

2. Biologia das Plantas

Paula Bacelar Nicolau
Universidade Aberta, 2025

CC-BY-NC

Objetivos de aprendizagem

- Identificar a terminologia utilizada;
- Aprender as noções básicas da taxonomia das plantas;
- Distinguir e reconhecer a nível estrutural e funcional os diferentes tipos de células, tecidos e órgãos das plantas;
- Compreender os processos de absorção e transporte de água e sais minerais: mecanismos explicativos e função na planta;
- Compreender o processo de translocação da seiva floémica: mecanismos explicativos e função na planta;
- Compreender o processo de nutrição nas plantas. Macronutrientes e micronutrientes: definição e função. Adaptações das plantas para a captação do azoto;
- Inter-relacionar as funções de transporte e nutrição com estruturas morfológicas da planta;
- Reconhecer os principais tipos de hormonas vegetais e as suas funções,
- Reconhecer os principais tipos de tropismo e compreender a sua função no desenvolvimento da planta;
- Descrever os tipos de reprodução em plantas, especificamente em angiospérmicas.



Apesar da enorme diversidade de formas de vida na Terra, apenas um número limitado de organismos é capaz de capturar a energia luminosa proveniente do Sol e de a transformar em energia química. Estes organismos são bactérias fotossintéticas, algas e plantas; enquanto os dois primeiros tipos dominam os habitats aquáticos, as plantas dominam todas as comunidades terrestres, das florestas às estepes, dos terrenos agrícolas aos desertos. As plantas são a fonte primária de todo o nosso alimento, assim como muito do nosso vestuário, medicamentos e materiais de construção.

Os membros do reino Planta são organismos multicelulares, eucariotas que possuem paredes celulares ricas em celulose, cloroplastos que contêm clorofila *a* e *b* e carotenóides, e têm amido como o seu principal carboidrato de reserva.

Neste capítulo debruçamo-nos brevemente sobre as características dos diversos fila (ou alternativamente divisões do reino Planta), focando-nos nas diferenças a nível dos ciclos de vida, estrutura e fisiologia das plantas. Mais concretamente, estudaremos o grupo das angiospérmicas e as suas duas classes (monocotiledóneas e dicotiledóneas).

2.1 Diversidade das plantas: um resumo

As plantas, de acordo com o sistema de classificação adotado neste manual, estão agrupadas em 12 fila¹. Destes, os 3 fila estruturalmente mais simples são conjuntamente designados por *Plantas avasculares*², nos quais se incluem os musgos. Os membros dos restantes 9 fila são, conjuntamente, chamados *Plantas vasculares*³, e incluem - entre outros - os fetos, as coníferas e as plantas com flor (ver Tabela 2.1).

Plantas avasculares

As plantas avasculares denominavam-se no passado Briófitas. No entanto, são hoje agrupadas em 3 fila (Fig. 2.1): *Briophyta* (briófitos, comumente musgos), *Hepaticophyta* (hepatófitas) e *Anthocerotophyta* (antocerotófitas). São plantas comuns especialmente em zonas húmidas dos trópicos ou de regiões temperadas; em condições de humidade extremamente elevada podem crescer como epífitas⁴. No Ártico e no Antártico, os musgos são as plantas mais abundantes, tanto em número de indivíduos como em diversidade de espécies. Muitos musgos são capazes de sobreviver em condições de prolongada secura, no entanto necessitam de água para se reproduzirem sexualmente, bem como para o seu

¹ As plantas foram tradicionalmente agrupadas em *divisões*; o termo *filum*. (plural, *fila*) é uma alternativa aceite ao termo *divisão*, desde o Congresso Internacional de Botânica de 1993 (Greuter et al., 1994).

² Grupo de plantas que (para além de outras características) não possuem um tecido diferenciado e especializado no transporte de água e sais minerais ou no transporte de compostos orgânicos. *Plantas avasculares* por oposição a *plantas vasculares*.

³ *Vascular* (Latim, *vasculum*): canal ou ducto; no caso das plantas refere-se ao sistema de transporte. Tecido especializado no transporte de água e sais minerais (da raiz às zonas superiores da planta) ou de hidratos de carbono (dos órgãos fotossinteticamente activos ou armazenadores a toda a planta). Ver secção 2.3.

⁴ *Epífitas*: plantas que crescem sobre outras plantas.

crescimento e desenvolvimento. Muitos são plantas pioneiras, crescendo em rochas sem vegetação.

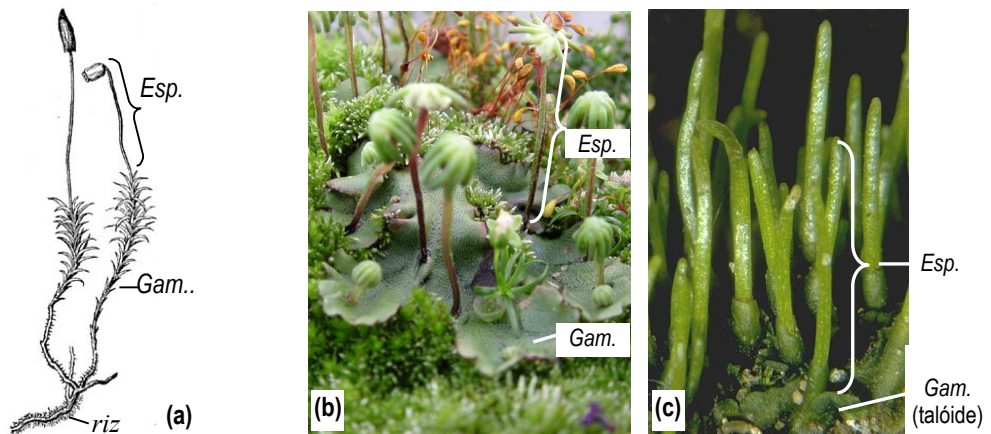


Figura 2.1 - Plantas avasculares: (a) filo *Briophyta*, (b) filo *Hepaticophyta* e (c) filo *Anthocerotophyta*. *Esp.* - esporófito, *Gam.* - gametófito, *riz* – rizoides (escalas não incluídas).

Os briófitos, hepatófitas e antocerotófitas são plantas de pequenas dimensões, raramente excedendo 2 cm de comprimento. As estruturas destas plantas que geralmente observamos são o gametófito do seu ciclo de vida. Em qualquer dos 3 fila de plantas avasculares, os esporófitos encontram-se fisicamente ligados aos gametófitos e dependem nutricionalmente destes (têm uma capacidade fotossintética limitada, quando existente). Alguns esporófitos estão completamente envolvidos por tecidos do gametófito, enquanto outros não.

Uma característica estrutural das plantas destes 3 fila é a presença de *rizoides*, que são pequenas extensões, constituídas por uma ou poucas células, e cuja função é a de ancorar a planta ao substrato.

As hepatófitas e antocerotófitas não possuem qualquer tecido vascular (como a designação "avasascular" indica), no entanto alguns musgos apresentam células especializadas no transporte de água (presentes no esporófito e por vezes também no gametófito). Alguns musgos possuem, adicionalmente, células especializadas no transporte de fotossintetizados. Este facto (entre outros, não descritos aqui), poderá apoiar a hipótese de que os briófitos e as plantas vasculares têm um ancestral comum, distinto daquele das hepatófitas e antocerotófitas.

Plantas vasculares

As plantas vasculares apareceram há cerca de 430 milhões de anos, no início do Período Silúrico. Em contraste com as plantas avasculares, são

caracterizadas por (i) formação de um esporófito independente e dominante no ciclo de vida da planta, (ii) presença de um sistema vascular de transporte (de seiva xilémica e seiva floémica; do qual resulta a designação de plantas vasculares), (iii) órgãos especializados - folhas, caules e raízes, (iv) presença de cutícula e estomas (de modo a impedir a dessecação, mas permitir as trocas gasosas), e (v) formação de sementes (na maioria dos casos).

As plantas sem semente

Os 4 fila de plantas vasculares menos evoluídos não formam sementes e são por isso denominados *plantas sem semente* (Tabela 2.1). De entre estes, salienta-se o filo *Pterophyta* (fetos; Fig. 2.2) que constitui o grupo mais numeroso de plantas sem semente. Os fetos têm esporófitos independentes e muito mais complexos do que os das plantas avasculares, apresentando um sistema vascular desenvolvido e raízes, caules e folhas bem diferenciadas. Em contraste com outras plantas vasculares mais evoluídas, e melhor adaptadas ao ambiente terrestre, os fetos produzem gâmetas flagelados, móveis, e necessitam de água para a ocorrência de fecundação (à semelhança dos musgos).

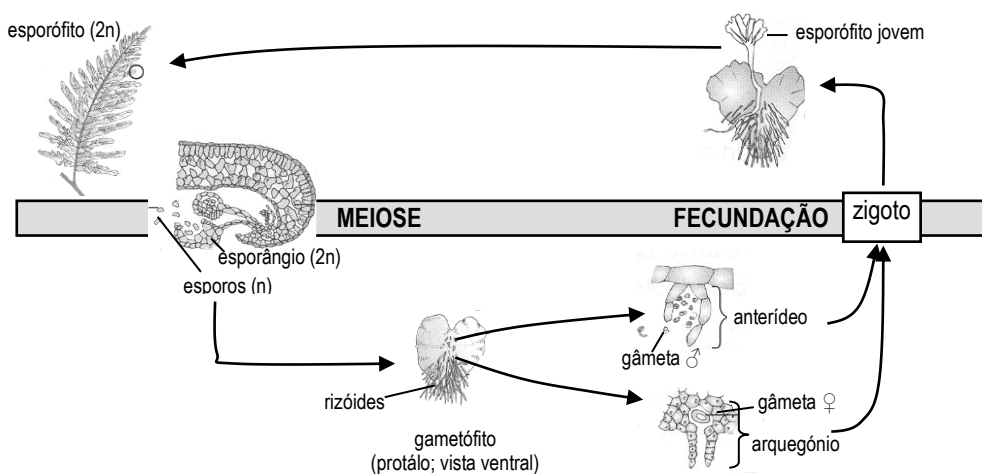


Figura 2.2 - Ciclo de vida do feto *Polypodium vulgare*. (5)

⁵ *Esporângio*: estrutura responsável pela formação dos gametófitos masculino e gametófitos femininos.

Anterídeo: órgão masculino que produz gametas masculinos (anterozóides) móveis.

Arquegônio: órgão multicelular feminino que produz um gameta feminino (oosfera) imóvel.

As plantas com semente

Nas plantas com semente o gametófito é dependente do esporófito, do ponto de vista nutritivo. Em 4 fila das plantas com semente (cicas, ginkgo, gnetófitas e coníferas), os gâmetas femininos (nos óvulos) encontram-se directamente expostos ao pólen durante a polinização⁶. Estas plantas são globalmente chamadas *gimnospérmicas* (Gr. *gymnos* + *sperma*, "nu +

⁶ Nas gimnospérmicas, a polinização é feita pelo vento: *polinização eólica*.

semente, ou semente nua"), dado os óvulos se encontrarem expostos em ovários abertos.

Na Figura 2.3 está esquematizado o ciclo de vida do pinheiro (*Pinus* sp.), membro do filo Coniferophyta, o grupo mais abundante e comum de gimnospérmicas.

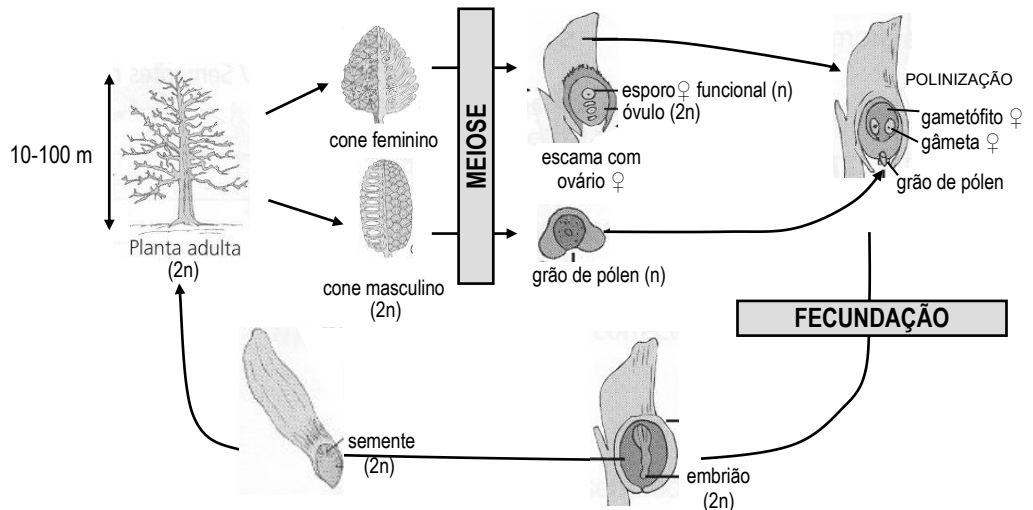


Figura 2.3 - Ciclo de vida do pinheiro (*Pinus* sp.), gimnospérmica do filo Coniferophyta.

As plantas com flor (filo *Anthophyta*) diferem das outras plantas com semente pelo facto de os gâmetas femininos se encontrarem envolvidos (e protegidos) por tecidos do esporófito, em estruturas denominadas *carpelos* (Fig. 2.4). Deste modo, a polinização é feita por um processo indirecto, em oposição à polinização directa nas plantas gimnospérmicas: os grãos de pólen das angiospérmicas aderem na porção superior do carpelo, o *estigma*, e germinam formando um tubo polínico que se estende ao longo do *estilete* até atingir o óvulo, no *ovário*. O ovário amadurece formando o *fruto*, que contém no seu interior o óvulo fecundado e posteriormente a semente. Por esta razão, as plantas com flor designam-se por plantas *angiospérmicas* (Gr. *angeion*, vaso + *sperma*, semente).

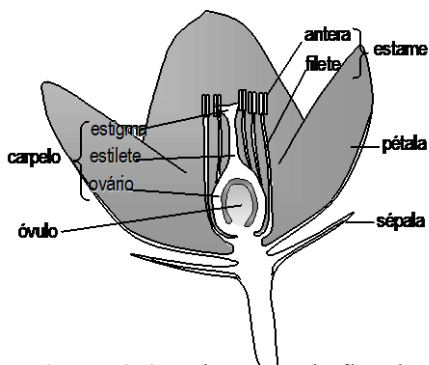
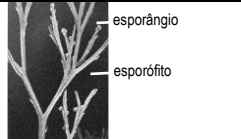

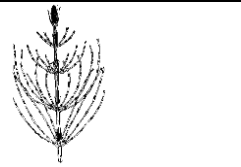
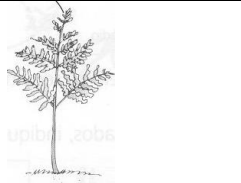

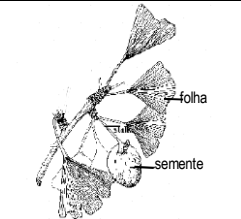



Figura 2.4 - Diagrama de flor de uma planta angiospérmica.

