desenvolvida do corpo vegetal.
**massa meristemática**. Tecido meristemático no qual as células se dividem segundo vários planos, de modo a causar aumento em volume do tecido.
**matriz**. Em geral refere-se a um meio no qual se encontra incluída alguma coisa.

**maturação**. Período durante o qual órgãos estão totalmente formados.
**medula:** Tecido fundamental constituído geralmente por parênquima incolor que ocupa a região central sobretudo nos caules já que muitas raízes não apresentam medula. A homologia entre a medula da raiz e a do caule é tema controverso.
**medula com diafragma**. Medula na qual ocorrem de forma alternada camadas transversais (diafragmas) de células com paredes firmes com outras camadas de células com paredes moles. Estas últimas podem ser destruídas com a idade, formando-se, então, na medula, pequenos compartimentos.
**meduloso**. Diz-se do caule e ramos com medula esponjosa como no sabugueiro *(Sambucus).*
**membrana de pontuação**. Parte da camada intercelular e da parede celular primária que limita externamente a cavidade (câmara) da pontuação.
**membrana plasmática**: também conhecida por **plasmalema**, é a estrutura que delimita todas as células vivas estabelecendo a fronteira entre o meio intra-celular, o citoplasma, e o meio extra-celular, que pode ser a matriz dos diversos tecidos.
**meristema**. Tecido vivo indiferenciado, constituído por células que se dividem por mitose a uma taxa elevada e do qual resultam os tecidos definitivos. Trata-se pois de um tecido relacionado primordialmente com a síntese protoplásmica e a formação de novas células, por divisão.
**meristema adaxial**. Tecido meristemático localizado na face adaxial da folha, que contribui para o aumento em espessura do pecíolo e da nervura mediana.
**meristema apical:** Grupos de células meristemáticas localizados no ápice da raiz ou do caule e responsáveis pelo alongamento daqueles. Pode ser vegetativo (isto é, dando origem a órgãos e tecidos vegetativos) ou reprodutor (isto é, em angiospérmicas, o meristema floral origina órgãos e tecidos florais, incluindo as células reprodutoras).
**meristema axilar ou axial**. Meristema localizado na axila de uma folha dando origem a uma gema axilar.
**meristemas embrionais.** Tecidos que mantêm características meristemáticas resultantes da divisão do zigoto até à formação do embrião.
**meristema floral.** Quando ocorre a indução floral o meristema apical vegetativo para de produzir folhas e empreende a formação de uma flor ou uma inflorescência.
**meristema fundamental**: sub-região do meristema primário apical que origina os tecidos do sistema fundamental.

**meristema intercalar:** Tecido meristemático secundário localizado na base dos entrenós de certas gramíneas, entre tecidos mais ou menos maduros, e, responsável pelo alongamento dos entrenós. Ocorre nos pedúnculos de algumas inflorescências sendo responsável pelo seu alongamento.
**meristema marginal**: Na folha, meristema localizado ao longo da margem de um primórdio foliar e que dá origem ao limbo foliar.
**meristema primário,** derivado das iniciais do embrião sem ter havido quebra de continuidade meristemática.
**meristema primário de espessamento.** Meristema derivado do meristema apical e responsável pelo crescimento primário em espessura do eixo caulinar. Pode apresentar-se como zona de revestimento reconhecível. Encontrado, amiúde, em monocotiledóneas.
**meristema residual.** Refere-se ao resíduo de células meristemáticas que não chegam a diferenciar-se.
**meristema secundário:** derivado da desdiferenciação de células de um tecido definitivo (parênquimas, colênquima) que readquirem a condição meristemática. Diz-se meristema secundário porque houve quebra de continuidade meristemática e porque da sua actividade resultam tecidos secundários.
**meristema vascular.** Aplicado sobretudo como sinónimo de câmbio vascular e não tanto de procâmbio.
**meristemóide.** Pequeno grupo de células que continuam a dividir-se por um período de tempo mais ou menos longo depois de terem derivado do meristema apical sem se constituírem propriamente como meristema intercalar. Alguns autores defendem que os complexos estomáticos são originados a partir de meristemóides.
**mesocarpo** – região do pericarpo compreendida entre o epicarpo e o endocarpo; rica em parênquima nos frutos carnudos.
**mesófilo:** Tecido fundamental de uma folha localizado entre as duas epidermes. As células do mesófilo geralmente contêm cloroplastos. Pode ser homogéneo ou heterogéneo, consoante apresenta um ou dois tipos de clorênquima e simétrico ou assimétrico.
**mesófilo cêntrico.** Modificação do mesofilo isobilateral no qual as camadas de clorênquima em paliçada abaxial e adaxial são continuas. Presente em folhas cilíndricas estreitas.
**mesófilo isobilateral**. Constituído por parênquima em paliçada para ambos os lados do mesófilo.
**mesomorfo**. Refere-se a caracteres estruturais típicos de plantas **mesófitas**, que requerem razoáveis quantidades de água no solo e atmosfera relativamente húmida.
**mesostoma:** conjunto dos tecidos de transporte.
**metafloema**. Parte do floema primário que se diferencia depois do protofloema e antes do floema secundário, quando for caso disso.
**metaxilema**: porção do xilema primário que se diferencia depois do protoxilema ou antes do xilema secundário, quando presente. O metaxilema atinge a maturidade depois que a parte da planta na qual ele está localizado completou o seu alongamento.
**metaxilema endarco**. No feixe lenhoso (xilémico) a maturação das células progride centripetamente. Os elementos mais velhos (metaxilema) estão mais próximos do centro do eixo. Típico das raízes. É evidente que sendo o metaxilema endarco numa dada raiz o protoxilema é necessariamente exarco.
**metaxilema exarco**. No feixe xilémico a maturação das células progride centrifugamente; os elementos mais velhos (metaxilema) encontram-se afastados do centro do eixo. Típico dos caules, bem como das folhas nas quais o xilema mais antigo se encontra na página adaxial. É evidente que sendo o metaxilema exarco o protoxilema é endarco.
**micorriza**. Simbiose entre o micélio de alguns fungos e as raízes de muitas plantas. Pode ser ectotrófica (as hifas envolvem a raiz do hospedeiro) ou endotrófica (as hifas localizam-se no interior das células).
**microfibrila**. Componente filiforme da parede celular constituída de moléculas de celulose e visível somente com o microscópio electrónico.
**micrófilo:** folhas de pequenas dimensões. Antónimo de macrófilo (megáfilo). Nos pteridófitos designa a folha com uma única nervura e com um só esporângio na sua página adaxial.
**micrópilo**. Abertura do óvulo através do(s) tegumento(s).
**monocotiledóneas**: angiospérmicas que possuem sementes cujo embrião apresenta apenas um cotilédone.
**monstruosidade:** Deformação ou desenvolvimento anormal de uma planta ou de um órgão.
**morfogénese**: Literalmente origem da forma nas plantas. Conjunto de fenómenos relacionados com a diferenciação e desenvolvimento de tecidos e órgãos.
**morfologia vegetal.** Área da biologia que trata a forma, estrutura e desenvolvimento das plantas.
**mucilagem:** Uma bainha de substância viscosa que cobre a superfície de muitas raízes. Os elementos crivosos podem também apresentar mucilagens, ou seja, inclusões relativamente viscosas, considerada, de modo geral, como compostas de proteínas. Os órgãos responsáveis pelo aprisionamento dos insectos nas plantas carnívoras produzem também mucilagens e gomas além de enzimas proteolíticas.
**multisseriado**. Constituído por várias camadas de células.

**néctar**. Líquido rico em hidratos de carbono (açucares:, glucose e frutose) podendo conter também aminoácidos e outros constituintes. É produzido em glândulas designadas nectários localizadas na flor constituindo atracção para animais polinizadores ou, mais raramente, locais extra-florais.
**nectarífero**. Que possui néctar ou o segrega.
**nectário**. *Estrutura secretora, ó*rgão onde é segregado e se acumula o néctar e que pode estar localizado na flor – **nectário floral** (no cálice, tépalas, pétalas, estames, carpelos, receptáculo) – ou não –

**nectário extrafloral** (ex. em estípulas).
**nervação**. Forma como se dispõem as nervuras no limbo foliar.
**nervação aberta**: as nervuras maiores terminam livremente no mesófilo, isto é, sem conectar-se com outras nervuras por anastomose.
**nervação dendróide**: as nervuras de menor tamanho deixam de formar malhas fechadas ao redor de pequenas áreas do mesófilo.
**nervação fechada**: padrão de nervação caracterizado por nervuras que desenvolvem entre si muitas anastomoses.
**nervação paralela ou estriada:** as nervuras maiores apresentam disposição aproximadamente paralela, embora convergindo no ápice e na base foliar.
**nervação reticulada**. As nervuras formam um sistema anastomosado, que toma o aspecto geral de uma rede.

**nervura:** Conjunto de elementos condutores, mecânicos e outros que se distinguem, em geral, com maior nitidez na página inferior das folhas.
**nervura dorsal, média, mediana, principal ou central**: a que ocupa posição mediana; é, geralmente, a maior e mais saliente encontrando-se no prolongamento de um feixe líbero-lenhoso do pecíolo ou do peciolulo.
**nervuras longitudinais:** as que se originam na base do limbo; nas folhas paralelinérveas, a mediana pode ser pouco distinta.
**nervuras secundárias**: as que se inserem na nervura mediana ou nas nervuras longitudinais, sendo, portanto, ramificações destas.
**nervura marginal:** a que percorre o limbo junto à margem.
**nó:** Parte do caule na qual se inserem uma ou mais folhas.
**nódulo ou nodosidade radicular:** Aumento ou intumescimento das raízes sobretudo das leguminosas que contêm bactérias fixadoras de azoto simbióticas (*Rhizobium* spp.).
**nomofilo**. A folha normal, que desempenha a função clorofilina, para a distinguir de catáfilo e de hipsofilo.
**nó unilacunar:** nó com uma única lacuna relacionada com uma folha. Se duas ou mais folhas estiverem inseridas nesse nó, cada uma delas estaria associada a uma lacuna.
**nó multilacunar:** nó provido de numerosas lacunas foliares relacionadas com uma folha.
**nó trilacunar**: nó com três lacunas foliares relacionadas com uma folha.

**ontogenicamente:** História do desenvolvimento genético do todo ou de parte de um organismo.
**ontogénese**: história do desenvolvimento completo de um tecido, órgão ou indivíduo a partir do zigoto ou esporo; o mesmo que ontogenia.
**órgão**: Parte diferenciada da planta, tal como raiz, caule, folha e partes da flor.
**órgão axial ou eixo**: raiz, caule e eixo da inflorescência que pode ou não apresentar apêndices laterais.
**Ortotrópico ou direito**. Diz-se do óvulo que não apresenta qualquer curvatura, encontrando-se o hilo e o micrópilo em posições opostas.
**osmóforo**: glândulas secretoras especiais responsáveis nas flores pela produção e libertação de aromas que ajudam à polinização. Os compostos aromáticos voláteis podem ser igualmente produzidos de forma mais simples por células da epiderme ou por pêlos glandulares.
**osteoesclerito**. Esclerito em forma de osso apresentando uma região mediana colunar e alguma dilatação em ambas as extremidades.
**ostíolo ou poro** – abertura do estoma rodeada por duas células especiais, lábios do estoma ou células estomáticas, ostiolares ou guarda
**óvulo**. Estrutura das plantas com semente que contém o gametófito feminino (nucelo) e uma a três camadas de revestimento. Após a fecundação o óvulo transforma-se em semente.
**óvulo anátropo, anatrópico ou invertido**: que sofre uma curvatura de 180º na base invertendo-se de forma que o micrópilo fica colocado mais próximo da placenta do que da calaza, soldando-se o funículo lateralmente ao óvulo por uma sutura, designada rafe. O saco embrionário não sofre curvatura continuando a calaza e o micrópilo a ocupar extremos opostos.
**óvulo campilotrópico;** em forma de rim, que se curva cerca de 90º, de modo que o micrópilo se situa junto à calaza, aproximando-se do funículo.
**óvulo ortotrópico ou direito:** que não apresenta qualquer curvatura, encontrando-se o hilo e o micrópilo em posições opostas.

**página** *ou* ***face***. Cada uma das duas superfícies de um órgão laminar, geralmente aplicado a folhas.
**página superior ou adaxial**: a que fica voltada para o eixo ou que se encosta a este quando se aplica a folha contra ele.
**página dorsal** ou **face dorsal**: a superfície que está mais afastada do eixo; nas folhas é a página inferior, externa ou abaxial.
**página ventral da folha:** página adaxial ou face superior.
**palmatinérveo** *ou* **palminérveo**: folhas com várias nervuras, sensivelmente da mesma espessura, que partem todas de um ponto
**papila**. Saliência epidérmica, geralmente não muito alongada, e obtusa.
**paracítico**: estoma cujas células subsidiárias têm os seus eixos alongados, paralelos aos das células-guarda.
**paradérmico ou tangencial.** Diz respeito a cortes efectuados paralelamente à superfície de um órgão achatado como, por exemplo, a folha.
**paralelinérveo**. Que possui várias nervuras longitudinais, aproximadamente paralelas. V. curvinérveo.
**par de pontuações.** Duas pontuações complementares em células adjacentes. Os constituintes principais são duas

cavidades de pontuação e a membrana da pontuação.
**par de pontuação.** Um par de pontuações areoladas intercelulares.
**par de pontuação semi-areolado.** Conjunto de uma pontuação simples com outra areolada.
**Par de pontuações simples,** conjunto de duas pontuações simples.
**parede celular.** Membrana geralmente rígida que envolve o protoplasto celular. Nas plantas superiores, composta de polissacaridos, principalmente celulose mas também outras substâncias orgânicas e inorgânicas. O termo parede celular designa indistintamente: a parede de uma célula individual; a divisão entre duas células, constituída por substância intercelular e duas paredes pertencentes a duas células adjacentes, e finalmente, a camada parietal primária ou secundária.
**parede cutinizada:** Parede primária que recebeu deposição de cutina.
**parede dos elementos crivosos:** são tipicamente primárias e delgadas não apresentando lenhificação mesmo quando espessam.
**parede dos elementos traqueais:** a parede primária é relativamente fina mas o contrário acontece com a parede secundária que se apresenta bastante espessada, lenhificada, sendo possível distinguir 3 camadas com fibrilas de celulose orientadas paralelamente dentro da mesma camada e com direcção divergente de camada para camada. Esta organização ultra-estrutural da parede permite-lhe resistir às enormes tensões que tem de suportar devido longas colunas de água que se estendem das raízes até às extremidades das árvores. Em geral os espessamentos secundários vão sendo progressivamente mais intensos revestindo uma porção cada vez maior da parede primária. Os primeiros elementos traqueais do protoxilema são anelados, seguem-se-lhes depois os espiralados, reticulados, reticulado-escalariformes e por fim os pontuados (xilema secundário e últimos elementos do metaxilema). Ver espessamentos.
**parede lenhificada:** Parede secundária que apresenta lignina em sua composição. Embora o processo de lenhificação esteja associado à parede secundária, ele geralmente tem inicio na lamela mediana e na parede primária.
**parede nacarada:** Espessamento de paredes ocorrendo em elementos crivosos de certas plantas.
**parede periclinal:** Parede paralela à superfície do órgão.
**parede primária:** Camada de parede depositada principalmente durante o período de crescimento da célula.
**parede secundária**: Nova camada de parede que se forma, internamente à parede primária, após ter cessado o alongamento da célula. A parede secundária tem uma estrutura microfibrilar altamente organizada sendo que as microfibrilas de celulose apresentam orientação paralela bem definida.
**paredes tangenciais:** Paredes celulares paralelas à superfície do órgão.
**parênquima**. Tecido constituído por células vivas de membrana celulósica delgada, ísodiamétricas ou quase e ligadas a uma ou várias actividades fisiológicas da planta. É costume, fazer-se a distinção entre parênquimas clorofilinos (lacunoso, em paliçada e encaixado) e parênquimas incolores. As células do parênquima apresentam variações sobretudo no que respeita ao tamanho, forma e estrutura. Os parênquimas são considerados tecidos filogeneticamente e ontogenicamente primitivos pois ocorrem mesmo nas plantas menos evoluídas e porque são pouco diferenciados mantendo a capacidade de se desdiferenciarem.
**parênquima aerífero**. Ver aerênquima.
**parênquima apotraqueal:** parênquima axial do lenho tipicamente independente dos poros ou vasos lenhosos. Compreende os seguintes subtipos; apotraqueal zonado ou metatraqueal (inicial ou terminal), e difuso.
**parênquima apotraqueal difuso:** parênquima axial do lenho apresenta-se na forma de células isoladas ou feixes distribuídos irregularmente por entre as fibras, quando observado em corte transversal.
**parênquima apotraqueal zonado ou metatraqueal:** um corte transversal mostra o parênquima axial do lenho em faixas ou bandas concêntricas, tipicamente independentes dos poros ou vasos e intercaladas nos anéis ou camadas de crescimento. A camada mais ou menos continua de parênquima ocorre apenas no início de uma estação de crescimento (inicial) ou no seu fim (terminal).
**parênquima apotraqueal inicial.** Ver parênquima apotraqueal zonado.
**parênquima apotraqueal marginal.** Designação utilizada por alguns autores para se referirem de uma forma indistinta ao parênquima apotraqueal inicial e terminal.
**parênquima apotraqueal terminal.** Ver parênquima apotraqueal zonado.
**parênquima aquífero, aquoso ou hidrênquima.** Especializados no armazenamento de água constituído por células de parede fina e protoplasma parietal com um grande vacúolo com líquido mucilaginoso que parece aumentar a capacidade de absorver e reter a água.
**parênquima axial ou parênquima lenhoso axial (longitudinal):** células de parênquima que ocorrem no sistema axial (longitudinal) tanto do xilema como do floema secundários e que têm origem nas iniciais fusiformes do câmbio. Contrastam com as células do parênquima lenhoso radial.
**parênquimas de reserva ou parênquimas incolores:** podem conter uma ou mais substâncias de reserva sendo designados de acordo com a reserva principal. Possuem geralmente paredes primárias delgadas mas nalgumas sementes *(Phoenix, Diospyros)* as hemiceluloses acumulam-se nas paredes, que só mais tarde, durante a germinação vêm a adelgaçar-se devido à mobilização das reservas.
**parênquima do floema.** Células do parênquima que ocorrem no floema.
**parênquima esponjoso:** clorênquima do mesófilo foliar caracterizado por células menos ricas em cloroplastos com espaços intercelulares