As angiospérmicas são primariamente diferenciadas das outras plantas por características do seu sistema reprodutor: (i) os órgãos reprodutores encontram-se agrupados em flores, (ii) o(s) óvulo(s) encontram-se no interior de carpelos, (iii) a fecundação do gâmeta feminino é acompanhada pela fecundação de dois núcleos haplóides (que origina o endosperma): processo de *dupla fertilização* e (iv) a formação do fruto (ver secção 2.5).

Tabela 2.1 - Plantas vasculares

PLANTAS SEM SEMENTE		<p>Psilophyta Homospóricas. Gâmetas masculinos móveis. Fertilização dependente da água. Não possuem folhas ou raiz diferenciadas. Dois gêneros (<i>Psilotum</i> e <i>Tmesipteris</i>) e várias espécies descritas.</p>	
		<p>Lycophyta Licopódios. Homospóricas ou heterospóricas. Gâmetas masculinos móveis. Fertilização dependente da água. Possuem folhas de estrutura característica - microfíleas (f.) - na base dos quais se desenvolvem os esporângios (sp.). Mais de doze gêneros e cerca de 1000 espécies descritas.</p>	
		<p>Sphenophyta Cavalinhas. Homospóricas. Gâmetas masculinos móveis. Fertilização dependente da água. Um gênero (<i>Equisetum</i>); 15 espécies descritas.</p>	
		<p>Pterophyta Fetos. Homospóricas; muito poucas são heterospóricas. Gâmetas masculinos móveis. Fertilização dependente da água. Cerca de 12.000 espécies descritas.</p>	
PLANTAS COM SEMENTE	Gimnospérmicas	<p>Cycadophyta Sagueiro. Heterospóricas; formam sementes. Gâmetas masculinos são flagelados e móveis, mas são transportados para a proximidade do óvulo por um tubo polínico. Plantas tipo palmeira, mas com crescimento secundário fraco em comparação com o das coníferas. Nove gêneros; cerca de 100 espécies descritas.</p>	
		<p>Ginkgophyta Ginkgo. Heterospórica; forma sementes. Gâmetas masculinos são flagelados e móveis, mas são transportados para a proximidade do óvulo por um tubo polínico. Árvore de folha caduca. Uma espécie (<i>Ginkgo biloba</i>).</p>	
		<p>Gnetophyta Welwitschia. Heterospóricas, formam sementes. Gâmetas masculinos sem mobilidade são conduzidos ao óvulo por um tubo polínico. Três gêneros muito distintos, cerca de 70 espécies descritas.</p>	
		<p>Coniferophyta Coníferas (e.g. pinheiro, abeto, teixo). Heterospóricas, formam sementes. Gâmetas masculinos sem mobilidade são conduzidos ao óvulo por um tubo polínico. Cerca de 50 gêneros, 550 espécies.</p>	
		<p>Anthophyta⁷ Plantas com flor ou angiospérmicas. Heterospóricas, formam sementes. Gâmetas masculinos sem mobilidade são conduzidos ao óvulo por um tubo polínico. Grande diversidade, desde pequenas plantas às maiores árvores conhecidas. Cerca de 235.000 espécies.</p>	
	Angiospérmicas		

⁷ O termo *Anthophyta* é utilizado por alguns autores, para o grupo monofilético constituído pelas Gnetophyta e pelas plantas com flor.

2.2 Estrutura das plantas angiospérmicas

A estrutura e função das plantas reflectem, a duas escalas de tempo distintas, a sua interacção com o meio ambiente. Por um lado, na escala temporal geológica, reflectem o percurso evolutivo das plantas do ambiente aquático ao terrestre, e por outro lado, numa escala temporal biológica, cada indivíduo apresenta "respostas" estruturais e fisiológicas aos estímulos ambientais⁸.

⁸ e.g. modo como o vento (estímulo ambiental) afecta o crescimento de uma árvore



O plano geral estrutural de uma planta é estudado em dois níveis: a morfologia e a anatomia da planta. A *morfologia da planta* (Gr. *morphe*, "forma") estuda a estrutura externa da planta, como por exemplo o posicionamento das folhas ao longo do caule. A *anatomia da planta*, por outro lado, foca-se no estudo da estrutura interna da planta, como por exemplo, o arranjo das células e tecidos numa folha.

2.2.1 Morfologia da planta

Num plano morfológico geral (Fig. 2.5), o corpo de uma planta compreende um *sistema radicular* subterrâneo e um *sistema caulinar* aéreo.

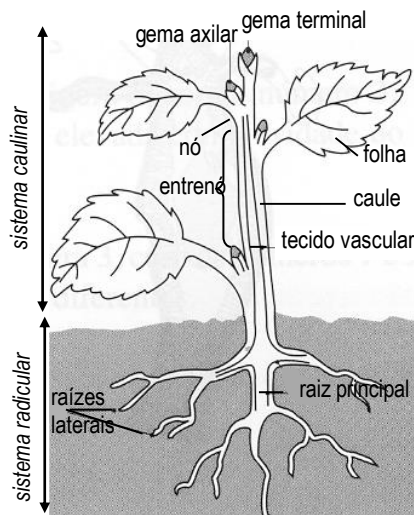
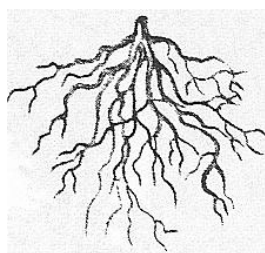


Figura 2.5 - Morfologia de uma angiospérmica dicotiledónea. O corpo da planta divide-se num sistema radicular e num sistema caulinar, ligados pelo sistema de tecido vascular que se estende ao longo de toda a planta. O sistema caulinar diferencia-se em caule, folhas e flores.

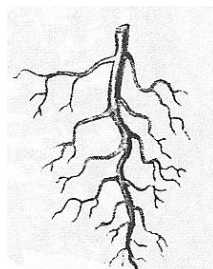
O *sistema radicular* é responsável por (i) fixação da planta ao solo, (ii) absorção de água, sais minerais e nutrientes, e (iii) armazenamento de alimentos de reserva. A

estrutura das raízes, mantendo sempre estas as funções básicas, apresenta variações dependendo das plantas (Fig. 2.6). A raiz das monocotiledóneas, por exemplo, é formada por uma rede de raízes que se estendem abaixo da superfície do solo (*raiz fasciculada*). Devido à morfologia da sua raiz, estas plantas são responsáveis pela diminuição da erosão dos solos onde se

fixam. A maioria das dicotiledóneas, por outro lado, têm uma raiz principal (ou primária), que se estende verticalmente e em profundidade (mantendo a planta firmemente fixa ao solo), da qual se estendem raízes laterais (ou secundárias) menores (*raiz aprumada*). Em algumas plantas, as raízes principais apresentam modificações que lhes permitem armazenar grandes quantidades de alimento de reserva, como é o caso das cenouras ou nabos. Estas reservas são geralmente utilizadas pela planta no período de floração e formação de frutos, razão pela qual em plantações agrícolas a colheita das plantas se faz antes da floração.



(a) raiz fasciculada



(b) raiz aprumada

Figura 2.6 - Morfologia comparativa da raiz das (a) monocotiledóneas e das (b) dicotiledóneas.

Algumas plantas têm raízes que se formam acima do solo, a partir de caules ou folhas - *raízes adventícias*⁹ - cuja função inclui o suporte à planta (e.g. árvore da borracha).

O *sistema caulinar* é constituído por caules, folhas e flores (ver secção 2.5). Os caules são constituídos por uma sequência alternada de *nós* (locais onde se ligam as folhas) e *entrenós* (segmentos de caule entre os nós). Na extremidade superior do caule localiza-se a *gema terminal* (meristema primário caulinar), local onde se processa o crescimento principal do caule. As *gemas axilares*, localizadas no ângulo formado entre cada folha e o caule, encontram-se geralmente num estado de dormência (dado o crescimento do caule se concentrar na sua extremidade apical¹⁰), mas podem tornar-se activas em certas situações (e.g. quando a estratégia de adaptação da planta não é a do crescimento em altura). O fenómeno de dominância apical é a razão pela qual se recorre à poda das árvores ou ao desbaste das plantas de casa.

Caules modificados¹¹, com funções diversas, são por vezes confundidos com raízes; exemplos destes são os estolhos, os rizomas, os tubérculos e os bolbos (Fig. 2.7).

⁹ *Adventício* (L. *adventicius*, "não pertence a"): termo que descreve qualquer parte da planta que cresce numa localização não usual.

¹⁰ Fenómeno conhecido por *dominância apical*. A presença da gema terminal é parcialmente responsável pela inibição do crescimento das gemas axilares. A dominância apical é uma adaptação evolutiva que permite à planta concentrar o "esforço" no crescimento em altura, e, portanto, competir com outras plantas pela exposição ao Sol.

¹¹ (i) *rizoma*: caule horizontal subterrâneo; (ii) *tubérculo*: terminação alargada de um rizoma com funções de reserva; (iii) *bolbo*: caules verticais, subterrâneos, consistindo principalmente da base alargada de folhas que armazenam substâncias de reserva.

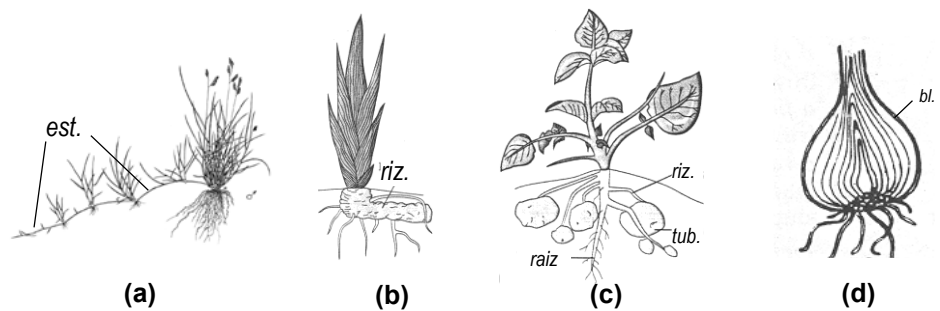


Figura 2.7 - Caules modificados: (a) estolhos (*est.*) (b) rizoma (*riz.*) (c) tubérculo (*tub.*) da batata e (d) bulbo (*bl.*) da cebola.

¹² As exceções a esta regra são os cactos, em que os caules são verdes e praticamente substituíram as folhas na sua função fotossintética.

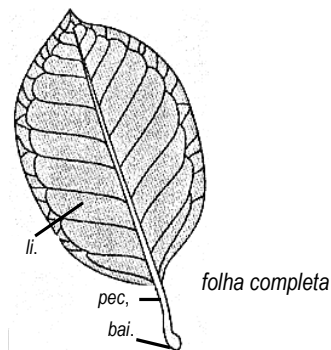
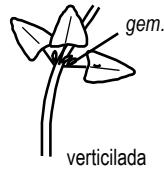
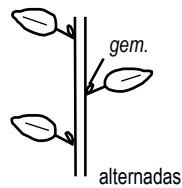
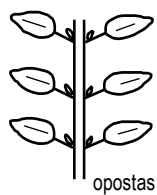
As folhas são os principais órgãos fotossintéticos da planta¹² (caules verdes também têm capacidade fotossintética). As folhas, embora apresentem grande variedade de formas e tamanhos, são basicamente constituídas por *bainha* (base achatada pela qual se liga ao caule), *pecíolo* (haste entre o limbo e a base) e *limbo* (ou lâmina, verde e geralmente muito delgado; Fig. 2.8). Uma folha diz-se *completa* se tem estas três partes constituintes. Muitas monocotiledóneas têm folhas sem pecíolo – folhas *invaginantes* – e é a bainha que prende a folha ao caule. Outras plantas têm folhas sem bainha – folhas *pecioladas*; outras ainda apenas possuem limbo – folhas *sésseis*.

¹³ Determinados tipos de cutícula e a presença de pêlos (ver caixa de texto 32) na epiderme podem impedir que a superfície da folha se mantenha molhada; a água, quando presente, encontra-se na forma de gotículas, assim ocupando a menor área de superfície foliar.

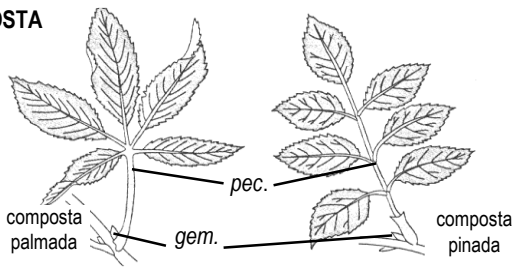
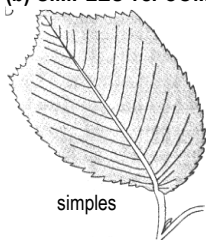
As folhas variam nas suas características morfológicas, incluindo a forma, recorte da margem, padrão de disposição das nervuras, ou arranjo e orientação das folhas no caule. Estas características morfológicas definem o modo específico como a planta capta a luz, regula a perda de água e (aparentemente) efetua as trocas gasosas¹³. Adicionalmente, as características morfológicas são utilizadas para a identificação ou classificação taxonómica de um indivíduo (Fig. 2.8). Por exemplo, em muitas monocotiledóneas os feixes vasculares (xilema e floema) são paralelos uns aos outros, enquanto na maioria das dicotiledóneas a nervação é reticulada.

De entre as inúmeras modificações apresentadas pelas folhas podemos ainda referir: (i) os *espinhos* apresentados pelas cactáceas, que correspondem a reduções das folhas, (ii) as *gavinhas* que têm função de prender a planta a um suporte, (iii) as *brácteas* coloridas, muitas vezes semelhantes a pétalas, e que têm a função de atrair insetos polinizadores; ou (iv) as folhas modificadas de algumas plantas carnívoras.