desenvolvidos e forma um tanto irregular
**parênquima em paliçada:** clorênquima foliar, caracterizado pela forma alongada das suas células, muito ricas em cloroplastos e com disposição perpendicular em relação à superfície da folha deixando entre si apenas pequenos espaços intercelulares.
**parênquima encaixado**: clorênquima cujas paredes celulares apresentam pregas para o interior, para aumentar o arejamento intercelular encontrando-se os cloroplastos alinhados ao longo destas invaginações. Frequente nas gimnospérmicas.
**parênquima interfascicular:** Parênquima localizado entre os feixes vasculares.
**parênquima lenhoso:** Parênquima muito diferente de todos os restantes parênquimas no sentido em que não é um tecido nem ontogenicamente nem filogeneticamente primitivo, pelo contrário é um parênquima que na maturação é normalmente constituído por células mortas. As células do parênquima lenhoso apresentam parede celular secundária lenhificada e desempenham funções de reserva, suporte e inclusive de transporte (sobretudo no caso no parênquima lenhoso radial).
**parênquima paratraqneal:** parênquima axial do lenho que ocorre associado a vasos lenhosos e outros elementos traqueais. Compreende as variantes parênquima paratraqueal escasso, vasicêntrico, aliforme, confluente e unilateral.
**parênquima paratraqueal aliforme.** O parênquima rodeia completamente os vasos e apresenta de um e de outro lado do vaso prolongamentos tangenciais em forma de asa, ou seja, extensões aliformes, quando observadas em corte transversal.
**parênquima paratraqueal confluente.** Os prolongamentos em forma de asa, típicos do parênquima aliforme são mais desenvolvidos e unem-se aos vasos vizinhos formando, no conjunto, bandas irregulares, tangenciais ou oblíquas.
**parênquima paratraqueal escasso.** Constituído por células isoladas ou pequenos grupos de células formando manchas isoladas associadas aos vasos mas que não chegam a rodeá-los completamente.
**parênquima paratraqueal unilateral.** O parênquima axial dispõe-se unicamente na face externa (abaxial) ou interna (adaxial) dos vasos.
**parênquima paratraqueal vasicêntrico:** quando ocorre o desenvolvimento de uma bainha completa de parênquima ao redor de um vaso ou um grupo de vasos do lenho.
**parênquima radial ou parênquima lenhoso radial (horizontal):** células de parênquima que ocorrem, tanto no sistema radial do xilema secundário, como no do floema, quer em raízes, quer em caules e que têm origem nas iniciais radiais do câmbio. Contrastam com as células do parênquima lenhoso longitudinal.
**pecíolo:** Parte da folha que prende o limbo ao caule, directamente ou através da bainha.
**pêlo**. Formação epidérmica, uni ou pluricelular, simples ou ramosa.
**pêlos absorventes** ou **pêlos radiculares**: Expansões tubulares das células epidérmicas da raiz; ampliam bastante a superfície de absorção da raiz.
**pêlo glandular ou secretor.** Tricoma que apresenta uma extremidade uni ou multicelular constituída por células secretoras. Ocorre geralmente sobre um pedúnculo de células não glandulares.
**peninérveo**. Com uma nervura mediana claramente mais espessa inserindo-se de um e outro lado desta nervuras secundárias mais ou menos paralelas entre si.
**perfuração***:* forma-se nas paredes de topo dos elementos dos vasos lenhosos das angiospérmicas e corresponde à região onde se verificou a completa desagregação da parede celular ficando totalmente livre a intercomunicação entre os lúmenes das células contíguas. As perfurações apenas estão presentes neste tipo de elementos traqueais considerados mais evoluídos (estão ausentes nos traqueídos) e apenas nas angiospérmicas.
**periblema**. Sub-região do meristema apical responsável pela formação do córtex. Um dos três histogenes, segundo Hanstein.
**pericarpo**. Parede do fruto; desenvolve-se a partir da parede do ovário (folha carpelar) e é constituído por 3 partes, de fora para dentro: epicarpo, mesocarpo e endocarpo correspondendo respectivamente ao desenvolvimento da epiderme abaxial, mesofilo e epiderme adaxial da folha carpelar.
**periciclo**. Tecido mais externo do cilindro central (estela) das raízes e geralmente ausente nos caules. As células do periciclo são provenientes do mesmo grupo de células meristemáticas que originou os tecidos vasculares primários, conservam a capacidade meristemática podendo originar as raízes laterais (ramificações da raiz principal) ou participar na formação do câmbio vascular nas raízes com engrossamento secundário.
**periclinal**. Paralelo à circunferência do órgão; o contrário de anticlinal
**periderme**: Tecido de protecção secundário, mais externo, que substitui a epiderme quando esta é eliminada durante o crescimento secundário de caules e raízes; inclui súber (felema), felogéneo e feloderme (córtex secundário).
**periderme de cicatrização.** Periderme formada em resposta a algum ferimento ou lesão.
**perisperma**. Tecido de reserva de algumas sementes cuja origem é exterior ao saco embrionário (nucelo).
**pétreo**. Tão duro que parece pedra, como algumas células (células pétreas) do mesocarpo de alguns frutos (ex. pêra), também designadas escleritos.
**pigmento**. Substância que absorve selectivamente a luz de diferentes comprimentos de onda reflectindo outros apresentado a cor que reflecte. Os principais pigmentos nas plantas são clorofilas (nos cloroplastos; verdes), carotenóides (em cromoplastos; de amarelo a laranja) e flavonóides que incluem as antocianinas (no vacúolo celular; de vermelho a azul) e os flavonóis.
**placa celular.** Estrutura que se forma por ocasião da telófase entre os dois novos núcleos formados durante a mitose e indicando o começo da divisão celular (citocinese), por meio de nova parede celular.

Formada no fragmoplasto e possivelmente constituída de substâncias componentes da lamela média.
**placa crivosa:** área crivosa altamente diferenciada, especializada e eficaz no transporte simplástico. Apenas ocorre nas paredes de topo dos elementos dos tubos crivosos das angiospérmicas.
**placa crivosa composta:** constituída por várias áreas crivosas com arranjo escalariforme ou reticulado.
**placa crivosa escalariforme:** composta por várias áreas crivosas alongadas, que apresentam uma disposição paralela seguindo um padrão semelhante a uma escada.
**placa crivosa reticulada.** Placa crivosas composta, com áreas crivosas que se dispõem de modo a formar um padrão em rede.
**placa crivosa simples:** com apenas uma área crivosa.
**placa de perfuração.** Parte perfurada da parede de topo de um elemento de vaso lenhoso de uma angiospérmica. As perfurações apenas estão presentes neste tipo de elementos traqueias e neste grupo vegetal.
**placa de perfuração efedróide ou foraminada.** Com várias perfurações pequenas, circulares. Notar que efedróide deriva do género *Ephedra*, que reúne algumas das poucas gimnospérmicas que excepcionalmente apresentam elementos de vasos lenhosos.
**placa de perfuração escalariforme:** placa multi-perfurada de um elemento de vaso, na qual as perfurações alongadas se dispõem em arranjo paralelo, umas com as outras formando um padrão que faz lembrar uma escada. As partes remanescentes da placa entre as aberturas, são denominadas "barras".
**placa de perfuração múltipla ou multi-perfurada:** placa de perfuração que apresenta mais do que uma perfuração.
**placa de perfuração reticulada:** tipo de placa multi-perfurada na qual as perfurações formam um padrão em rede.
**placa de perfuração simples:** placa com uma única perfuração.
**placa de perfuração simples orlada.** Apenas uma perfuração central envolta por um aro de parede bastante evidente.
**planta adulta**. Planta em estado de crescimento mais avançado, em contraste com planta em estado inicial de crescimento, tal como no embrião ou plântula.
**plantas insectívoras**: Plantas que se alimentam de insectos.
**plantas vasculares**: com tecidos condutores ou de transporte, xilema e floema. Incluem os pteridófitos (fetos e plantas afins) e os espermatófitos ou plantas com sementes, que compreendem gimnospérmicas e angiospérmicas.
**plasmalema:** Camada muito ténue do citoplasma que forma o limite externo do protoplasma vegetal em contacto
com a parede celular.
**plasmodesmo** - Estrutura filamentosa citoplasmática extremamente fina que passa através das paredes celulósicas das células vivas das plantas, formando uma ligação com o citoplasma da célula adjacente. O retículo endoplasmático das células adjacentes liga-se por estruturas ainda mais finas, os desmotúbulos, que atravessam o centro do plasmodesmo.
**plasto:** organito da célula vegetal capaz de formar pigmentos (cromoplasto) ou de acumular reservas nutritivas, como seja, o amido (amiloplasto) ou ainda ser portador de clorofila (cloroplasto).
**plastocromo**. Intervalo de tempo que medeia dois eventos sucessivos e repetitivos como, por exemplo, a origem de dois primórdios foliares. É variável quando medido em unidades de tempo.
**pleroma**. Sub-região do meristema apical responsável pela formação do cilindro central (tecidos vasculares primários e medula). Um dos três histogenes, segundo Hanstein.
**plúmula**. Parte do embrião que corresponde à gema apical e que originará a parte aérea da planta.
**pólen:** micrósporo que depois de germinado endogenamente se desenvolve num microgametófito. O tubo polínico é uma mera expansão do microgametófito. Ocorre apenas nas plantas com semente.
**poliarca**. Na raiz primária existem vários (mais de quatro) feixes ou pólos de xilema e outros tantos de floema. É uma situação característica das monocotiledóneas.
**poliderme**. Tecido protector que pode ser encontrado nas raízes de algumas eudicotiledóneas (rosáceas, por exemplo). É composto por estratos suberizados (com características semelhantes à endoderme) que alternam com estratos parenquimatosos, todos oriundos da actividade da felogene.
**polimorfismo**. Existência de formas diferentes do mesmo órgão na mesma planta ou no mesmo *táxon*e.
**pólos de protofloema:** zonas de protof1oema que amadurecem em primeiro lugar no sistema vascular de um órgão vegetal quando observado em corte transversal.
**pólos de protoxilema:** elementos do xilema primário que amadurecem primeiro no sistema vascular de um órgão vegetal quando observado em corte transversal.
**pontuação:** Cavidade reentrante da parede celular, onde a parede secundária não se forma sobre a parede primária. Na parede primária é designada como pontuação primária ou campo de pontuação primário. Em geral, faz parte de um par de pontuações. A forma das pontuações toma aspectos muito diversos que são muito importantes na identificação das madeiras. Ver disposição das pontuações.
**pontuação areolada**. Frequente entre elementos traqueais; a parede secundária desenvolve-se em arco sobre a membrana da pontuação.
**pontuação semi-areolada**. Frequente no estabelecimento das ligações entre os elementos traqueais e as células do parênquima lenhoso.
**pontuação aspirada:** pontuação areolada na qual a membrana de pontuação é deslocada lateralmente e o toro bloqueia a abertura.
**pontuação cega.** Ausência de pontuação complementar na parede celular adjacente, que pode

estar voltada em direcção ao lúmen celular ou a um espaço intercelular.
**pontuações de Caspary.** Ver estrias ou bandas de Caspary
**pontuação guarnecida:** pontuação em que, na câmara ou em redor da abertura da pontuação areolada e no canal da pontuação simples, se formam protuberâncias da parede secundária.
**pontuação intervascular:** pontuações entre elementos traqueais.
**pontuação ornamentada** - Pontuação dotada de projecções da parede secundária na câmara da pontuação.
**pontuação ramificada ou ramiforme.** Pontuação simples com câmara de pontuação coalescente, semelhante a um canal, como acontece nas células pétreas.
**pontuação simples**. Pontuação cuja câmara se torna mais larga, permanece com largura constante ou somente se torna gradativamente mais estreita durante o crescimento em espessura da parede secundária, isto é, em direcção ao interior da célula.
**poro:** Qualquer pequena abertura existente na parede celular ou entre células ou, ainda, em qualquer órgão. Quando aplicado ao xilema secundário designa o corte transversal de um vaso lenhoso.
**poro de pontuação.** Abertura da pontuação para o interior da célula. Nos casos em que existe canal de pontuação numa pontuação areolada, reconhecem-se duas aberturas: a interna, do lúmen celular em direcção ao canal e a externa, do canal em direcção a câmara (cavidade) da pontuação.
**poro inactivo:** poro do hidátodo ou estoma aquífero permanentemente aberto ao contrário do poro do estoma ou estoma aerífero sobre o qual a planta tem controlo podendo proceder à sua abertura ou ao seu encerramento.
**poro múltiplo ou radial múltiplo.** No lenho; grupo de dois ou mais poros (corte transversal de vasos) reunidos e achatados ao nível das superfícies de contacto.
**poro solitário.** poro, ou seja, vaso lenhoso cortado transversalmente que se apresenta rodeado por células que não são elementos de vaso.
**primina**. O tegumento externo do óvulo, quando existe mais do que um.
**primórdio.** Célula, conjunto de células ou órgão num estágio inicial de diferenciação como, por exemplo, primórdio foliar, primórdio de esclerito e primórdio de elemento do vaso, .. etc.
**primórdio foliar ou esboço foliar:** Conjunto organizado de células numa fase muito inicial de diferenciação foliar.
**procâmbio ou tecido pró-vascular**: Sub-região do meristema primário que origina xilema e floema primários.
**próembrião**. Embrião numa fase inicial de desenvolvimento, geralmente antes que a formação do corpo e suspensor se tornem evidentes.
**profilo**. A primeira folha nas Monocotiledóneas ou cada uma das duas primeiras folhas nas eudicotiledóneas, de um ramo lateral.
**promeristema:** No meristema apical; células iniciais e suas mais recentes derivadas. Corresponde à parte mais distal do caule ou da raiz.
**protoderme:** sub-região do meristema primário. Tecido meristemático primário que origina a epiderme e derivados.
**protofloema:** Porção inicial do floema primário que amadurece durante o alongamento do órgão vegetal no qual se encontra. Sobretudo nas plantas com crescimento secundário os elementos do protofloema acabam por perder relativamente cedo a sua funcionalidade quer devido a espessamento das suas paredes quer devido a compressão.
**proteína P**: Proteína do floema; substância proteica encontrada nas células do floema das angiospérmicas, especialmente nos elementos dos tubo crivosos.
**protoplasma:** todo o conteúdo vivo de uma célula ou de um organismo.
**protoplasto:** Unidade viva organizada de uma célula.
**protoplasto dos elementos crivosos:** apresenta geralmente duas características muito próprias, a degenerescência do núcleo e o desaparecimento do tonoplasto.
**protoplasto dos elementos traqueais:** na maturação o protoplasma não está presente. Trata-se de células mortas com o lúmen vazio.
**protoxilema** - Primeiros elementos funcionais do xilema primário com pequeno diâmetro, paredes espessas e lúmenes reduzidos. Forma-se durante o alongamento do órgão vegetal no qual se encontra.
**proximal**. Mais próximo da origem ou do local de inserção. Opõe-se a distal.
**protostela**. O tipo mais simples e menos evoluído de estela composto por uma coluna sólida de tecido vascular; o xilema envolvido pelo floema e verificando-se ausência de medula. Compreende três subtipos; haplostela, actinostela e plectostela.
**protuberância foliar.** Protrusão lateral na base de meristema apical constituindo o estágio inicial de um primórdio
foliar em desenvolvimento.
**pteridófitos**. grupo de vegetais vasculares sem sementes, com a estrutura vegetativa diferenciada em raiz, caule e folhas e que incluem os fetos e plantas afins. Ver espermatófitos.

**quimera**. Combinação na mesma parte da planta de tecidos de constituição genética diferente.

**radícula**. Raiz do embrião ou seja parte inferior do eixo do embrião a qual origina a raiz primária da planta. Como geralmente não é fácil dizer onde acaba a radícula e começa o caulículo (hipocótilo) fala-se em eixo hipocótilo-radicular para designar o conjunto.
**rafe**. Saliência longitudinal dos óvulos anatrópicos (e das sementes que deles se originam) e que resulta da fusão do funículo com o tegumento.
**ráfide**: feixe de cristais aciculares, geralmente de oxalato de cálcio, que podem formar-se em certas células vegetais.
**raio**. cordão de tecido, variável em altura e largura, com origem nas iniciais radiais do câmbio vascular,

que se estende em sentido radial nos xilema e floema secundários tanto em caules com em raízes.
Nas eudicotiledóneas distinguem-se geralmente dois tipos de células parenquimatosas radiais, células de contacto em geral alongadas e com pontuações largas para os vasos lenhosos e células de isolamento, em geral procumbentes e sem ligações directas com os vasos. Já os raios das gimnospérmicas são constituídos por parênquima radial e/ou traqueídos.
**raio agregado.** conjunto de pequenos raios dispostos no tecido vascular secundário e associados de forma a parecer um único raio de maiores dimensões.
**raio bisseriado:** raio com duas células de largura no tecido vascular secundário.
**raio do floema.** Parte do raio vascular localizado no floema secundário.
**raio heterocelular.** Raio no tecido vascular secundário constituído por mais do que um tipo de células: nas eudicotiledóneas, células de isolamento e também células de contacto e nas gimnospérmicas, células de parênquima e traqueídeos do raio.
**raio homocelular.** raio no tecido vascular secundário constituído por células de um único tipo; em eudicotiledóneas, ou só células de isolamento (procumbentes) ou só células de contacto e nas gimnospérmicas, apenas por células do parênquima radial.
**raio medular.** Região interfascicular do caule.
**raio multisseriado:** raio no tecido vascular secundário com mais de duas células de largura.
**raio unisseriado:** raio da largura de uma única célula.
**raio parenquimatoso:** Porção do raio vascular que atravessa o parênquima.
**raio vascular.** Raio que atravessa o xilema ou floema secundários.
**raio xilémico.** porção do raio vascular localizada no xilema secundário.
**raiz contráctil.** Raiz que sofre contracções durante algum tempo de seu desenvolvimento, ocasionando, mudança de posição das porções caulinares em relação ao solo. Ocorre sobretudo nas plantas bolbosas e visa contrariar a tendência que os bolbos teriam de emergir do solo ao desenvolverem-se.
**raiz lateral:** Raiz que tem origina numa outra mais velha. Também designada raiz secundária no caso em que a mais velha corresponde à raiz primária (pivotante).
**raiz primária ou pivotante.** A primeira raiz ou raiz primária, formada directamente a partir da radícula do embrião.
**rebento**. Os ramos novos ainda herbáceos de uma planta vivaz formados a partir da gema.
**rectinérveo***: q*ue tem nervuras longitudinais, rectas e subparalelas em grande extensão.
**rediferenciação**. Diferenciação reversiva de uma célula ou de um tecido maduro e subsequente diferenciação num outro tipo de célula ou tecido. Trata-se no fundo de uma alteração notável na diferenciação de um tecido maduro que inverte o sentido da sua diferenciação para se vir a diferenciar num outro tecido.
**região de transição (colo).** Apenas no corpo primário da planta, a região na qual as estruturas contrastantes da raiz e do caule se unem. Trata-se do colo que possui características de transição que permitam garantir a continuidade entre os feixes simples e alterno e o metaxilema endarco na raiz com os feixes duplos colaterais e o metaxilema exarco no caule.
**região interfascicular ou raio medular.** Geralmente corresponde ao parênquima localizado entre cada dois feixes vasculares no caule.
**região ou zona perimedular**. Região periférica da medula. Também designada nos casos em que é discernível por **bainha medular.**
**retículo**. Rede formada pelas ramificações de nervuras mais ou menos salientes; refere-se geralmente às folhas.
**rexigéneo.** Ver espaço intercelular.
**ritidoma *ou casca seca.*** Parte da casca das árvores e arbustos, formada por tecidos mortos, mais ou menos rugosa e fendida e que se destaca de formas diversas.
**rizoderme**. Epiderme da raiz. Termo utilizado para expressar a opinião segundo a qual a epiderme da raiz não é homóloga à do caule e órgãos aéreos em geral.
**roseta**. Conjunto de folhas inseridas em entrenós muito aproximados resultando numa disposição radial; são muitas vezes basais, ou seja, dispõe-se na base do caule da planta.
**ruminado**. Diz-se do albúmen que não é limitado por uma superfície contínua, mas se encontra penetrado irregularmente pelo tegumento.