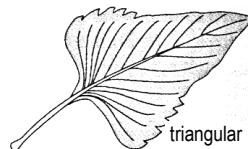
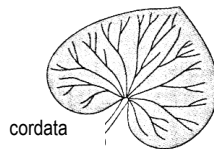
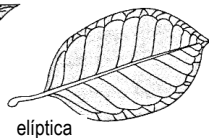
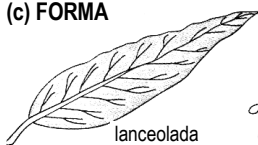
(a) ARRANJO NO CAULE



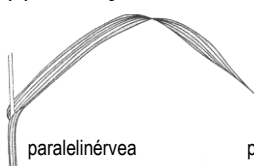
(b) SIMPLES vs. COMPOSTA



(c) FORMA



(d) NERVAÇÃO



(e) RECORTE

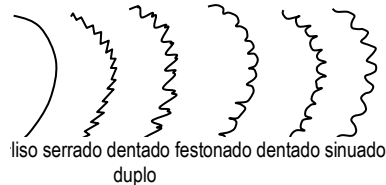


Figura 2.8 - Morfologia das folhas. (a) As folhas têm vários padrões de disposição no caule: *opostas* quando de cada nó partem duas folhas com um ângulo de 180° entre si; *alternadas* quando de cada nó parte apenas uma folha e as folhas em nós adjacentes estão orientadas em ângulos diferentes; *verticilada* quando um nó tem três ou mais folhas. (b) Uma folha diz-se *simples* quando tem o limbo não dividido, e *composta* quando está dividido (pode distinguir-se entre uma folha composta e um caule com várias folhas ligadas ao mesmo nó, pela localização das gemas axilares). (c-e) Exemplos de diversidade da morfologia da folha no que respeita à forma da folha, padrão de nervuras, e recorte da margem do limbo. Legenda: pecíolo (*pec.*), limbo (*li.*), bainha (*bai.*), gema axilar (*gem.*).

2.2.2 Anatomia da planta

O estudo anatómico da planta refere-se à estrutura interna, ou seja ao arranjo das células e tecidos vegetais no corpo da planta. Iremos caracterizar os diferentes tipos de células numa planta, os tecidos que formam, e por fim o modo como estes tecidos se organizam nos vários órgãos da planta.

2.2.2.1 Tipos de células

Parênquima

As células de parênquima, de forma prismática ou esférica, são as menos especializadas e mais comuns das células de uma planta. São células vivas quando atingem a maturidade. A maior parte das células parênquimatosas tem paredes celulares finas e flexíveis (Fig. 2.9a) e não apresentam parede secundária¹⁴. As células de parênquima têm funções de fotossíntese e armazenamento, e constituem a maior parte dos tecidos fundamental e vascular.

Colênquima

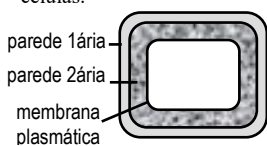
As células de colênquima são alongadas e geralmente vivas quando maduras. Distinguem-se das restantes células por possuírem paredes celulares com espessamento irregular (Fig. 2.9b). As células de colênquima têm funções de suporte. As células de colênquima formam feixes ou cilindros contínuos sob a epiderme dos caules jovens (nos quais ainda não houve crescimento secundário) e ao longo dos vasos condutores, nas folhas.

Esclerênquima

Em contraste com as células de parênquima e de colênquima, as células de esclerênquima possuem paredes secundárias espessas e frequentemente lenhificadas¹⁵ (Fig. 2.9c). As células de esclerênquima, também com função de suporte, são mais rígidas que as células de colênquima e apenas ocorrem em regiões da planta que pararam o processo de crescimento. Morrem geralmente quando atingem a maturidade.

Existem dois tipos de células de esclerênquima: *fibras* e *escléritos*. As fibras são células longas e estreitas, geralmente ocorrendo em feixes. O linho¹⁶, por exemplo, é tecido a partir de feixes de fibras de esclerênquima

¹⁴A parede celular de uma célula vegetal consiste geralmente de uma *parede primária*, externa, e uma *parede secundária*, interna. A parede primária é fina e flexível. A parede secundária não existe em todas as células; a sua formação, no interior da parede primária, ocorre em geral quando a célula para de crescer, e pode conduzir à morte celular devido à redução e bloqueio da comunicação com outras células.



¹⁵ *Paredes lenhificadas* contêm *lenhina*, uma macromolécula muito ramificada, que torna a parede em que é depositada muito rígida. A lenhina é comum em paredes de células que têm uma função de suporte ou mecânica. Alguns tipos de célula apresentam deposições de lenhina em paredes primárias para além das paredes secundárias.

¹⁶ *Linum usitatissimum*, família Linaceae.

que ocorrem em associação com o floema da planta do linho. Os escléritos são mais curtos e de forma menos regular do que as fibras; são por exemplo os responsáveis pela dureza das cascas protectoras das sementes ou pela textura granulosa das pêras (devido a grupos de escléritos que ocorrem no tecido carnudo do fruto).

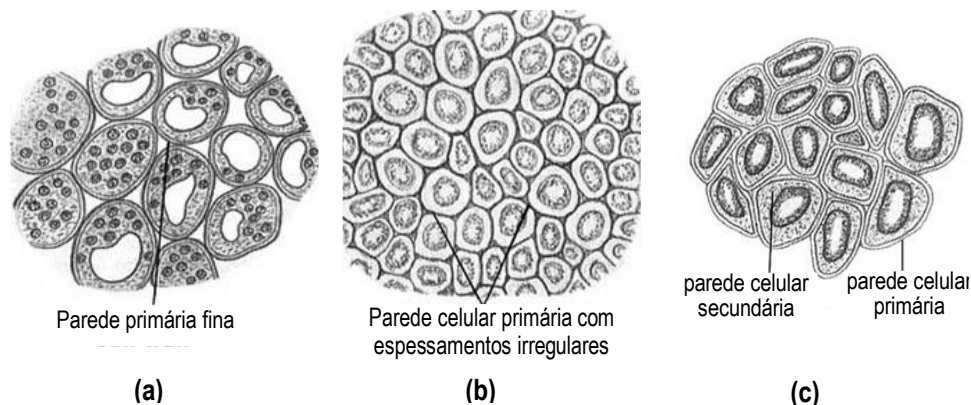


Figura 2.9 - Células de (a) parênquima, (b) colênquima e (c) esclerênquima, em corte transversal.

Xilema

As células de xilema são as constituintes do xilema (ou tecido xilémico), tecido que tem uma dupla função de suporte e de transporte de água e sais minerais nela dissolvidos, desde a raiz até às folhas (ver secção 3.2).

Existem dois tipos de células de xilema especializadas no transporte de água: os *traqueídeos* (mais primitivos que ocorrem em plantas vasculares menos evoluídas) e os *elementos dos vasos*¹⁷ (ocorrem quase exclusivamente nas angiospérmicas; Fig. 2.10). Os dois tipos de células são alongados, com paredes secundárias espessas, e encontram-se mortas quando atingem a maturidade. A comunicação entre os traqueídeos faz-se pelas *pontuações*¹⁸. Os elementos de vasos são células mais curtas e mais largas que os traqueídeos, e encontram-se dispostos topo-a-topo; as suas extremidades celulares são parcialmente ou completamente perfuradas. Uma série de elementos de vasos designa-se por *vaso xilémico*. Os diferentes arranjos dos tipos de células no xilema permitem distinguir e identificar a maioria dos géneros e muitas espécies de plantas.

¹⁷ também chamados vasos lenhosos ou traqueias.

¹⁸ *Pontuações* (ou *poros*): regiões da parede celular em que apenas existe parede primária, e em que esta é pouco espessa.

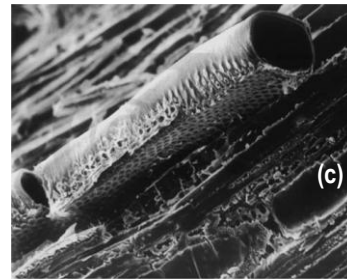
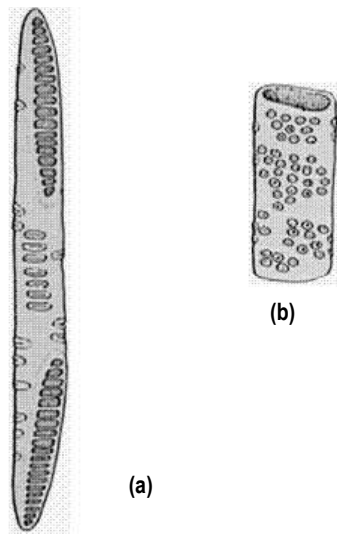
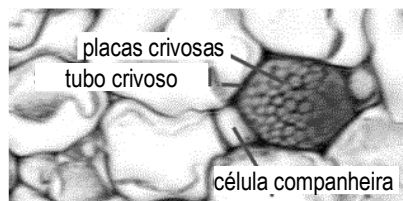


Figura 2.10 - Células de xilema - (a) traqueídeos e (b) elementos dos vasos - são ocas, tubulares e mortas. A fotografia (c) mostra um elemento de vaso (SEM, x750). A evolução das células de xilema deu-se no sentido do encurtamento das células e do desaparecimento da parede entre células de xilema justapostas.

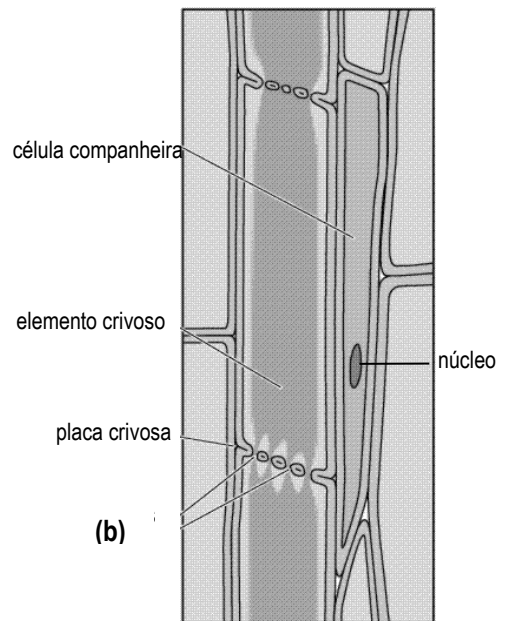
Floema

As células de floema são as constituintes do tecido floémico (ou floema), o principal tecido transportador de substâncias orgânicas fotossintetizadas (seiva elaborada ou fluido floémico), nas plantas vasculares.



(a)

Figura 2.11 - Vasos crivosos e células companheiras em corte (a) transversal e (b) longitudinal.



(b)

¹⁹ *Células companheiras*: são formadas simultaneamente com os elementos crivosos, a partir de uma célula-mãe inicial, embora mantenham todos os seus organelos. Podem assim regular o funcionamento dos elementos crivosos aos quais estão ligadas.

As células responsáveis pelo transporte de substâncias orgânicas nas plantas vasculares são os *elementos crivosos*. São células vivas, mas que perdem o núcleo ao atingir a maturidade, dependendo das *células companheiras*¹⁹ para se manterem vivas. Os elementos crivosos, do mesmo modo que os elementos de xilema, encontram-se dispostos topo-a-topo, formando fiadas de células a que se chamam *vasos* ou *tubos*

crivosos. A parede celular de elementos crivosos justapostos encontra-se perfurada por pequenos poros, assemelhando-se a crivos, e são designados por *placas crivosas* (Fig. 2.11a)

Células meristemáticas

As células meristemáticas são células não diferenciadas que possuem a propriedade de se dividirem indefinidamente. Quando uma célula meristemática se divide, pelo menos uma das células filhas mantém a capacidade meristemática, enquanto que a outra poderá tornar-se parte do corpo da planta. A célula filha que ulteriormente se torna parte do corpo da planta ainda poderá dividir-se algumas vezes até se diferenciar (perdendo a capacidade de divisão). As células meristemáticas formam os meristemas (ou tecidos meristemáticos).

2.2.2.2 *Tecidos vegetais*

Um tecido é um conjunto organizado de células, com uma unidade funcional. Alguns tecidos são simples²⁰ (parênquima, colênquima e esclerênquima) e outros são complexos (xilema e floema). O tecido meristemático será abordado posteriormente (ver secção 2.2.2.3).

²⁰ *Tecidos: (a) simples* são constituídos por um único tipo de células; (b) *complexos* são constituídos por mais de um tipo de células.

Os diferentes tipos de células vegetais organizam-se ainda em três *sistemas de tecidos*: dérmico, fundamental e vascular. Os três sistemas de tecidos são contínuos ao longo de toda a planta, embora a relação espacial entre eles varie dependendo do órgão da planta (Fig. 2.12).

O *sistema de tecido dérmico* é geralmente constituído por uma monocamada de células e tem a função primária de proteção dos restantes tecidos da planta. O *sistema de tecido fundamental* que se encontra "preenchendo" o espaço entre o tecido vascular e o tecido dérmico é constituído predominantemente por células de parênquima, embora células de colênquima e de esclerênquima também estejam presentes. Entre as funções do tecido fundamental, assinalam-se a fotossíntese, o armazenamento (de fotossintetizados), secreção e suporte da planta. O *sistema de tecido vascular* é formado por dois tipos de tecido condutor, que diferem na sua estrutura e função: (i) *xilema*, transporta água e sais minerais nela dissolvidos, desde a raiz até às folhas, e (ii) *floema*, transporta compostos orgânicos fotossintetizados (em particular sacarose) que a planta utiliza como fonte de alimento. O floema também transporta algumas hormonas, aminoácidos e outras substâncias necessárias ao crescimento da planta.

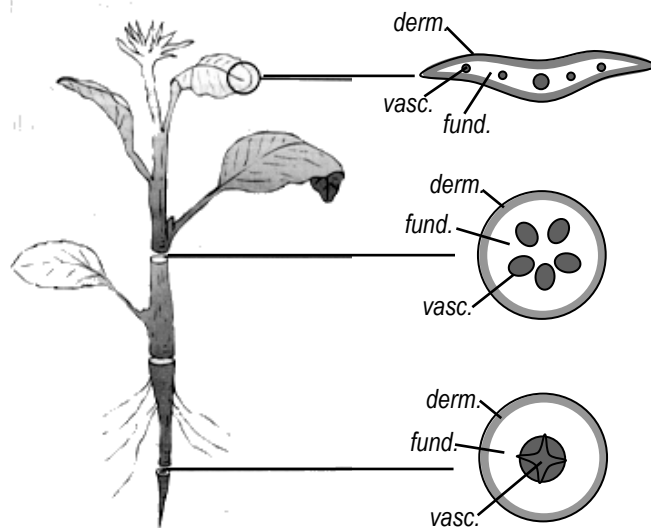


Figura 2.12 - Relação espacial dos três sistemas de tecidos - dérmico (*derm.*), fundamental (*fund.*) e vascular (*vasc.*) - nos órgãos principais (em corte transversal) de uma planta dicotiledônea.

O xilema (ou tecido xilémico) é o principal tecido condutor de água nas plantas. O xilema tem a dupla função de transporte de água e sais minerais nela dissolvidos, e de suporte. As células do xilema especializadas no transporte de água são os *traqueídeos* e os *elementos de vasos*. Para além destas, o xilema inclui outros dois tipos de células: *fibras lenhosas* e *células de parênquima lenhoso* (Fig. 2.13a).