**saco embrionário:** pequeno corpo elíptico que se encontra no interior do óvulo e que constitui o gametófito feminino nas angiospérmicas.
**saco polínico:** estrutura que contem o pólen; geralmente quatro nas angiospérmicas que usualmente se fundem duas a duas formando duas tecas ou lóculos das anteras.
**secreção**. Separação duma dada substância do protoplasma que a produziu. Nem sempre é possível distinguir secreção de excreção. Ver excreção.
**secreção intracelular**. O produto de secreção permanece no interior da célula em compartimento delimitado por uma membrana.
**secreção extra-celular**. Os produtos de secreção são lançados para o exterior da célula, seja para os espaços intercelulares (secreção extra-celular endógena) seja para o exterior da planta (secreção extra-celular exógena).
**secundina**. O tegumento interno dos óvulos que possuem dois tegumentos.
**segmento**. Cada uma das partes em que um todo se divide. Aplica-se, particularmente, quando a divisão é profunda (caso das folhas partidas e sectas), reservando-se o termo de lobo quando a divisão o é menos.
**seiva**. Líquido nutritivo que circula no xilema e floema.
**seiva bruta**: solução de substâncias minerais e que circula no xilema.
**seiva elaborada**: solução de substâncias orgânicas

que circula no floema.
**semente***: unidade de dispersão da espécie* exclusiva dos espermatófitos, constituída pelo embrião em estado de dormência e, por vezes, tecido nutritivo envolvidos por um revestimento mais ou menos espesso. Resulta do desenvolvimento do óvulo após a fecundação e, nas angiospérmicas, está encerrada no fruto.
**semente exalbuminada.** Semente sem endosperma, quando madura, como acontece nas leguminosas.
**sifonostela**. Estela (cilindro central) em que o sistema vascular forma um cilindro contínuo, sem lacunas foliares, oco; ou seja, a região central apresenta-se preenchida com parênquima (medula).
**sifonostela anfiflóica.** Estela contínua, sem lacunas foliares, que apresenta medula e duas regiões de floema, uma externa ao xilema outra interna.
**sifonostela ectoflóica.** Estela continua, sem lacunas foliares, que apresenta medula e apenas uma região de floema, em posição exterior ao xilema.
**simplasto**: Conjunto de protoplasma de todas as células, limitado pelo plasmalema e que forma um sistema contínuo devido ás conexões citoplasmáticas intercelulares (plasmodesmata) que atravessam as paredes celulares. O transporte da seiva elaborada pelos elementos crivosos do floema á considerado transporte simplástico.
**sistema axial ou longitudinal (vertical)**: No tecido vascular secundário; todas as células derivadas das iniciais cambiais fusiformes e orientadas no sentido longitudinal do eixo, caule ou raiz.
**sistema dérmico ou de revestimento:** camada exterior do corpo da planta com função de protecção dos tecidos localizados no interior dos órgãos. Inclui tecidos de protecção como a epiderme ou a periderme.
**sistema de tecidos.** Conjunto de tecidos de uma planta ou de um dos seus órgãos, organizados, estrutural e funcionalmente numa unidade. Reconhecem-se normalmente três tipos de sistemas de tecidos: o dérmico, o vascular e o fundamental.
**sistema fundamental:** Conjunto dos tecidos fundamentais: parênquimas, colênquima e esclerênquima.
**sistema radial (horizontal):** É o termo aplicado a todos os raios no xilema e no floema secundários; as células dos raios derivam das iniciais radiais do câmbio.
**sistema vascular (fascicular):** conjunto dos tecidos vasculares de um dado órgão vegetal ou planta. Contrariamente ao cilindro vascular, cilindro central ou estela, não inclui tecidos fundamentais.
**solenostela**. O tipo mais elementar e primitivo de sifonostela. É anfiflóica e contínua.
**súber** ou **felema**. Tecido secundário de células mortas na maturação, suberizadas, situado à periferia de caules e raízes, com função de protecção mecânica e impermeabilização; formado pela actividade centrípeta do meristema subero-felodérmico ou felogéneo.
**súber de cicatrização.** Ver periderme de cicatrização.
**súber estratificado.** Tecido de protecção encontrado nalgumas monocotiledóneas lenhosas. As células com súber ocorrem em fiadas radiais, cada qual, constituída por várias células de espessura, mas todas derivadas de uma mesma célula.
**súber interxilémico ou interxilemático.** Súber que se desenvolve excepcionalmente entre os elementos do tecido xilémico.
**suberina**: Material lipídico, impermeável, encontrado nas paredes celulares do súber e nos espessamentos de Caspary da endoderme das eudicotiledóneas.
**suberização:** Processo de impregnação com lamelas de suberina das paredes celulares e que vem a provocar a impermeabilização e morte das células.
**substâncias ergásticas:** neoformações produzidas pela própria célula, como certas inclusões citoplasmáticas, cristais de oxalato; grânulos de amido; gotículas de gordura; cristalóides de proteína, …etc. Ocorrem no citoplasma, vacúolos e paredes celulares.
**substâncias pécticas:** Grupo de hidratos de carbono complexos, altamente hidrofílicos e derivados do ácido poligalacturónico. Ocorrem em três tipos principais: protopectina, pectina e ácido péctico. Constituinte principal da substância intercelular ou lamela média. Também presente nas paredes celulares.
**suculento**. Diz-se das plantas ou partes destas que, devido à abundância de sucos, são muito espessas e carnudas.
**superfície estigmática**. Extremidade do pistilo das angiospérmicas, provida em geral de tecido secretor para promover a adesão dos grãos de pólen e facilitar a emissão do tubo polínico.

**talófitos**: Termo anteriormente usado para designar algas, fungos e líquenes. Caiu totalmente em desuso.
**tampão de mucilagem.** Acumulação de mucilagem numa área crivosa. Forma-se, aparentemente, como resposta ao seccionamento do floema.
**taninos**. grupo heterogéneo de derivados fenólicos fortemente adstringentes. Relativamente frequentes nas plantas, são usados em curtumes, tingimento e preparação de tintas.
**tecido**: conjunto de células normalmente com origem comum, iguais ou diferentes entre si, separadas ou não por espaços intercelulares com desenvolvimento variável, e que cooperam na realização de uma determinada função num organismo multicelular. Certos tecidos podem desempenhar **funções múltiplas**, como é o caso, por exemplo do xilema.
**tecido cicatricial ou de cicatrização.** Constituído por células necrosadas em consequência de ferimentos e células subjacentes impregnadas de substâncias protectoras.
**tecido complementar ou de enchimento** – células produzidas para o exterior pela felogene da lentícula e que provocam a ruptura da epiderme, fazendo sobressair acima do seu nível a massa de células complementares da lentícula.
**tecido complexo**: aquele que é constituído por

dois ou mais tipos células diferentes, caso do xilema e do floema.
**tecido condutor.** Ver tecido vascular.
**tecido de suporte ou sustentação.** Refere-se ao tecido composto de células com paredes mais ou menos espessas, primárias (colênquima) ou secundárias (esclerênquima), que conferem resistência ao corpo da planta. Também se diz que se trata de tecidos com uma função essencialmente mecânica de suporte.
**tecido de transfusão.** Nas folhas de gimnospérmicas; tecido envolvente ou possivelmente associado ao feixe vascular, composto de traqueídeos e células parenquimatosas vivas. Tem-lhe sido atribuída a função de transporte a curtas distâncias e a acumulação de reservas.
**tecido de transfusão acessório.** tecido de transfusão que pode ser encontrado no mesófilo foliar de certas gimnospérmicas, ao contrário de estar associado ao feixe vascular.
**tecido definitivo, adulto, maduro ou diferenciado.** Todos os tecidos vegetais à excepção dos meristemas que são os únicos que se apresentam indiferenciados.
**tecido dérmico.** Tecido de revestimento das plantas ou seja, epiderme, exoderme e periderme.
**tecido estigmóide, transmissor ou condutor.** Tecido que estabelece a conexão entre o estigma e o interior do ovário estando intimamente ligado ao desenvolvimento do tubo polínico.
**tecido frouxo**: tecido pulverulento, de células arredondadas que deixam entre si espaços vazios e cujas paredes nem sempre suberizam. É originado pela felogene por cima dos estomas em vez de produzir típicas células suberosas intimamente soldadas entre si. Existe em correspondência com as lenticelas.
**tecido fundamental.** Um dos tecidos constituintes do sistema fundamental
**tecido mecânico**. Conjunto de tecidos com função essencialmente mecânica, seja de transporte (xilema, floema) seja de suporte (colênquima, esclerênquima).
**tecido meristemático ou indiferenciado.** Ver meristema.
**tecido pró-vascular.** Ver procâmbio.
**tecidos simples** aquele que é constituído por células todas semelhantes, como é o caso dos parênquimas.
**tecidos secretores:** conjuntamente com os parênquimas formam os tecidos essencialmente elaboradores. Subdividem-se em epidérmicos ou externos, internos e laticíferos.
**tecido vascular.** cada um ou ambos os tecidos vasculares, xilema e floema.
**tecido vascular primário.** Tecido vascular (xilema e floema primário) que se diferencia a partir do procâmbio durante o crescimento primário e que faz parte do corpo primário da planta. Menos complexo que o tecido vascular secundário pois apenas se apresenta diferenciado nos sistema axial (longitudinal)
**tecidos vasculares secundários.** Tecidos vasculares (xilema e floema secundários) originados pelo câmbio vascular durante o crescimento secundário, e que fazem parte do corpo secundário da planta. Muito complexos pois apresentam-se diferenciados nos sistemas axial e radial.
**tégmen**. Camada mais interna do tegumento da semente
**tegumento da semente:** casca da semente resultante do desenvolvimento dos tegumentos do óvulo, normalmente dois, o mais externo, primina que origina a testa da semente e o mais interno a secundina, que origina a camada mais interna do tegumento da semente, o tégmen. Importa notar que enquanto nalgumas eudicotiledóneas a principal camada de tecido mecânico está presente no tégmen noutras eudicotiledóneas é a testa que desempenha as funções de protecção.
**testa:** Camada mais externa do tegumento da semente
**tetrarca**. Na raiz primária existem quatro feixes ou pólos de xilema e outros tantos de floema. As raízes diarcas, triarcas e tetrarcas são características das eudicotiledóneas.
**tilo**: Protuberâncias em forma de balões, que crescem à partir de uma célula do parênquima axial ou radial, para o lúmen dos vasos lenhosos, atravessando as pontuações daqueles e levando ao seu entupimento e consequente perda de funcionalidade do xilema secundário. Os tilos formam-se também nos vasos lenhoso nas zonas de abscisão foliar e como resposta a lesões.
**tilose**. Formação de tilos.
**tipos de estomas**. Existem várias classificações mas em todo o caso são inúmeros os tipos principais de estomas (anomocítico, anisocítico, diacítico, paracítico, actinocítico, tetracítico, ciclocítico, hemiparacítico e hexacítico). Eles têm sido aplicação à taxonomia de alguns grupos vegetais.
**tonoplasto**: Membrana lipoproteica que envolve o vacúolo nas células vegetais. Também chamado membrana do vacúolo.
**Torus ou toro** - Na pontuação areolada, parte central espessada da membrana de pontuação. É constituída pela lamela média e por duas paredes primárias.
**totipotencialidade**: capacidade de expressar todas as potencialidades genéticas do indivíduo. O zigoto é uma das células que exibe sempre totipotencialidade.
**traço cotiledonar.** Traço foliar do cotilédone localizado no hipocótilo.
**traço rameal ou do ramo.** Feixe vascular do tronco principal que diverge para o ramo estabelecendo a completa interconexão com o tecido vascular do ramo. Ao traço rameal está normalmente associada uma lacuna rameal.
**traço foliar.** Feixe vascular do caule que diverge para a folha estabelecendo a completa interconexão com os tecidos vasculares daquela. A folha pode possuir um ou mais traços. Algumas vezes todo o complexo de traços foliares é

denominado traço foliar. Aos traços foliares estão normalmente associadas lacunas foliares.
**transpiração:** Saída de água da planta, na forma de vapor, através dos estomas ou da cutícula.
**traqueídeo ou traqueído:** Elemento traqueal do xilema, normalmente alongado e desprovido de perfurações (apenas possuem pontuações), em contraste com os elementos dos vasos lenhosos. Pode ocorrer no xilema primário e secundário e apresentar qualquer tipo de espessamento parietal secundário encontrado nos elementos traqueais. Constituem o tipo menos evoluído e menos eficaz no transporte da seiva bruta sendo o único tipo de elemento traqueal que está presente nas gimnospérmicas e pteridófitos. A circulação da seiva bruta faz-se essencialmente através de pontuações areoladas.
**traqueído paratraqueais:** apresentam-se agrupados na vizinhança dos vasos sendo geralmente mais longos que os traqueídos vasculares.
**traqueídos vasculares:** dispõem-se em fiadas longitudinais. Em relação aos elementos dos vasos são geralmente mais longos, têm um menor diâmetro e não apresentem perfurações, mas apenas pontuações.
**transporte apoplástico**: ver apoplasto.
**transporte simplástico**: ver simplasto.
**traqueídeo axial (longitudinal).** Que ocorre no sistema axial do lenho; contrastando com o traqueído do raio.
**traqueído de transfusão.** Que ocorre no tecido de transfusão das gimnospérmicas.
**traqueídeo radial.** Aquele que faz parte de um raio como acontece nas gimnospérmicas.
**triarca**. Na raiz primária existem três feixes ou pólos de xilema e outros tantos de floema. As raízes diarcas, triarcas e tetrarcas são características das eudicotiledóneas.
**tricoblastos**: células radiculares que originam os pêlos radiculares.
**tricoma**. Protuberância da epiderme, com forma, tamanho e funções variáveis. Incluem sobretudo pêlos e escamas.
**tricoesclerito**: esclerito muito alongados, a sua forma fazendo lembrar pêlos, por vezes ramificados. Típicos de folhas de arbustos mediterrânicos e de xerófitos de folhas rígidas.
**tubo crivoso**. Ver elemento do tubo crivoso.
**túnica**. Na interpretação da organização e funcionamento do meristema apical do caule corresponde à camada ou camadas de células periféricas que se dividem preferencialmente no sentido anticlinal para promoverem um aumento da superfície. A túnica forma um manto que envolve o corpo ou corpus.

**unicaule**. Com um só caule. Opõe-se a multicaule.
**unifacial ou equifacial**. Ver folha unifacial
**uninérveo**. Com uma só, ou aparentemente uma só, nervura.
**unisseriado**. Que apresenta uma única célula de espessura.
**urticante**. Diz-se de pêlos ou sedas com parede mineralizada e quebradiça no ápice, os quais segregam um líquido irritante que injectam quando o ápice se quebra.

**vacúolo**: Cavidade existente na massa citoplasma, em geral, opticamente vazia, mas que, na verdade se encontra preenchida com suco celular.
**vascular**: Relativo aos tecidos condutores ou de transporte. Diz-se também da planta que possui xilema e floema.
**vaso lenhoso**: tipo mais evoluído de elemento traqueal por onde circula a seiva bruta apenas nas angiospérmicas. Constituídos por uma série tubular de elementos de vaso cujas paredes de topo possuem perfurações, apresentam lúmen vazio, e estão dispostas topo a topo em fiadas longitudinais.
**vasos não articulados ou apocíticos.** Laticíferos originados pelo rápido alongamento de células embrionais que se desenvolvem numa estrutura cenocítica, ou seja, em que se dão sucessivas divisões dos núcleos sem formação das correspondentes paredes celulares. A localização e o grau de ramificação dos vasos apocíticos, é muito variável.
**vasos articulados ou simplásticos.** Laticíferos formados por fiadas de células nas quais as paredes celulares entre células contíguas se encontram parcial ou completamente removidas.
**vasotraqueídeos**: elementos condutores assim designados por alguns investigadores por aparentemente constituírem formas de transição entre os vasos e os traqueídos típicos
**velame**. Epiderme múltipla ou multisseriada que cobre as raízes aéreas (epígeas) de algumas orquídeas e aráceas epifíticas tropicais. As suas células apresentam paredes espessadas e numa fase adiantado do seu desenvolvimento, acabam por encher-se de ar, o que confere às raízes um brilho argênteo. O velame funciona como tecido protector, mas sobretudo como reservatório de água. Pode ocorrer, embora muito mais raramente, em raízes subterrâneas.
**vesícula aquosa.** Um dos tipos de tricoma. Célula epidérmica aumentada, rica de conteúdo aquoso.
**vesícula**. Pequena empola ou bolha repleta de gás ou líquido.
**viloso**. Provido de pêlos longos, macios, direitos ou sinuosos, não muito densos, patentes ou subpatentes e não entrecruzados.
**virescente**. Que passa de corado ou branco a verde; que se torna verde.
***viscoso.*** Glutinoso, pegajoso.
**vivíparo**. Aplica-se à planta que produz órgãos de multiplicação vegetativa, tais como, bolbilhos, gemas adventícias, etc., ou sementes que se desenvolvem antes da dispersão, enquanto ainda ligadas à planta-mãe.
**xerófito**. Planta adaptada morfologicamente e, ou, fisiologicamente à vida em ambientes secos, que consegue, portanto, sobreviver com pequenas quantidades de água. O contrário de higrófito ou hidrófito.
**xeromórfico.** Que apresenta características

anatómicas e/ou da morfologia externa típicas das plantas xerófitas, adaptadas aos habitats secos.
**xilema, lenho, madeira ou hadroma**. tecido heterogéneo, complexo, com uma função essencialmente de transporte ascendente e apoplástico da seiva bruta. É caracterizado pela presença sempre de elementos traqueais, a que se juntam normalmente outros elementos em maior ou menor abundância, esclerênquima, parênquima, tecido secretor. O xilema desempenha também uma importante função de suporte, especialmente o xilema secundário (lenho ou madeira) e de armazenamento de reservas devido à presença de células parenquimatosas. No caule tanto o xilema primário como o secundário têm formação centrífuga. Na raiz, enquanto o xilema primário é de formação centrípeta o xilema secundário é de formação centrífuga.
As denominações lenho e madeiras devem ser reservadas par o xilema secundário.
**xilema primário**. ver tecido vascular primário.
**xilema secundário:** faz parte do tecido vascular secundário. O xilema secundário é de formação centrífuga mas resulta da actividade cambial centrípeta. Ele é homogéneo nas gimnospérmicas e heterogéneo nas angiospérmicas.
**xilotomia.** Anatomia do xilema ou lenho.