O floema é o principal tecido transportador de substâncias orgânicas fotossintetizadas (seiva elaborada ou fluido floémico) nas plantas vasculares. É constituído por *tubos* ou *vasos crivosos*, *células companheiras*, *fibras floémicas* e *parênquima floémico* (Fig. 2.13b).

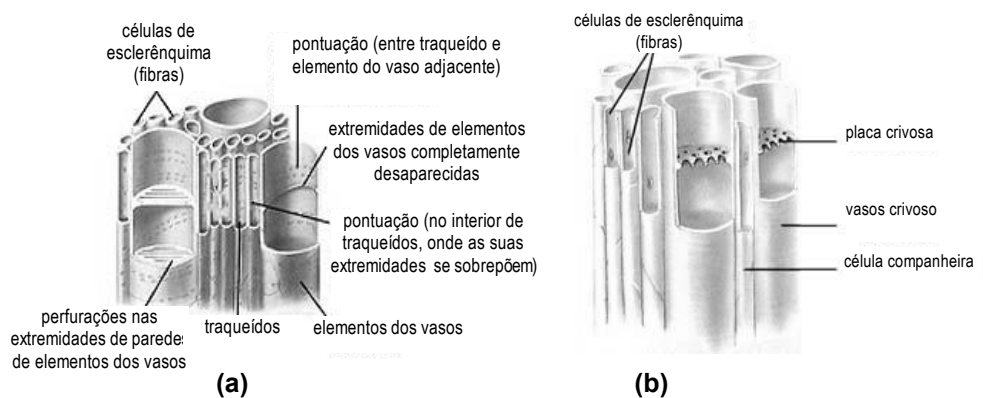


Figura 2.13 - Esquema de (a) tecido xilémico e (b) tecido floémico.

2.2.2.3 Órgãos das plantas

A organização dos tecidos vegetais nos órgãos das plantas varia, refletindo não só as diferenças no seu percurso evolutivo (e, portanto, a taxonomia da planta), mas também a sua fase de crescimento. Nesta secção iremos examinar o modo como os sistemas de tecidos vegetais se organizam nos diferentes órgãos da planta - *raiz, caule e folhas* - e como é que essa organização se desenvolve durante o crescimento da planta nas duas classes do grupo das angiospérmicas: monocotiledóneas e dicotiledóneas.

As plantas apresentam um crescimento *indeterminado* ou contínuo ao longo da sua vida, crescimento esse que se limita às zonas meristemáticas. Os *meristemas* são tecidos constituídos por células indiferenciadas (células meristemáticas) que mantêm a capacidade da divisão celular.

Assim, na extremidade de cada caule (ou ramo) e de cada raiz existe, respetivamente, um *meristema apical caulinar* e um *meristema apical radicular*. Os meristemas apicais originam três tipos de tecidos embrionários, que são conjuntamente denominados por *meristemas primários*²¹: protoderme, procâmbio e meristema fundamental. Os meristemas primários originam, por sua vez, os sistemas de tecidos primários (dérmico, vascular e fundamental, respetivamente). O crescimento resultante da atividade dos meristemas apicais é chamado crescimento primário.

O caule (ou raiz) de algumas plantas lenhosas e muitas plantas herbáceas cresce em diâmetro e desenvolve uma casca. Este crescimento deve-se à atividade dos *meristemas secundários*, nomeadamente o câmbio vascular e o câmbio súbero-felodérmico ou felogénio. Os meristemas secundários formam-se a partir de células diferenciadas que se desdiferenciam e adquirem atividade meristemática; são os responsáveis pelo crescimento secundário ou em espessura do caule e raiz das plantas. O crescimento secundário pode ocorrer simultaneamente com o crescimento primário, mas cada um dos processos restringe-se a zonas distintas da planta.

Raiz

O meristema apical da raiz, com uma localização sub-terminal, origina a *coifa*²² para baixo deste e os meristemas primários para cima (Fig. 2.14). Os três meristemas primários, dispostos em anel acima do meristema apical, originam, por sua vez, os três tecidos primários. O crescimento primário (alongamento) de uma raiz ocorre na sua extremidade, podendo ser definidas três zonas (de limites sobreponíveis): *zona de divisão celular, zona de alongação celular e zona de diferenciação celular*.

²¹ Os *meristemas primários* são tecidos parcialmente diferenciados, em que a divisão celular continua a ocorrer paralelamente com a sua diferenciação nos tecidos primários da planta.

²² A coifa cobre e protege o meristema apical radicular à medida que a raiz penetra no solo (crescimento primário). É composta por células de parênquima que produzem grandes quantidades de mucilagem, facilitando o crescimento da raiz. A coifa é uma zona de grande desgaste e, portanto, de contínua produção de novas células pelo meristema apical.

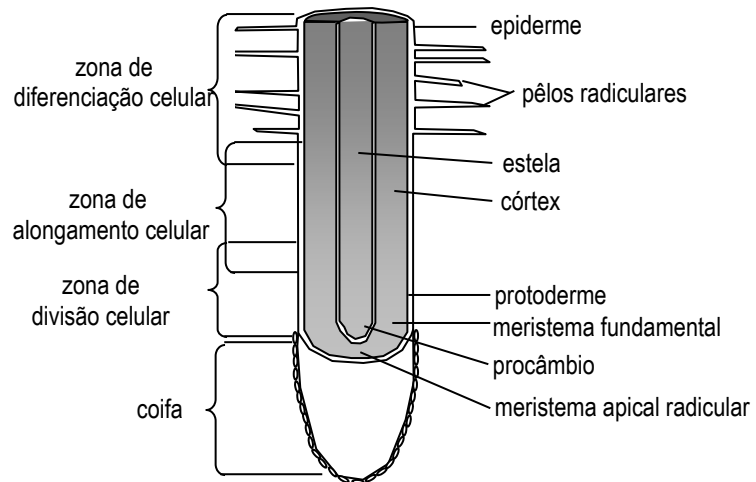


Figura 2.14 - Corte longitudinal da extremidade da raiz, mostrando as três zonas de crescimento da raiz, bem como a localização relativa do meristema apical, meristemas primários, e tecidos primários.

A raiz primária, em corte transversal, apresenta-se dividida em *cilindro central* ou *estela* (onde se encontram o xilema e o floema), *zona cortical* ou *córtex* (constituído pelo tecido fundamental localizado entre a estela e a epiderme) e epiderme.

Existem vários padrões de organização de tecidos na raiz primária. Na maioria das dicotiledóneas, o xilema tem uma posição central na estela, ocorrendo em forma de estrela, e os feixes de floema primário alternam com os feixes de xilema primário (Fig. 2.15a). A estela das monocotiledóneas é geralmente distinta daquela das dicotiledóneas, existindo um tecido parenquimatoso interno ao sistema vascular, denominado *medula*. Nestas, o sistema vascular apresenta-se formando um anel com feixes alternos de xilema e floema (Fig. 2.15b).

Na raiz primária de monocotiledóneas e dicotiledóneas, salienta-se ainda a existência de duas "camadas" especializadas de células: (i) o *periciclo* (uma ou várias camadas de células), região integrante do cilindro central que rodeia externamente o tecido vascular, e é responsável pelo crescimento de raízes laterais; (ii) a *endoderme*, que constitui a camada de células mais interna do córtex, difere estruturalmente das restantes células corticais e tem a importante função de controlar a entrada de água e substâncias dissolvidas, do córtex para o cilindro central (ver secção 2. 3).

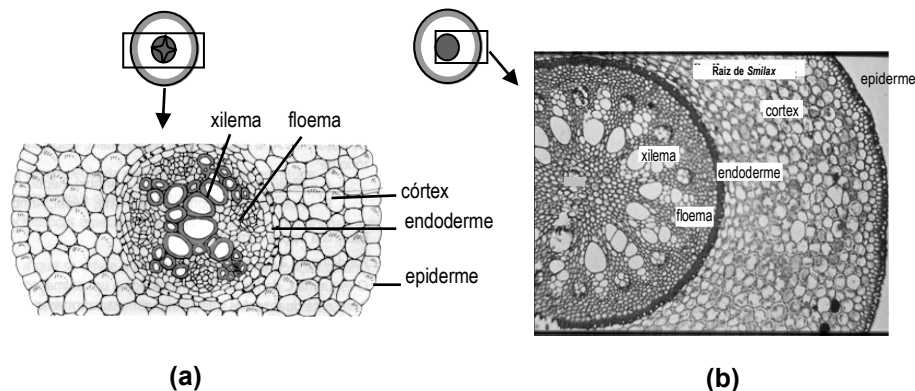


Figura 2.15 - Padrão de organização dos tecidos primários em raízes jovens. Os cortes transversais (a) e (b) mostram os três sistemas de tecidos primários de uma dicotiledónea e monocotiledónea, respectivamente. A principal diferença entre eles reside na organização de tecidos na estela.

A epiderme das raízes primárias tem a dupla função de proteção dos tecidos mais interiores da raiz e de absorção de água e sais minerais do solo. A absorção de água pela epiderme é potenciada pela presença de pêlos radiculares²³, que aumentam a área de superfície das células epidérmicas. A epiderme da raiz não possui cutícula²⁴.

²³ *Pêlo radicular*: prolongamento de célula epidérmica em forma de dedo de luva.

²⁴ *Cutícula*: camada cerosa que cobre a epiderme dos órgãos superiores das plantas e que limita a perda de água através da epiderme.

O crescimento de raízes secundárias (laterais) inicia-se a partir de divisões do periciclo, na estela da raiz primária (Fig. 2.16). Ao longo do seu desenvolvimento, as raízes secundárias adquirem as características do ápice radicular principal (coifa e os produtos dos três sistemas de tecidos). A estela das raízes laterais mantém a continuidade com a estela da raiz primária, fazendo o sistema vascular contínuo através de todo o sistema radicular. É de notar que a formação das raízes secundárias faz parte do crescimento primário da raiz.

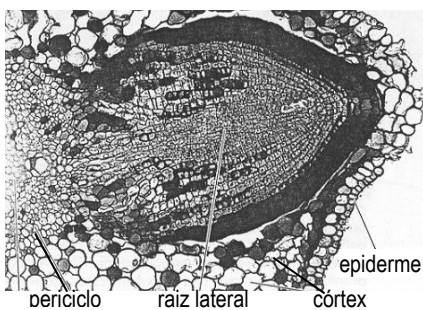


Figura 2.16 - Formação de raiz lateral. Corte transversal de uma raiz mostrando uma raiz secundária a emergir do periciclo.

O crescimento secundário nas raízes (Fig. 2.17) inicia-se com a atividade do câmbio vascular (inicialmente formado por um anel de células indiferenciadas de procâmbio localizadas entre o floema e xilema primários e por células do periciclo). A divisão celular do câmbio vascular

produz células de xilema secundário e células de floema secundário, deste modo engrossando as raízes. Um segundo meristema secundário - câmbio súbero-felodérmico - torna-se ativo, externamente ao câmbio vascular, e produz súber para o seu exterior e feloderme (tecido parenquimatoso) para o seu interior. Ao conjunto formado pelo súber, câmbio súbero-felodérmico e feloderme chama-se *periderme*. Esta camada de células, presente nas plantas adultas com crescimento secundário, substitui a epiderme das plantas jovens e tem uma função protetora dos tecidos para o seu interior.

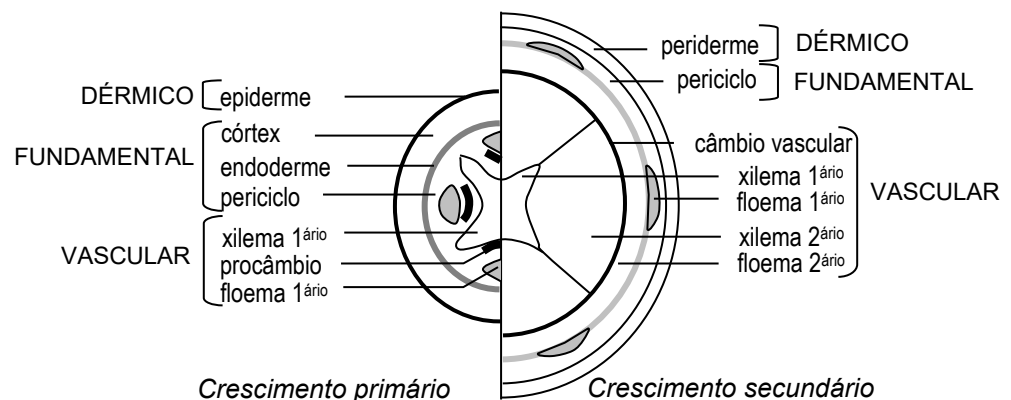


Figura 2.17 - Esquema comparativo de padrões de organização de raízes de dicotiledónea (corte transversal) com crescimento primário e secundário.

Caule

O meristema apical caulinar tem localização terminal no caule (Fig. 2.18). Como o meristema radicular, forma os três meristemas primários (procâmbio, meristema fundamental e protoderme) que por sua vez originam os três sistemas de tecidos. Envolvendo o meristema apical caulinar encontram-se os primórdios foliares, que derivam lateralmente deste, e posteriormente se desenvolvem nas folhas. O meristema apical caulinar não tem uma estrutura análoga à coifa da raiz, embora os primórdios foliares possam ter uma função protetora.

O padrão de organização dos sistemas de tecidos no caule difere muito daquele da raiz. O tecido vascular de um caule jovem (com crescimento primário) é dividido em discretos feixes vasculares, contendo xilema e floema. Nas dicotiledóneas, os feixes vasculares formam geralmente um anel cilíndrico em redor de um tecido central - medula - com o córtex no seu exterior, enquanto que nas monocotiledóneas se encontram dispersos no tecido fundamental (Fig. 2.18). A epiderme do caule apresenta as

paredes celulares externas cutinizadas²⁵, assim limitando a perda de água. Apresenta também estomas e por vezes pêlos pluricelulares.

²⁵ *Cutinizada*: com camada de cutina.

Figura 2.18 - Meristema apical caulinar.