**zigoto**: Célula diplóide (2n) resultante da fusão dos gâmetas, masculino e feminino.
**zona cambial.** Conjunto das iniciais cambiais e das células-mãe derivadas que formam uma ou várias camadas contíguas ainda não diferenciadas, localizadas para o exterior em direcção ao floema secundário e para o interior em direcção ao xilema secundário.
**zona conchóide:** camadas celulares paralelas, encurvadas, com a forma geral de uma concha e que se localizam nos primórdios de gemas axilares. Resulta da divisão celular regular ao longo dos limites proximais do primórdio.
**zona de abscisão ou abcisão**: localizada na base da folha, fruto, flor ou outra parte da planta que contenha as camadas de abscisão e de protecção, as quais desempenham um papel importantíssimo aquando da separação daquelas partes do corpo da planta.
**zona de transição.** No meristema apical; zona de células que se dividem, dispostas de modo regular nas proximidades da periferia interna do promeristema, ou, mais especificamente, da célula-mãe central.

# BIBLIOGRAFIA


Ahmad I, Pichtel J & Hayat S, 2008 - *Plant-Bacteria Interactions: Strategies and Techniques to Promote Plant Growth* - Wiley-Verlag

Ainsworth, C. C., 2005 – *Sex Determination in Plants* – Bios Scientific Pub. Limited

2006 – *Flowering and its Manipulation* - Blackwell Publishing

Amâncio S & Stulen I, (Eds) 2004 – *Nitrogen Acquisition and Assimilation in Higher Plants* – Kluwer Pub.

Andre J-P, 2005 - *Vascular Organization of Angiosperms: A New Vision* - Science Publishers, Inc

Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S. M. (Eds) 2006 – *Anatomia Vegetal* – Univ. Fed. Viçosa

Baas, P. (Ed.), 1982 - *New perspectives in Wood Anatomy* - Martinus Nijhoff, The Hague.

Barlow, P.W. & Carr, D.J., 1984 - *Positional Controls in Plant Development* - Cambridge Univ. Press

Beck C B, 2009 - *An Introduction to Plant Structure and Development* - Cambridge University Press

Beeckman, T, 2010 (Ed) - *Root Development* - Blackwell Publishing

Bell P R & Hemsley A R, *2000 - Green Plants : Their Origin and Diversity* - Cambridge University Press

Bell A. D. & and Bryan A. , 2008 - *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology* - Oxford University Press

Bendre, A. M. & Kumar, A., 2009 – *A Text Book of Practical Botany* -1 - Rastogi Publications, India

2010 – *A Text Book of Practical Botany* -2 - Rastogi Publications, India

Bojnansky, V & Fargasová, A, 2007 – *Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora* - Springer-Verlag.

Boesewinkel, F.D. & Bouman, F., 1984 - The Seed: Structure. In *Embryology of Angiosperms*, Ed.
Johri et al., 567-610 - Springer-Verlag, N. York.

Bowes B G & Mauseth J D, 2009 - *Plant Structure: a Colour Guide* - Jones & Bartlett Publishers

Bracegirdle, B. & Miles, P. H. M., 1975 - *Atlas de Estructura Vegetal* - Paraninfo, Madrid.

Bradford, K J. & Nonogaki, H (Ed) 2007 - *Seed Development, Dormancy and Germination* - Blackwell Pub.

Buvat, R., 1989 - *Ontogeny, Cell Differentiation and Structure of Vascular Plants* - Springer-Verlag, N York

Camefort, H., 1997 - *Morphologie des Vegetaux Vasculaires* - Doin, Editeurs, Paris.

Camefort, H. & Boué, H., 1980 - *Reproduction et Biologie des Végétaux Supérieurs* - Doin Ed, Paris.

Campbell, N A. & Recce, J B., 2005 – *Biology* - Benjamin Cummings

Carlquist S J, *2001 – Comparative Wood Anatomy: Systematis, Ecological and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood* - Springer-Verlag

Chalk, L., 1989 - Wood Anatomy, Phylogeny and Taxonomy. In *Anatomy of the Dicotyledons*, Ed. Cook, E. R.
(Ed) 2010 – *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences* - Springer-Verlag.

Chavan, R.R. & Ahah, J.J., 1983 - Statistical approach for the understanding of secondary phloem in 125 tropical dicotyledons - *Proc. Indian Nat. Sci. Acad. , Biol. Sci.*, 49, 28-36.

Clegg, C. J. & Cox, G., 1980 - *Anatomy and Activities of Plants* - John Murray, London.

Clowes, F. A. L., 1957 - Chiomeras and Meristems - *Heredity*, 11, 141-148.

1972 - *The Morphogenesis of the Shoot Apex* - Oxford Biology Readers 23, Oxford U Press

Corner, E.J.H, 1976 - The Seeds of Dicotyledons - Cambridge Univ. Press

Cutler D, Stevenson D & Botha T, 2008 - *Plant Anatomy: An Applied Approach* - John Wiley & Sons

Cutter E G, 1986 – *Anatomia Vegetal: Parte I, Células e Tecidos* – Roca Ed

1987 – *Anatomia Vegetal: Parte II, Órgãos, Experimentos e Interpretação* – Roca Ed

Dale, J.E. & Milthorpe, F. L., (Eds.), 1983 -*The Development and Functioning of Leaves* – Cambridge U Press

Den Oouter, R.W., 1983 - Comparative study of the secondary phloem of some dicotyledons - *Acta Bot. Neerl.*, 32, 29-38.

Dickison, W C, 2000 - *Integrative Plant Anatomy* - Elsevier Science & Technology

Dormer, K.J., 1972 - *Shoot Organization in Vascular Plants* - Chapman and Hall, London.

Eames *A J, 2003* - Morphology of the Angiosperms - Textbook Publishers

Esau, K., 2002 - *Anatomia das plantas com Semente* - Edgard Blucher Lda. São Paulo.

Evert R F & Eichhorn S E, 2006 – *Esau Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body* - John Wiley & Sons

Fahn, A., 1990 - *Plant Anatomy* - Pergamon, Oxford.

Fenner, M & Thompson, K T, 2005 - *The Ecology of Seeds* - Cambridge University Press, New York

Ferri M G, 1999 -*Botânica - Morfologia Interna das Plantas (Anatomia)* – Nobel, S. Paulo

Fink S, 1999 - *Pathological and Regenerative Plant Anatomy* - Gebruder Borntraeger

Font Quer, P., 1979 - *Dicionário de Botânica* - Editorial Labor, Madrid.

Forget, P-M, Lambert, J. E., Hulme, P. E, & Wall S. B. V, 2002 – *Seed Fate – Predation, Dispersal and Seedling Establishment* – CADI Publishing

Fowden L, Mansfield T A & Stoddart J L, 1993 - *Plant adaptation to environmental stress* - Chapman & Hall

Galston, A.W., 1994 - *Life Processes of Plants* - Scientific American Library, N York