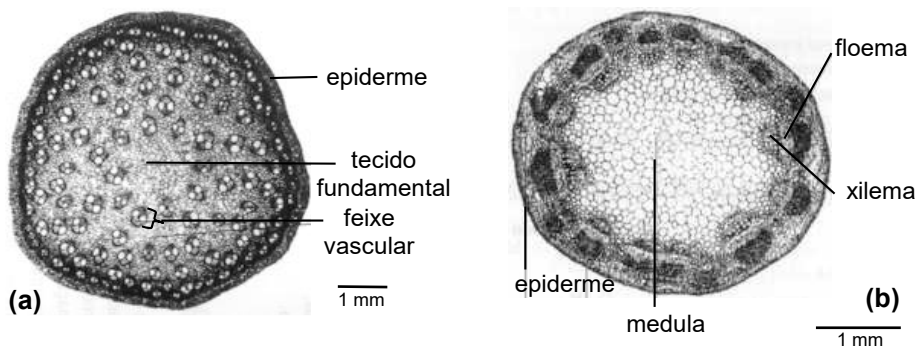
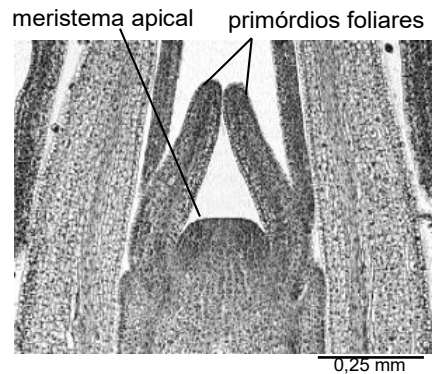


Figura 2.19 - Padrão de organização dos tecidos primários em caules jovens. Os cortes transversais mostram os três sistemas de tecidos primários de uma (a) monocotiledónea e (b) dicotiledónea, respectivamente.

O crescimento secundário do caule inicia-se quando o *câmbio vascular* se diferencia (Fig. 2.20). O câmbio vascular do caule forma-se a partir de um cilindro de células em crescimento originárias da região dos feixes vasculares (entre o xilema e o floema) e de células parênquimatosas do tecido fundamental. A sua atividade produz, como na raiz, floema e xilema secundários. O xilema secundário acumulado constitui o que vulgarmente chamamos madeira²⁶. O floema secundário não se acumula de um modo tão extenso como o xilema secundário e, com a continuação do crescimento secundário, as suas camadas mais exteriores vão-se tornando parte da casca²⁷ e caem. O *câmbio súbero-felodérmico* diferencia-se a partir de células da camada exterior do córtex e produz súber²⁸ e feloderme; conjuntamente estes três tecidos formam a periderme que substitui a epiderme e o córtex do caule primário.

²⁶ *Madeira*: do ponto de vista anatómico é o xilema secundário acumulado; termo utilizado para a raiz e caule.

²⁷ *Casca*: tecidos para o exterior do câmbio vascular (floema secundário e periderme); termo usado para raiz e caule.

²⁸ *súber*: contem suberina, o que o faz impermeável à água.

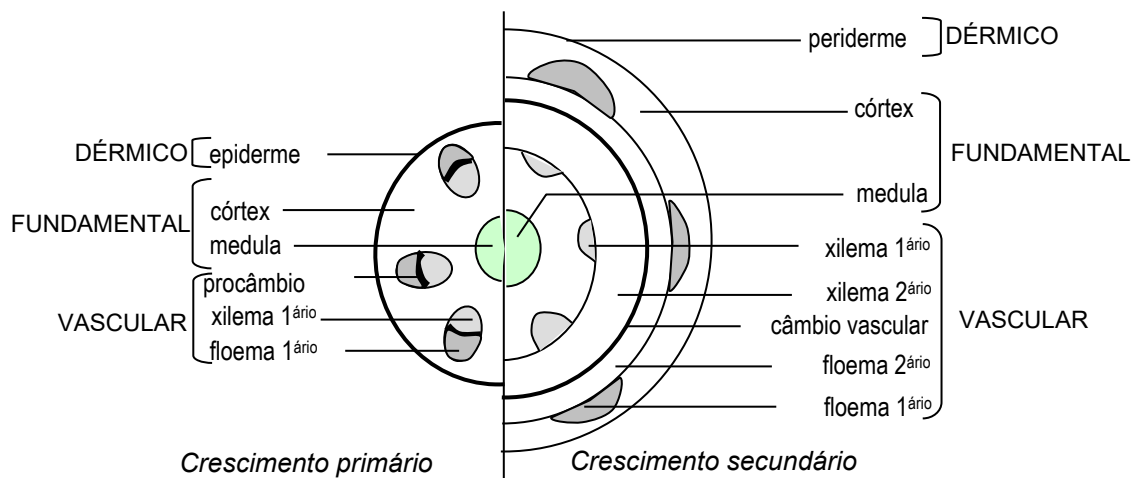


Figura 2.20 - Esquema comparativo do padrão de organização dos tecidos do caule (corte transversal) com crescimento primário e secundário em dicotiledóneas.

Folhas

²⁹ Exceto os cactos, em que o caule tem o papel primordial da fotossíntese.

As folhas crescem a partir dos primórdios foliares, formados pelo meristema apical caulinar e são, por excelência, os órgãos de captura de luz na maioria das plantas²⁹.

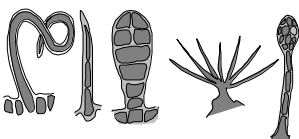
³⁰ *Paliçada*: células em forma de coluna, dispostas em paliçada.

Lacunosos: células de formato irregular com grandes espaços intercelulares (*lacunas*) entre si, importantes nas trocas gasosas.

Uma folha típica é constituída por parênquima (tecido parenquimatoso), ensanduichado entre uma epiderme superior e por uma epiderme inferior. O parênquima da folha, denominado *mesófilo* (Gr., "folha do meio"), é o tecido fotossintético, e as suas células estão repletas de cloroplastos. Existem dois tipos de células de parênquima³⁰: parênquima em paliçada e parênquima lacunoso. A epiderme é constituída por células não fotossintéticas, à exceção das células-guarda dos estomas. Dependendo das plantas e suas adaptações, a epiderme nas duas superfícies foliares apresenta diferenças na presença e localização de células especializadas, *e.g.* estomas³¹, tricomas³², ou da camada protetora de cutícula. Em geral, as folhas de monocotiledóneas têm parênquima em paliçada em ambas as faces da folha, enquanto as dicotiledóneas têm os dois tipos de parênquimas: parênquima em paliçada na face superior da folha e parênquima lacunoso na face inferior da mesma; os estomas limitam-se geralmente à superfície inferior da folha (Fig. 2.21).

³¹*Estoma*: ver Quadro II.1

³² *Tricomas* ou pêlos epidérmicos podem por exemplo dificultar a perda de água pela superfície da folha ou apresentar uma função defensiva como aqueles da urtiga. Ex:



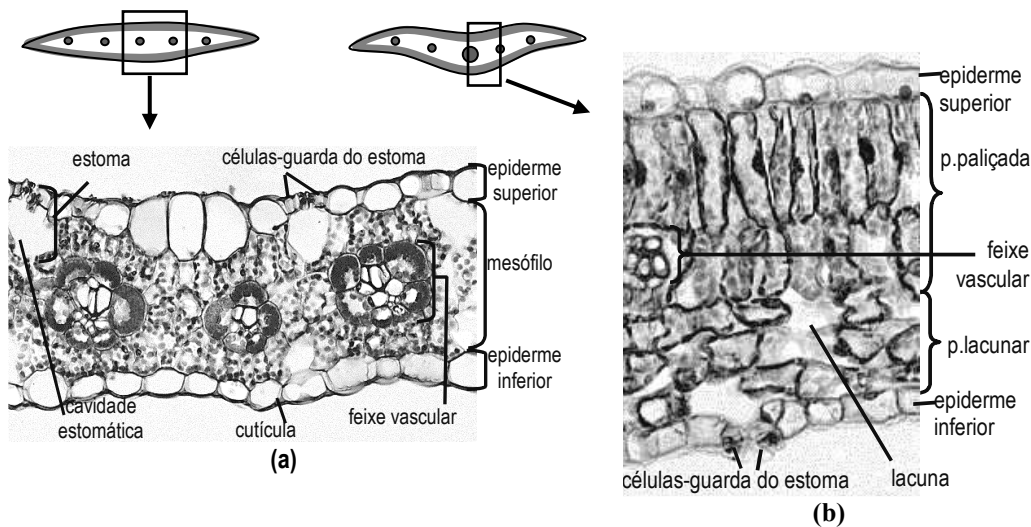


Figura 2.21 - Corte transversal de folhas de (a) monocotiledónea (*Zea mays*, milho) e (b) dicotiledónea.

2.3 Transporte

As algas ancestrais, antepassadas das plantas, viviam imersas na água e as suas células constituintes recebiam desta - diretamente - o que necessitavam para as suas funções vitais (água, dióxido de carbono, sais minerais). No percurso evolutivo das plantas para o meio terrestre, acompanhando uma maior complexidade estrutural e orgânica, foi necessário desenvolver sistemas que permitissem o transporte de substâncias de e para todas as células da planta: (i) sistema xilémico, responsável pelo transporte de água e sais minerais nela dissolvidos, necessários à fotossíntese e (ii) sistema floémico, responsável pelo transporte de compostos orgânicos resultantes da fotossíntese.

Nas plantas menos evoluídas, avasculares, não existem sistemas de transporte desenvolvidos e o movimento de substâncias faz-se por osmose, transporte passivo e transporte ativo entre células adjacentes.

2.3.1 Captação de água e de sais minerais

Uma planta vascular, pode conceber-se como um cilindro poroso embebido no solo, com raízes na sua base e folhas na extremidade superior. O transporte de água e de sais minerais na planta vascular é

conceptualmente feito em duas etapas: (i) absorção de água e sais minerais nela dissolvidos a nível da raiz e (ii) translocação no xilema.

Absorção a nível da raiz

A maior parte da água que entra numa planta é absorvida através da epiderme das suas raízes, em especial, através da superfície dos pêlos radiculares. As células epidérmicas possuem uma maior concentração de solutos que o solo, o que provoca a entrada de água para o interior das células por *osmose*. Os sais minerais entram na planta com a água, mas o seu transporte implica gasto de energia (ATP) - *transporte ativo* - uma vez que a sua concentração no interior das células da planta é superior à concentração no solo. A membrana plasmática dos pêlos radiculares possui uma grande variedade de bombas iónicas que transportam iões específicos (*i.e.*, sais minerais) contra o seu gradiente de concentração.

Entrada de água e sais minerais

No interior da raiz, a água e os sais minerais movimentam-se até aos vasos xilémicos. Admite-se que este movimento se faça por duas vias distintas:

(i) através do *apoplasto*, que consiste na porção "não-viva" da planta (as paredes celulares e espaços intercelulares),

(ii) através do *simplasto*, que consiste na porção "viva" da planta (membrana plasmática e protoplasma das células).

O movimento através do apoplasto é não-seletivo, enquanto o movimento através do simplasto é seletivo, devido às propriedades das membranas celulares. Note-se que toda a água e sais minerais absorvidos pela raiz se movem até ao cilindro central por um processo basicamente não-seletivo, sendo, no entanto, forçados a um transporte seletivo quando atravessa a endoderme³³. As paredes celulares da endoderme são muito suberizadas e a água e sais minerais nela dissolvidos são forçados a passar através do simplasto.

³³ *endoderme*: camada de células mais interna do córtex; as paredes das suas células contêm suberina, o que as torna impermeáveis. Ver secção 2.2.2.3.

2.3.2 Translocação de água no xilema

A água movimenta-se na planta, unidireccionalmente, desde a raiz até às folhas, a distâncias que podem atingir os 110 metros em altura, como acontece na *Sequoia sempervirens*. De entre os vários modelos explicativos da translocação de água e sais na planta, salientam-se o modelo da *tensão-coesão-adesão* e o modelo da *pressão radicular*.

O modelo explicativo do transporte de água nas plantas, melhor aceite na atualidade - modelo de *tensão-coesão-adesão* - diz que a água sobe na planta como resultado da sua evaporação a nível das folhas, o que provoca uma tensão que se estende ao longo de toda a coluna desde a raiz até aos estomas. Mais de 90% da água absorvida pelas raízes é perdida por transpiração ao nível dos estomas, nas folhas. A perda de água por evaporação - nas folhas de uma planta - resulta na formação de uma força de sucção na extremidade superior da planta que é - conjuntamente com as fortes ligações coesivas entre as moléculas de água e entre as moléculas de água e as paredes dos vasos xilémicos - responsável pela elevação da água desde a raiz. Este modelo baseia-se nos três pontos seguintes:

- (i) as moléculas de água, na coluna de água dos vasos xilémicos, estão fortemente ligadas entre si por forças de coesão (devido a pontes de hidrogénio entre as moléculas de H₂O),
- (ii) as moléculas de água, na coluna de água dos vasos xilémicos, estão fortemente ligadas às paredes dos vasos por forças de adesão,
- (iii) a perda de água por transpiração gera uma força de tensão no mesófilo das folhas.

A *pressão radicular* (especialmente ativa durante a noite e quando a transpiração é muito baixa ou ausente) é devida ao transporte ativo contínuo de iões ao nível da raiz da planta. O aumento da concentração de solutos no interior da raiz, induz a entrada de água por osmose, que é forçada pelo xilema acima. A pressão radicular é por vezes suficientemente elevada para levar a água até às folhas sendo aí perdida por um processo de *gutação*³⁴ A gutação não ocorre através dos estomas, mas de aberturas especializadas na epiderme das plantas. A *exsudação caulinar*³⁵ observada após corte de um caule, como na poda de uma planta, é também evidência da existência de pressão radicular. A pressão radicular não é, no entanto, suficientemente forte para elevar a água a grandes alturas na planta, e os fenómenos de gutação e de exsudação caulinar ocorrem apenas em plantas de pequenas dimensões.

³⁴ *Gutação*: perda de água nos bordos das folhas de certas plantas através de aberturas especializadas (hidátodos ou estomas aquíferos), como resultado da pressão radicular.

³⁵ *Exsudação caulinar*: saída de água pela superfície de corte de um caule (ex.: na poda), como resultado da pressão radicular.

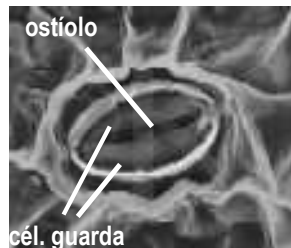
2.3.3 *Translocação da seiva floémica*

A maior parte das substâncias orgânicas produzidas durante o processo fotossintético pelas folhas e outras partes verdes da planta são distribuídas a todos os seus órgãos através do floema, por um processo de *translocação floémica*. O movimento da água e dos compostos orgânicos

nela dissolvidos no floema não requer energia, e contrariamente ao fluxo xilémico, o fluxo no floema não é unidirecional, podendo ocorrer em ambos sentidos (da raiz para as folhas e das folhas para a raiz), embora em cada elemento do floema o movimento seja apenas num sentido (Quadro II.2)

Quadro II.1 - Controlo da transpiração foliar

A transpiração foliar, grande responsável pela subida de água e sais minerais dissolvidos no xilema desde a raiz até às folhas, ocorre através de estruturas epidérmicas denominadas *estomas*. Os estomas são constituídos por duas *células-guarda* que delimitam uma abertura, designada por *ostíolo*, através da qual se fazem as trocas gasosas de CO₂, O₂ e H₂O. As células-guarda são as únicas células epidérmicas que possuem cloroplastos e têm uma forma que as distingue das restantes: a sua parede celular fina à exceção da região do ostíolo que é



Estoma na superfície de epiderme

espessa, de tal modo que quando estão túrgidas (cheias de água) apresentam uma *forma em arco*, o que resulta na abertura do ostíolo. Quando as células-guarda perdem água (plasmolisadas), o ostíolo fecha.

O controlo da abertura dos estomas é central para a planta ao nível do compromisso entre os processos de fotossíntese e de transpiração: por um lado a planta necessita de obter CO₂ e de manter um fluxo contínuo de água, o que implica manter os estomas abertos, por outro tem de impedir a saída excessiva de água para o exterior da planta, o que implica fechar os estomas. Os iões potássio (K⁺) têm um papel importante neste processo.

Diversos fatores influenciam a abertura e fecho dos estomas, *i.e.*, a taxa de transpiração, como por exemplo: luz, temperatura, vento e conteúdo de água no solo.

³⁶ Este gradiente de concentração de sacarose origina um gradiente de potencial osmótico.

³⁷ O fluido floémico contém entre 10 a 25% de resíduos sólidos sendo a maior parte destes *sacarose*. Em menores quantidades encontram-se aminoácidos, iões minerais, nucleótidos, lípidos e hormonas.

A seiva ou fluido floémico³⁶ contém entre 10 a 25% de resíduo sólido, sendo a maioria deste o dissacárido *sacarose*. A sacarose entra, por transporte ativo, nas células de companhia do floema que a conduzem aos tubos crivosos. Nos tubos crivosos, e segundo o *modelo de fluxo de pressão*, a seiva floémica move-se, devido à formação de um gradiente de concentração³⁷, entre o local de "produção" de sacarose - *tecidos produtores* - e o seu local de consumo - *tecidos consumidores* (Fig. 2.22). Os tecidos produtores são aqueles que produzem açúcares e são

geralmente tecidos fotossintéticos. Os tecidos consumidores são tecidos em crescimento ativo ou sem capacidade fotossintética. Os tecidos de armazenamento (ex. tubérculos) podem ter os dois tipos de comportamento, dependendo da época do ano, se estão a polimerizar compostos de armazenamento (ex. amido) ou a hidrolisar esses compostos de armazenamento libertando sacarose para os tubos floémicos.

O modelo de fluxo de pressão (ou fluxo de massa) para o movimento da seiva floémica pode ser descrito como se segue: o aumento da concentração de sacarose nos tubos crivosos (proveniente dos tecidos produtores), induz a entrada de água por osmose, vinda dos tecidos circundantes (em especial do xilema) para o interior do tubo e gera um aumento da pressão de turgescência, que pressiona o fluido floémico a movimentar-se ao longo do tubo crivoso. Por outro lado, ao nível dos tecidos consumidores, a utilização de sacarose resulta numa diminuição localizada da sua concentração, que é acompanhada pela saída de água para o exterior dos tubos floémicos, e conseqüentemente por uma diminuição da pressão de turgescência, sendo deste modo reforçado o gradiente de pressão.

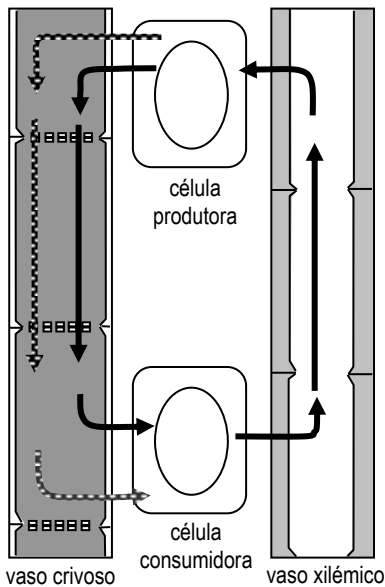
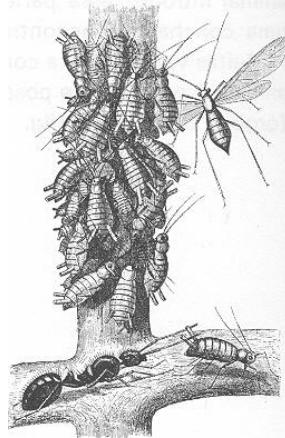


Figura 2.22 - Modelo de fluxo de pressão nos tubos floémicos. A entrada de sacarose (↔) no tubo floémico, a nível do tecido produtor, induz a entrada de água (→), proveniente dos tecidos em redor por osmose. A entrada de água no tubo floémico gera um aumento de pressão de turgescência, o que força o fluido floémico a mover-se ao longo do tubo de floema. O gradiente de pressão, assim formado, é reforçado pelo facto de, nos tecidos consumidores, se verificar uma diminuição da concentração de sacarose, que resulta na saída de água do tubo floémico para os tecidos circundantes.

QuadroII.2 – Estudos de fluxo floémico com a utilização de afídios

A utilização conjunta de marcadores radioativos e de afídios (pulgões) tem sido utilizada para compreender o movimento do fluido floémico nos tubos crivosos.



Os afídios são um grupo de insetos parasitas das plantas que se alimentam do fluido floémico após inserção do seu aparelho bucal na planta. Experimentalmente, quando se decapita um afídio, o fluido floémico continua a jorrar num estado puro para o exterior. Deste modo, a "colheita" de pulgões, localizados ao longo da planta, e a análise química e radioativa do fluido floémico liberto, permitiu estudar a composição química do fluido floémico, assim como o modo como se processa esse movimento e a sua velocidade.

2.4 Nutrição

As plantas são organismos fotoautotróficos, e como tal sintetizam os seus próprios compostos orgânicos a partir de compostos inorgânicos simples (pelo processo fotossintético), utilizando como fonte de energia a luz solar. A matéria-prima para este processo é captada na forma de dióxido de carbono da atmosfera, e água e uma variedade de sais minerais do solo. Para a captação destes nutrientes essenciais, e apesar de se encontrarem imóveis, as plantas desenvolveram sistemas de captação radiculares e foliares que lhes permitem explorar eficientemente o meio circundante: o sistema radicular é responsável pela captação de água e de sais minerais, e o sistema foliar é responsável pela captação do dióxido de carbono (bem como da fonte energia luminosa).

2.4.1 Nutrientes

Um determinado elemento químico é considerado um *nutriente essencial* (Tabela 2.1) quando é necessário para que uma planta complete o seu ciclo de vida, desde a germinação do embrião, na semente, até à formação de uma nova geração de sementes³⁸. Os elementos essenciais são denominados *macronutrientes* (carbono, oxigénio, hidrogénio, potássio,

³⁸ Alternativamente pode definir-se como um elemento que é necessário para um crescimento e reprodução normais, e não pode ser substituído, nas suas funções, por outro elemento.

cálcio, magnésio, fósforo e enxofre) quando são necessário em quantidades elevadas (concentração superior a 1 mg por grama de massa seca de planta) e *micronutrientes* (cloro, ferro, manganésio, zinco, boro, cobre, molibdénio e níquel) quando são necessários em pequenas quantidades (concentrações inferiores a 100 µg por grama de massa seca de planta). Os micronutrientes têm principalmente função de cofatores em reações enzimáticas.

Em comunidades naturais, os nutrientes são reciclados e encontram-se, de um modo geral, sempre disponíveis para as plantas. No entanto, em certas situações, como em solos ácidos pobres pantanosos ou em campos de cultivo intensivo, as concentrações de nutrientes podem tornar-se limitativas para o crescimento das plantas.

Quando um nutriente se encontra em concentrações deficitárias, as plantas desenvolvem sintomas que dependem, por um lado, da função do nutriente na planta e por outro lado da sua mobilidade na mesma. Por exemplo, para um elemento que se mova facilmente no interior de uma planta os sintomas de deficiência aparecem primeiro nas suas partes mais antigas, enquanto para um nutriente que não se mova facilmente os sintomas de deficiência desenvolvem-se primeiro nas partes jovens da planta.

De entre os nutrientes essenciais para as plantas, o azoto é um dos que mais frequentemente se torna limitativo para o seu crescimento. Embora a atmosfera seja constituída por *ca.* 80% de azoto, este encontra-se na forma de azoto molecular, N₂, que as plantas não conseguem captar. As plantas são apenas capazes de absorver azoto na forma de amónia (NH₄⁺) ou nitrato (NO₃⁻).

De entre as formas de assimilação de azoto desenvolvidas pelas plantas (Fig. 2.23), salientam-se as associações simbióticas com bactérias fixadoras de azoto atmosférico³⁹, as associações parasíticas com outras plantas (ex. visco), a predação de animais⁴⁰ (plantas carnívoras) e a associação simbiótica com fungos⁴¹ (micorrizas).

⁴⁰ As plantas carnívoras vivem tipicamente em solos muito pobres e colmatam as suas necessidades de azoto (e outros minerais) capturando e digerindo pequenos animais, geralmente insetos.

³⁹ Bactérias do género *Rhizobium*, capazes de assimilar o N₂, infetam frequentemente as plantas leguminosas. A associação resultante é uma simbiose mutualística, em que ambos os organismos beneficiam: a planta utiliza o azoto fixado pelas bactérias e as bactérias utilizam os compostos orgânicos sintetizados pela planta.

⁴¹ Muitas plantas têm raízes modificadas - micorrizas (Gr. *mycos*, fungo e *rhiza*, raiz). Nesta simbiose mutualística (para além de outras vantagens), os minerais absorvidos pelo fungo são transferidos para a planta e os compostos orgânicos sintetizados pela planta são utilizados pelo fungo.

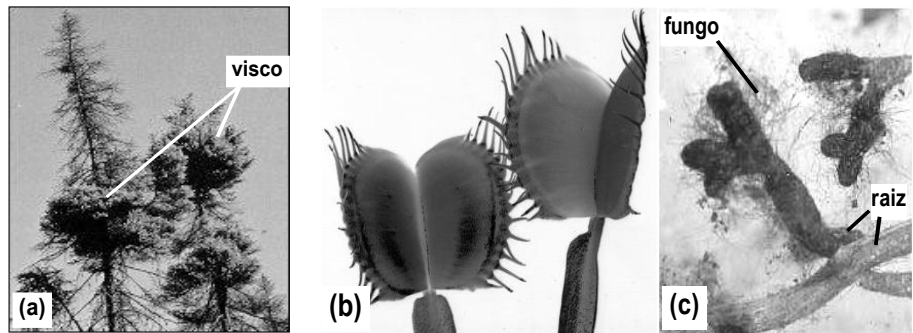


Figura 2.23 - Formas de assimilação de azoto desenvolvidas pelas plantas. (a) Plantas parasíticas como o visco (*Arceuthobium pusillum*), crescem sobre outras plantas e satisfazem as suas necessidades de azoto, desenvolvendo projeções que "sugam" o fluido floémico da planta hospedeira. (b) Plantas carnívoras como as do género *Dionaea* possuem uma folha modificada com dois lobos que se fecham rapidamente para capturar o inseto que nela pousou. A folha possui glândulas que segregam enzimas digestivos e posteriormente absorve os nutrientes resultantes dessa digestão. (c) As raízes micorrízicas, resultantes da associação entre as raízes de uma planta e fungos, aumentam a área de absorção do sistema radicular da planta favorecendo-a a nível de água e sais minerais.

Tabela 2.2 - Nutrientes essenciais em plantas

ELEMENTO	FORMA PRINCIPAL EM QUE O ELEMENTO É ABSORVIDO	PESO SECO NA PLANTA (%)	FUNÇÕES (exemplos)
MACRONUTRIENTES			
Carbono	CO ₂	44	Componente maioritário de moléculas orgânicas
Oxigénio	H ₂ O ⁽⁴²⁾	44	Componente maioritário de moléculas orgânicas
Hidrogénio	H ₂ O	6	Componente maioritário de moléculas orgânicas
Azoto	NO ₃ ⁻ , NH ₄ ⁺	1-4	Componente de proteínas, ácidos nucleicos, clorofila, hormonas, coenzimas
Potássio	K ⁺	0,5-6	Componente de enzimas, síntese proteica, balanço osmótico, controle de estomas
Cálcio	Ca ²⁺	0,2-3,5	Componente de paredes celulares, manutenção de estrutura e permeabilidade de membranas celulares, ativa alguns enzimas
Magnésio	Mg ²⁺	0,1-0,8	Componente da clorofila, ativa alguns enzimas
Fósforo	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	0,1-0,8	Componente de ADP e ATP, ácidos nucleicos, fosfolípidos, vários coenzimas
Enxofre	SO ₄ ²⁻	0,05-1	Componente de proteínas, coenzimas
MICRONUTRIENTES (ppm⁴³)			
Cloro	Cl ⁻	100-10,000	Osmose e balanço iónico
Ferro	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	25-300	Síntese de clorofila, citocromos, nitrogenase
Manganésio	Mn ²⁺	15-800	Ativador de alguns enzimas
Zinco	Zn ²⁺	15-100	Ativador de muitos enzimas, ativa formação de clorofila
Boro	O ₃ ⁻ , B ₄ O ₇ ²⁻	5-75	Possivelmente envolvido no transporte de carboidratos e síntese de ácidos nucleicos
Cobre	Cu ²⁺	4-30	Ativador ou componente de algumas enzimas
Molibdénio	MoO ₄ ²⁻	0,1-5	Fixação de azoto, redução de nitrato
Níquel	Ni ²⁺		Cofator para uma enzima no metabolismo do azoto

⁴² Alguns autores consideram ainda o O₂ como forma em que o oxigénio é absorvido pelas plantas

⁴³ ppm: partes por milhão.

2.5 Reprodução nas plantas com flor

2.5.1 Reprodução sexual

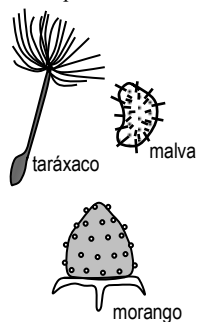
Todas as plantas apresentam uma alternância de gerações que se caracteriza pela sequência alternada de uma geração haplóide (n) e uma geração diplóide ($2n$). A planta diplóide, designada por esporófito, produz esporos por meiose. Os esporos originam os gametófitos, que constituem a geração haplóide. O gametófito produz gâmetas (masculinos ou femininos) por mitose, que após fecundação originam um zigoto diplóide. O zigoto divide-se mitoticamente e origina um novo esporófito.