Gan, S (Ed) 2007 – *Senescence Processes in Plants* – Blackwell Publishing.
Gartner, B. L. (Ed.) 1995 – *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* – Academic Press
Gemmel, A.R., 1977 - *Anatomia do Vegetal em Desenvolvimento* - Editora Univ. de S. Paulo.
Gibson A C, 1996 - *Structure-Function Relations of Warm Desert Plants* – Springer-Verlag
Gifford, E. M. & Foster, A. S., 1989 - *Morphology and Evolution of Vascular Plants*,- W. H. Freeman & Company, N York.
Good R, *2003 - Features of Evolution in the Flowering Plants* - Textbook Publishers
Gould, F.W. & Shaw, R.B., 1983 - *Grass Systematics* - Texas A&M University Press, Texas.
Gregory P J, 2006 - *Plant Roots: Growth, Activity and Interactions with the Soil* - Wiley-Blackwell
Hallahan, D. L. & Gray, J. C. , 2000 – Plant Trichomes – Academic Press.
Henslow J S, 2009 - *A Dictionary of Botanical Terms* - Cambridge University Press
Hesse, M., Halbritter, H., Zetter, R., Weber, M., Bucchner, R., Frosch-Radivo A. & Ulrich, S, 2009 – *Pollen Terminology; An Illustrated Handbook* – Springer-Verlag.
Holbrook N. M & Zwieniecki M A (Ed), 2005 - *Vascular Transport in Plants* - Elsevier Academic Press
Hough R B, 2009 - *The Wood Book* -Taschen & Royal Botanic Gardens
Hughes, M. K, Swetnam, T. W. & Diaz, H. F. (Eds) 2007 – *Dendroclimatology: Progress and Prospects* – Springer-Verlag
Ingrouille *M J &* Eddie *B, 2006 - Plants : Diversity and Evolution* - Cambridge University Press
Iwatsuki *K &* Raven *P H, 1998 - Evolution and Diversification of Land Plants* - Springer-Verlag
Jenks, M. A & Wood, A. J, 2007 – *Plant Desiccation Tolerance* – Blackell Publishing
Johri, B.M., 1984 - *Embryology of Angiosperms* - Springer-Verlag, N. York.
Khan A, 2002 - *Plant Anatomy and Physiology* - Kalpaz Publications, India
Kirkham, M. B. 2005 -*Principles of Soil and Plant Water Relations* - Elsevier Academic Press
Koltai, H & Kapulnik, Y (Eds), 2010 - *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* - Springer-Verlag
Langenheim, J. H, 2003 – *Plant Resisns* – Timber Press, Cambridge.
Lersten N R, 2006 - *Flowering Plant Embryology* - John Wiley & Sons
Lesyer O *&* Day *S, 2003 - Mechanisms in Plant Development* - John Wiley & Sons
Lindon F J C, Abrantes A C S & Gomes H P, 2001 - *Anatomia e Morfologia Externa das Plantas Superiores* – Lidel
MacAdam J W, 2009 - *Structure and Function of Plants* - Wiley-Blackwell
Mcmanus, M T & Veit, B E, 2002 (Eds)- *Meristematic Tissues in Plant Growth and Development* - Sheffield Academic Press
Newman, I.V., 1965 - Pattern in meristems of vascular plants - *Phytomorphology*, **6**, 1-19.
Peterson R. L, Massicotte H B. & Melville L H, 2004 - *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology* – Cabi Pub.
Mauseth, J. D. 2003 - *Botany: An Introduction to Plant Biology* - Jones and Bartlett Pub.
2008 - *Plant Anatomy* - Jones and Bartlett Pub.
Metcalfe, C. R., 1960-72 - *Anatomy of the Monocotyledons*, vols. I-VI - Clarendon Press, Oxford.
Metcalfe, C. R. & Chalk, L., (Eds), 1989 - *Anatomy of the Dicotyledons*, vols I e II - Oxford Univ. Press
Minelli, A. & Fusco, G, 2008 – *Evolving Pathways – Key Themes in Evolutionary Developmental Biology* – Cambridge Univ. Press
Moreira, I., 1993 - *Histologia Vegetal* - Didáctica Editora. Lisboa.
Morison J I L & Morecroft M D (Editors) 2006 - *Plant Growth and Climate Change*- John Wiley & Sons
Mukerji, K G, Manoharachary, C & Singh, J (Eds.) 2006 - *Microbial Activity in the Rhizosphere* - Springer-Verlag
Nels R. L, 2006 - *Flowering Plant Embryology* - John Wiley & Sons
Nicolás, G., Bradford K.J., Côme D. & Pritchard H.W. (Eds) 2002 – *The Biology of Seeds: Recent Research Advances* - CABI Publishing
O´Brien, T.P. & Mccully, M.E., 1981 - *The study of Plant Structure: Principles and Selected Methods* - Termacarphi, Melbourne.
Ogura, Y., 1972 - *Comparative Anatomy of Vegetative Organs of the Pteridophytes* - Gebruder Borntraeger.
Oliveira, J.N.B, 1991 - *Aspectos Pouco Comuns da Morfologia das Plantas Superiores* – Univ Açores, Ponta Delgada.
Pallardy, S G., 2008 - *Physiology of Woody Plants* – Elsevier Pub.
Peterson, R. L., Massicote, H. B. & Melville, L. H, 2004 – *Mycorrhizas: Anatomy and Cell Biology* – Cabi Pub.
Pinto I S & Antunes T, 2006 - *Botânica - A Passagem à Vida Terrestre* - Lidel
Pjil, L. Van Der., 1982 *Principies of Seed Dispersal in Higher Plants* - Springer-Verlag.
Pugnaire, F I. & Valladares, F, 2007 - *Functional Plant Ecology* - CRC Press
Rajan S S, 2000 - *Practical Manual of Plant Anatomy and Embryology* - Anmol Publications Pvt.
Ranker, T. A. & Haufler, C. H. (Eds) 2008 – *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes* - Cambridge University Press
Roland,D.J. & Roland, F, 1977 - *Atlas of Flowering Plant Structure.* Longman, New York
Raghavan, V., 1996 - *Molecular Embryology of Flowering Plants* - Cambridge University Press

Rand, P J,2001 - *Plant Biology* - IDG Books
Raven, PH., Evert, R.F & Eichhorn, S.E., 2004 – *Biology of Plants*- W H Freeman
Riederer M & Muller C (Editors) 2006 - *Biology of the Plant Cuticle* - John Wiley & Sons
Romberger J A, Hejnowicz Z, Hill *J F, 2004* - *Plant Structure: Function and Development* - Blackburn Press
Rose J K C (Editor), 2003 - *The Plant Cell Wall* - John Wiley & Sons
Roth, I., 1977- *Fruits of Angiosperms* – Gebrüder Borntraeger, Berlin
Rudall, P, 2007 - *Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development* -Cambridge Univ. Press
Rushforth S R. (Ed), 2008 - *A Photographic Atlas for the Botany Laboratory* – Morton Pub
Sage, R.F. & Monson, R. K. (Eds) 1999 – *C4 Plant Biology* – Academic Press
Schoonhoven L. M. , Van Loon, J. J. A. & Dicke M, 2005 - *Insect-Plant Biology* – Oxford Univ. Press.
Schweingruber, F H , 2007 - *Wood Structure and Environment* - Springer Verlag
Schweingruber, F H , Schulze *E D &* Borner *A* 2006 - *Atlas of Woody Plant Stems: Evolution, Structure, and Environmental Modifications* - Springer Verlag
Shaw, A.C., Lazell, S.K. & Foster, G.N., 1983 - *Photomicrographs of the Flowering Plants* – Longman, London.
Singh, H, 1978 - *Embryology of Gymnosperms* - Gebruder Borntraeger, Berlin.
Soltis, D. E., Leebens-Mack, J. H. & Soltis, P (Eds) 2006 – *Developmental Genetics of The Flower* - Elsevier
Speer, J. H., 2010 – *Fundamentals of The Ring Research* – Univ. Arizona Press
Spjut, R. W., 1994 – *A Systematic Treatment of Fruit Types* – The New York Botanical Garden
Srivastava, L, 2002 - *Plant Growth and Development* - Academic Press
Stace, C A, 1989 – Plant Taxonomy and Biosystematics – Edward Arnold
Starr, C.; Taggart, R., 2005 – *Plant Structure and Function* - Brooks/Cole
Steeves, T. A. & Sussex, I. M., 1989 - *Patterns in Plant Development* - Cambridge University Press.
Stern, K. R., Bidlack, J, & Jansky, S., 2010 – *Introductory Plant Biology* – McGraw-Hill Comp.
Stewart, W.N., 1983 - *Paleobotany and the Evolution of Plants* - Cambridge University Press.
Stidworthy J, 1990 - *Plants and Seeds (Through the Microscope)* - Gloucester Press
Stoler R E & Stoler B C, 2000 -*Plants: Evolution and Diversity* - Kendall/Hunt Publishing Company
Strasburger, E., Fitting,J., Sierp, A., Harde, R. & Firbas, F., 1994 - *Tratado de Botânica* - Ed Omega.
Taiz, L & Zeiger E., 2002 – *Plant Physiology* - Sinauer Associates
Thomas, P, 2004 – *Trees: Their Natural History* - Cambridge University Press.
Tomlinson, P.B., 1961 - *Anatomy of the Monocotyledons* - Clarendon Univ. Press.
1974 - Development of the stomatal complex as a taxonomic character in Monocotyledons - *Taxon*, 23, 109-128.
Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (Eds.), 1978 - *Tropical Trees as Living Systems* - Cambridge U Press.
Vaganov, E. A., Hughes, M. K. & Shashkin, A. V., 2006 – *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings* – Springer.Verlag.
Vasconcellos, J. C., & Coutinho, M. P., 1960 -*Noções sobre Anatomia das Plantas Superiores* - Dir. Geral dos Serviços Agrícolas, Lisboa.
Waisel Y, Eshel, A & Kafkafi, U (Eds), 2002 - *Plant Roots: The Hidden Half* – Marcel Dekker Inc.
Wareing, P. F. & Phillips, D.J., 1981 - *Growth and Differenciation in Plants* - Pergamon Press, Oxford.
White, R.A. & Dickison, W.C., (EDS.), 1984 - *Contemporary Problems in Plant Anatomy* – Academic Press, N. York.
Wilkinson, H.P., 1989 - The Plant Surface (Mainly Leaf). In *Anatomy of the Dicotyledons*, Ed.
Metcalfe, C. R., 1960-72 - *Anatomy of the Monocotyledons,* vols. I-VI - Clarendon Press, Oxford.
Metcalfe, C. R. & Chalk, L., (EDS.), 1989 - *Anatomy of the Dicotyledons,* vols I e II - Oxford University Press.
William, L, T., Krahulik, J.L. & Rollins, R., 1989 - Trichome Description and Classification. In *Anatomy of the Dicotyledons*, Ed. Metcalfe, C. R. & Chalk, L., 40-53 - Oxford Univ Press.
Willis K J & McElwain J C, 2002 - *The Evolution of Plants* - Oxford Univ Press
Woodward, *F I* , Shugart, *H H &* Smith, *T M (Eds) 1997* - *Plant Functional Types* - Cambridge Univ. Press
Zimmermann, M. H. & Brown, C. L., 1971 - *Trees: Structure and Function* -Springer-Verlag, Berlin.

**FICHA TÉCNICA:**

**TÍTULO: ANATOMIA DAS PLANTAS SUPERIORES**

**Autor: José Norberto Brandão Oliveira**

**Edição: O autor**

**Execução gráfica: COINGRA Lda**
**Parque Industrial de S. Miguel, lote 33 – 9600 Ribeira Seca**

**Tiragem : 100 exemplares**

**Deposito legal: 322602/11**

**ISBN: 978-989-97185-0-0**

**© 2011 José Norberto Brandão Oliveira**

**Todos os direitos reservados. Proibida a reprodução total ou parcial desta publicação sem prévia autorização do autor.**

**Apoios: Pereira, Oliveira & Filhos Ldª**