A figura 2.24 esquematiza o ciclo de vida de uma angiospérmica, representante do grupo de plantas com maior diversidade e dispersão na Terra atual. Nas angiospérmicas, a geração esporófito é dominante sobre a gametófito. Na realidade, ao longo do processo evolutivo o gametófito foi reduzido a uma estrutura de muito pequenas dimensões e totalmente contida e dependente do esporófito. A flor corresponde não só à estrutura que contém os gametófitos masculinos e femininos, mas também à própria geração gametófito.

O grão de pólen, gametófito masculino (já presente nas gimnospérmicas), permitiu às plantas evoluírem independentemente da água, no que respeita à reprodução. A dispersão de gâmetas masculinos (formados no interior do grão de pólen) é, neste caso, feita pelo vento (nas gimnospérmicas e algumas angiospérmicas) e, nas plantas mais evoluídas (maioria das angiospérmicas), por animais. Por sua vez, o gametófito feminino, óvulo, contido e protegido nos tecidos do esporófito permite a formação de sementes e frutos, como veremos em seguida.

Em paralelo com a evolução das flores das angiospérmicas (ver Quadro II.3), deu-se a evolução das suas sementes e frutos, de modo quase tão espetacular como o das flores, especialmente no que se refere à diversidade dos seus mecanismos de dispersão. Muitos desenvolveram estruturas⁴⁴ que lhes permitem ser transportados para outros locais, aumentando assim a probabilidade de sucesso reprodutivo. A semente, contendo o embrião em estado dormente, rodeado por reservas alimentares, é de extrema importância ao aumentar o sucesso reprodutivo da planta, que apenas se desenvolve quando as condições ambientais (ex. condições hídricas, temperatura) são propícias ao seu desenvolvimento.

⁴⁴Exemplos de frutos:



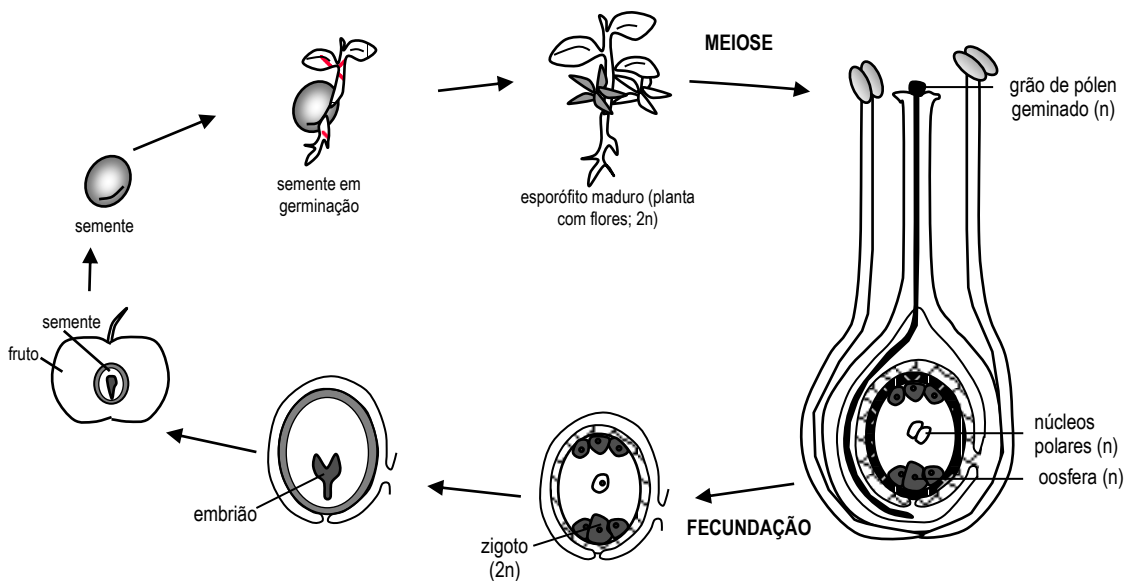
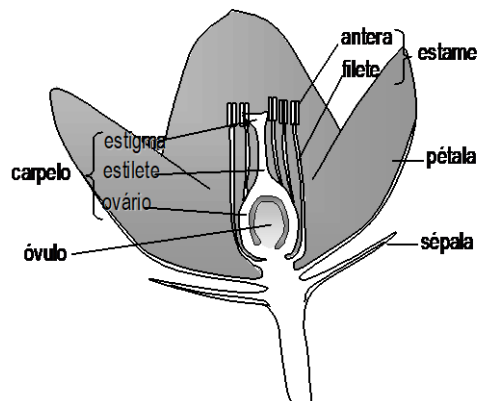


Figura 2.24 - Esquema do ciclo de vida de uma planta angiospérmica.

2.5.1.1 A flor

As estruturas reprodutoras do esporófito são as flores (Fig. 2.25). Estas, são formadas pela atividade do *meristema floral*, derivado do meristema apical caulinar⁴⁵. As flores são constituídas por quatro órgãos florais: as sépalas, as pétalas, os estames e os carpelos (sépalas e pétalas são órgãos de proteção, não-reprodutores; estames e carpelos são os órgãos reprodutores)⁴⁶. Cada estame consiste de um filete e anteras, que contém no seu interior quatro esporângios masculinos (*microsporângios*; Fig. 2.26). Cada carpelo é constituído por estigma, estilete⁴⁷ e ovário; o ovário possui um ou mais óvulos, cada um dos quais contém um esporângio feminino (*megasporângio*; Fig. 2.26). Os esporângios são as estruturas responsáveis pela formação dos gametófitos masculinos e femininos. Os gametófitos masculinos são os *grãos de pólen germinados* e contêm os gametas masculinos. Os gametófitos femininos, denominados *sacos embrionários*, formam-se no interior dos óvulos e contêm no seu interior o gameta feminino (*oosfera*).

Figura 2.25 - A flor. Os quatro órgãos florais estão ligados ao receptáculo na extremidade do caule. As sépalas são geralmente verdes e protegem o botão de flor antes de este abrir. As pétalas, mais coloridas do que as sépalas, podem ter a função de publicitar a flor para os animais polinizadores.



⁴⁵ Em determinadas condições ambientais, o meristema caulinar (meristema vegetativo) torna-se num meristema floral (meristema reprodutor), que origina as flores.

⁴⁶ Os conjuntos de sépalas, pétalas, estames e carpelos são denominados, respetivamente, *cálice*, *corola*, *androceu* e *gineceu*.

⁴⁷ O *estigma* é a extremidade superior do carpelo que serve de plataforma para os grãos de pólen. O *estilete* é formado pelos tecidos que ligam o ovário ao estigma.

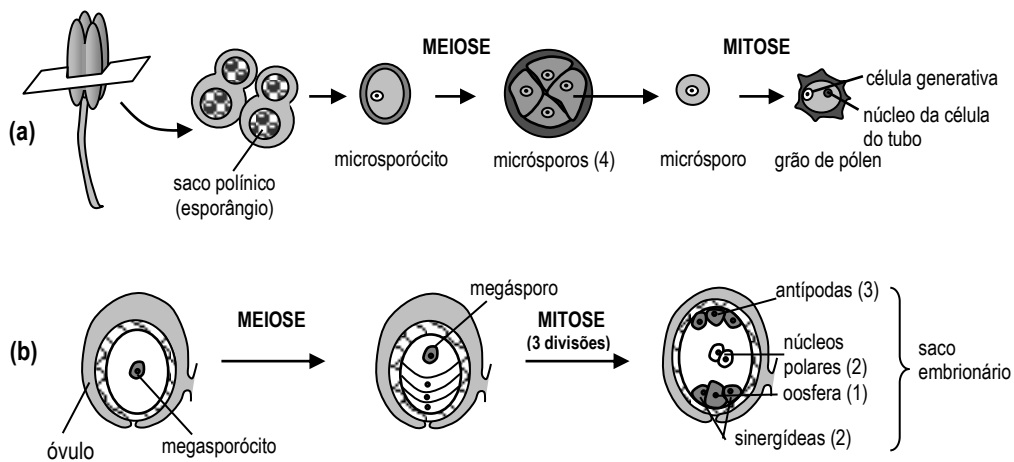


Figura 2.26 - Desenvolvimento dos gametófitos nas plantas angiospérmicas. (a) O grão de pólen (gametófito masculino imaturo) desenvolve-se no interior dos sacos polínicos das anteras. Cada microsporócito ($2n$), no interior dos sacos polínicos, divide-se por meiose formando quatro micrósporos (n). Cada micrósporo divide-se por mitose originando um grão de pólen, que consiste de uma célula generativa e de uma célula formadora do tubo polínico. O gametófito masculino amadurece quando a célula generativa se divide mitoticamente originando dois gâmetas, o que geralmente sucede após polinização, quando se forma o tubo polínico (ver Fig. 2.27). (b) O saco embrionário (gametófito feminino) desenvolve-se no interior dos tecidos do óvulo. O megasporócito ($2n$), no interior do óvulo, divide-se por meiose e forma quatro células, três das quais degeneram. A célula haplóide sobrevivente, megásporo, divide-se mitoticamente e forma as células antípodas (três), as sinérgidas (duas), os núcleos polares (dois) e a oosfera (gâmeta feminino).

2.5.1.2 Polinização

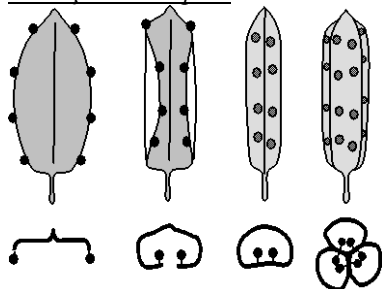
A *polinização* é a chegada do grão de pólen ao estigma do carpelo de uma flor. Algumas plantas utilizam o vento como agente polinizador - polinização eólica - e compensam a aleatoriedade do processo de dispersão dos seus grãos de pólen, produzindo elevadas quantidades de pólen, como muitos leitores saberão devido às alergias daí resultantes. A maioria das angiospérmicas, no entanto, desenvolveu meios de dispersão de pólen muito específicos em relação ao agente polinizador; utilizando

animais, principalmente insetos, mas também aves e mesmo algumas espécies de pequenos mamíferos, como os morcegos.

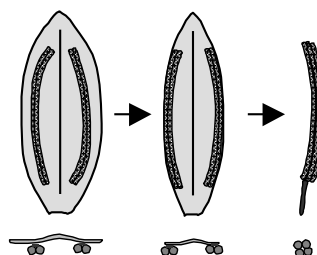
Quadro II.3 – Evolução das flores

Desde o seu aparecimento, há cerca de 130 milhões de anos, as flores evoluíram numa profusão de formas, tamanhos, cores e arranjos. Uma flor pode ser considerada como um ramo profundamente modificado, que se originou a partir de quatro grupos de folhas modificadas, com entrenós muito curtos entre si. A evolução das flores fez-se, de um modo geral, ao longo de duas linhas principais: (1) a agregação ou agrupamento das partes ou órgãos florais e/ou (2) a redução ou perda de partes florais. Veja-se por exemplo as hipóteses de evolução do carpelo e do estame.

Evolução do carpelo:

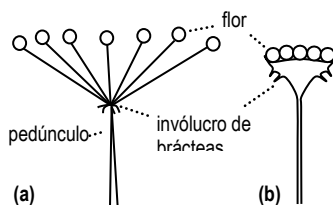


Evolução do estame:



As flores são classificadas como *completas* se possuírem os quatro órgãos básicos da flor, ou *incompletas* se não possuírem um ou mais dos seus quatro órgãos básicos. Para além disso, uma flor que contenha estames e carpelos é dita uma *flor perfeita*. Existem, no entanto, plantas que desenvolveram flores unissexuadas masculinas (só com estames) e femininas (só com carpelos) a que chamamos *flores imperfeitas*. Uma planta de dada espécie com flores imperfeitas, pode ainda produzir flores masculinas e femininas no mesmo indivíduo, e é chamada *monóica* (Gr., uma casa), enquanto que uma planta que desenvolve apenas um dos tipos de flores em cada indivíduo se diz *dióica* (Gr., duas casas). Uma flor pode ainda ser classificada segundo o seu plano de simetria, em *regular* (podem definir-se vários planos de simetria; simetria radiada, e.g. lírio) ou *irregular* (apenas se define um plano de simetria, e.g. orquídea).

Muitas destas variações representam adaptações da flor (e, portanto, da planta) a diferentes agentes polinizadores. As flores podem também ser simples ou agrupadas, formando *inflorescências*.



Esquemas de inflorescências (a) em umbela (ex. agapanto) e (b) em capítulo (ex. malmequer).

⁴⁸ *Autopolinização*: processo em que os grãos de pólen polinizam o carpelo da mesma flor.

Algumas flores autopolinizam, no entanto, a maioria das angiospérmicas desenvolveram mecanismos que dificultam ou impedem a autopolinização⁴⁸. Estes processos de bloqueio da autopolinização contribuem para a variabilidade genética garantindo que os gametas femininos e masculinos são provenientes de diferentes progenitores. As plantas dióicas, por exemplo, não autopolinizam por serem unissexuais. Noutras plantas, com flores perfeitas, os carpelos e os estames não atingem a maturidade simultaneamente, impedindo deste modo a autopolinização. Outras flores são *auto-incompatíveis*; nestas quando o grão de pólen é reconhecido pelo estigma, desencadeia-se um sistema de bloqueio bioquímico que impede o grão de pólen de continuar o seu desenvolvimento.

A polinização dá início a alterações hormonais que levam à formação da semente e do fruto. Numa flor não polinizada, nenhuma destas alterações ocorre e a flor cai.

2.5.1.3 *Dupla fertilização*

Quando o estigma identifica o grão de pólen como compatível, este último produz um *tubo polínico* que se estende até ao ovário (Fig. 2.27a, b). O núcleo do grão de pólen divide-se por mitose e origina dois gametas masculinos. Este grão de pólen com o tubo polínico e os dois gametas masculinos constitui o *gametófito*. O tubo polínico entra no ovário através do *micrópilo* e liberta os dois gametas, um dos quais fertiliza o oosfera e origina o zigoto ($2n$), e o outro combina-se com os núcleos polares originando um núcleo triplóide ($3n$; Fig. 2.27c). Após esta *dupla fertilização*, o zigoto desenvolve-se no embrião e o núcleo triplóide origina o endosperma (reservas alimentares da semente; secção 2.5.1.4), formando no seu conjunto a *semente*. O tecido do ovário, por sua vez, desenvolve-se no fruto. A dupla fertilização assegura que o endosperma apenas se desenvolve conjuntamente com óvulos fecundados, evitando a formação de reservas alimentares numa situação em que não seriam utilizadas.

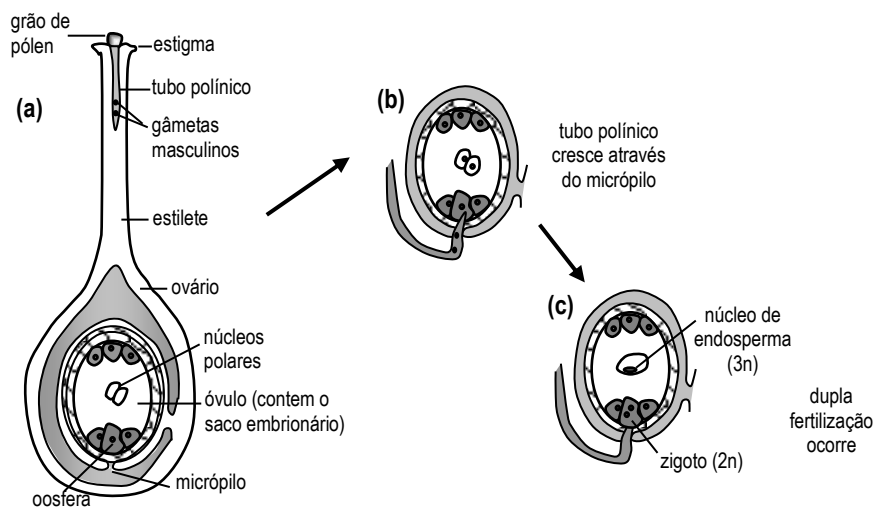


Figura 2.27 - Crescimento do tubo polínico e dupla fertilização.

2.5.1.4 A semente

A semente madura é constituída por um embrião, envolto por reservas nutritivas (endosperma, ou cotilédones ou ambos; ver adiante), e por sua vez cobertas por um tegumento, originado a partir de tecidos do óvulo. Após a embriogénese e o desenvolvimento do endosperma, na fase final da sua maturação, a semente desidrata, mantendo apenas entre 5 a 15 % de água e o embrião entra num estado de dormência. Este estado de dormência, que pode variar entre alguns dias a algumas décadas, depende da espécie e das condições ambientais, e termina com o início da germinação da semente, originando uma nova planta - esporófito.

A dormência da semente aumenta a probabilidade de que a germinação ocorra em condições e/ou locais mais vantajosos para a jovem planta se desenvolver.

Desenvolvimento embrionário

O zigoto, assim que formado, inicia uma fase de crescimento ativo, formando uma massa organizada de células - o *embrião*.

Nas angiospérmicas, a diferenciação das células do embrião inicia-se praticamente logo após a fertilização (Fig. 2.28). O zigoto divide-se transversalmente, em relação ao seu eixo maior, estabelecendo-se desde logo a *polaridade do embrião*: o polo inferior origina o *suspensor* (região do embrião que está envolvida na absorção de nutrientes do endosperma), enquanto que o polo superior forma a região de maior crescimento do

embrião. A célula terminal superior origina, após várias divisões, um *pró-embrião* esférico. Com a continuação do desenvolvimento do embrião começam a formar-se os *cotilédones* (primeiras folhas) e diferenciam-se os futuros tecidos meristemáticos primários (protoderme, procâmbio e meristema fundamental). Neste período de desenvolvimento inicial do embrião, podem também detetar-se os meristemas apicais. O número de cotilédones presentes na semente é uma das características que diferencia as plantas monocotiledóneas ("um cotilédone", e.g. milho) das dicotiledóneas ("dois cotilédones", e.g. ervilha).

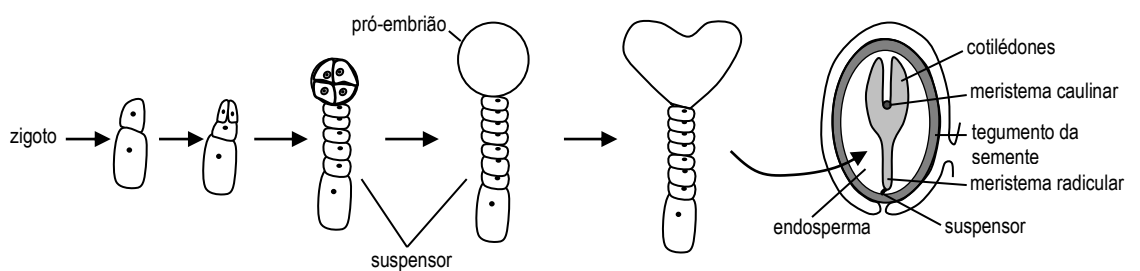


Figura 2.28 - Desenvolvimento embrionário nas angiospérmicas.

Desenvolvimento do endosperma

O desenvolvimento do endosperma inicia-se geralmente antes do desenvolvimento embrionário. O núcleo triplóide divide-se formando uma célula multinucleada de consistência "leitosa" - endosperma - que se torna gradualmente sólida com a ocorrência de citocinese. Na maioria das monocotiledóneas, o endosperma armazena nutrientes que são utilizados durante o desenvolvimento do embrião e a germinação da nova planta. Em muitas dicotiledóneas, as reservas nutritivas do endosperma são transferidas para os cotilédones, resultando assim numa semente madura sem endosperma (Fig. 2.29).

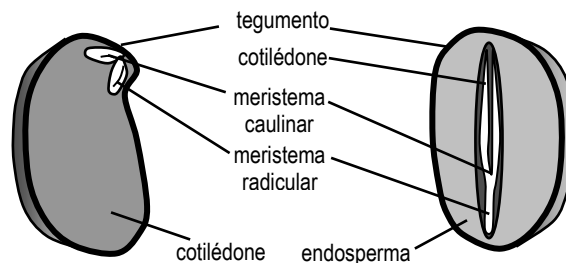


Figura 2.29 - Diversidade de sementes de dicotiledóneas. Em (a) algumas dicotiledóneas, as reservas nutritivas do endosperma são absorvidas pelos cotilédones, que ocupam grande parte do espaço da semente; noutras (b) as reservas mantêm-se no endosperma e os cotilédones são estreitos.

2.5.1.5 Fruto

Enquanto o óvulo fecundado origina a semente, o ovário desenvolve-se no *fruto*. O fruto protege a semente e ajuda à sua dispersão quer pelo vento, quer por animais. Em algumas angiospérmicas, outras partes florais, para além do ovário, contribuem para a formação do que chamamos fruto, *e.g.* na maçã, a massa carnuda é originada principalmente a partir de estruturas existentes na base da flor que se fundem; o ovário, em si, apenas origina uma lâmina coreácea.

A parede do ovário desenvolve-se no *pericarpo*⁴⁹ do fruto. O pericarpo divide-se em três partes: epicarpo, mesocarpo e endocarpo, que correspondem respetivamente à epiderme exterior, ao parênquima fundamental, e à epiderme interior da "folha" carpelar.

Os frutos classificam-se, dependendo da sua origem, em *simples*, *agregados* ou *mútiplos* como pode ser consultado na Tabela 2.3. Os frutos podem também ser classificados em *deiscentes* ou *indeiscentes*, consoante libertam a semente, quando atingem a maturação, ou não (neste último caso a semente é libertada quando o fruto se desagrega). Por exemplo, o ouriço da castanha é um fruto deiscente, enquanto que a laranja é um fruto indeiscente.

⁴⁹ *pericarpo* (esquema de corte de cereja):

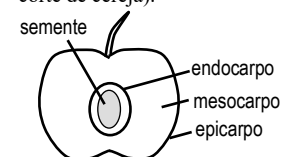


Tabela 2.3- Tipos de fruto e sua origem

TIPO DE FRUTO	ORIGEM	Exemplo
Simples	um carpelo de uma flor (ou vários carpelos fundidos)	Cereja
Agregado	vários carpelos separados numa única flor	Amora silvestre
Múltiplo	vários carpelos de muitas flores (inflorescências)	Ananás (as paredes dos vários ovários fundem-se, originando um único fruto)

Alguns frutos podem aumentar o sucesso reprodutivo de uma planta ao ajudar à dispersão da semente. Por exemplo, o fruto do plátano tem estruturas do tipo hélice que ajudam à sua dispersão; o fruto do dente-de-leão está extremamente bem-adaptado à dispersão eólica; os cocos flutuam na água e são assim dispersos (modo como os coqueiros colonizaram as ilhas do Pacífico). Outros frutos utilizam animais - sobre o seu corpo ou dentro dele (após ingestão) - para serem transportados para longe dos organismos parentais, como é o caso dos que possuem "ganchos" que lhes permitem aderir a animais.

2.5.2 Reprodução assexuada

Para além da reprodução sexual, muitas plantas são ainda capazes de se propagar por processos assexuados, desse modo produzindo clones de si mesmas. A reprodução assexuada, também conhecida como reprodução vegetativa, é de facto responsável pela formação de uma larga fração das novas plantas que aparecem na Terra. Em certas condições, este tipo de reprodução é vantajoso em relação à reprodução sexual, ao permitir a rápida propagação de uma planta bem-adaptada ao seu meio ambiente.

A reprodução assexuada em plantas é uma extensão da capacidade de crescimento indeterminado das células vegetais, que por sua vez se baseia na existência de meristemas. Como referido anteriormente, as células vegetais guardam em si a capacidade de se desdiferenciarem, voltar a dividir-se, e rediferenciarem - característica conhecida por *totipotência* – possibilitando assim a formação de um novo indivíduo. Em muitos casos, a reprodução vegetativa deriva de alteração de tecidos de caules, como é exemplificado pela propagação *e.g.* dos morangueiros e de algumas ervas por estolhos, do bambu por rizomas, da batateira pelos seus tubérculos (batatas) e do lírio por bolbos. No entanto, a reprodução vegetativa não se limita apenas a modificações ocorridas nos caules, como sucede com a violeta africana que se propaga assexuadamente a partir de folhas. Em qualquer dos casos, o processo inicia-se com a desdiferenciação de tecidos da planta, que posteriormente formam uma massa de células indiferenciadas - *callus* - e finalmente se desenvolvem nos órgãos de uma nova planta.

Um outro tipo de propagação vegetativa - *apomixis* - desenvolveu-se no dente-de-leão (e noutras plantas). Neste processo, um óvulo não fecundado pode desenvolver-se num embrião diplóide (clone da planta de origem) e ser disperso por uma semente produzida assexuadamente.

Alguns destes processos naturais de reprodução vegetativa são a base de técnicas tradicionais desenvolvidas em agricultura, como a estacaria⁵⁰, a enxertia⁵¹, a mergulhia⁵². Por estes processos, os agricultores tentam propagar plantas de interesse, ou reunir num mesmo indivíduo características fenotípicas favoráveis de duas plantas originais.

Diversas técnicas de manipulação genética têm sido recentemente desenvolvidas e utilizadas para criar e clonar novas variedades de plantas (Fig. 2.30). Por exemplo, ao forçar a fusão de duas células vegetais, com características genéticas distintas, podem obter-se organismos com novas (potencialmente interessantes) combinações de características. Por outro lado, ao clonar - fazer cópias geneticamente idênticas - pequenas porções

⁵⁰ *Estacaria*: método que consiste no plantio de pequenas estacas de caule, raízes ou folhas que, em um meio húmido, desenvolvem raízes e se desenvolvem em novas plantas.

⁵¹ *Enxertia*: junção de um corte (ramo ou gema) de uma planta ao caule ou raiz de outra planta. As duas plantas devem ser de espécies aparentadas ou de diferentes variedades da mesma espécie. Deste modo, conseguem obter-se plantas que reúnem características favoráveis das duas plantas de origem. Por exemplo, muita fruta consumida hoje em dia, bem como uva para produção vinícola, é produzida em plantas obtidas por enxertia.

⁵² *Mergulhia*: operação que consiste em dobrar um ramo da planta-mãe até o enterrar no solo (o contato da região do corte com o solo estimula o enraizamento). A parte enterrada ganha raízes e, quando enraizada, pode separar-se da planta-mãe, obtendo-se assim uma planta independente. A *Alporquia* (com algumas semelhanças com a mergulhia) é uma operação que consiste em estimular o crescimento de raízes num ramo (ou no caule principal) de uma planta envolvendo uma secção do ramo por terra ou musgo, pano humedecido ou secção de plástico. Esta operação estimula a formação de raízes, e o ramo pode ser destacado para ser plantado.

de tecido vegetal podemos propagar plantas de características igualmente interessantes. A manipulação do balanço hormonal nos meios de cultura celulares pode induzir o crescimento de *callus*, a diferenciação celular com a formação de caules e raízes, e assim a formação de embriões e novas plantas (ver secção 2.6).

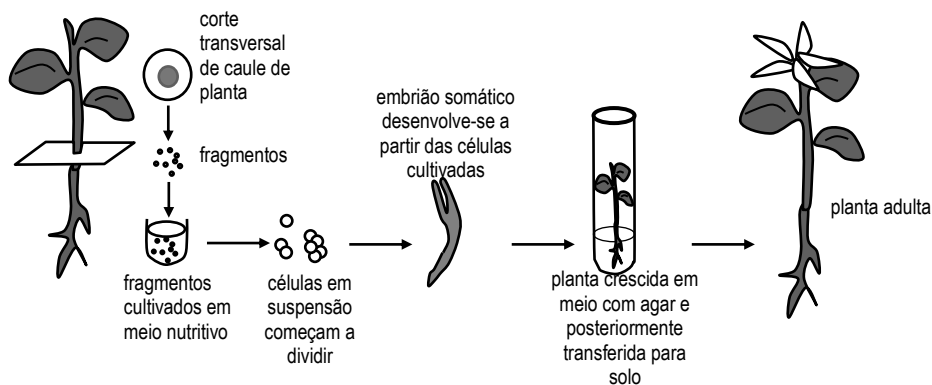


Figura 2.30 - Clonagem de plantas.

2.6 Regulação do desenvolvimento e crescimento

As plantas respondem às alterações do meio ambiente, geralmente, ajustando os seus padrões de desenvolvimento e de crescimento. A morfologia e fisiologia das plantas está em constante sintonia com o meio ambiente, por intermédio de interações complexas entre os fatores ambientais externos (luz, humidade, etc.) e fatores internos. Entre os fatores internos (que desencadeiam respostas fisiológicas aos fatores ambientais) contam-se as hormonas vegetais e o pigmento fitocromo.

2.6.1 Hormonas vegetais

As hormonas vegetais são substâncias químicas produzidas em pequenas quantidades em determinadas regiões da planta, que são transportadas para outras partes da planta onde atuam originando uma resposta fisiológica. Ao contrário dos animais, as hormonas vegetais são produzidas por células que não têm essa função específica, nem existem órgãos vegetais especializados na sua síntese.

Os principais tipos de hormonas vegetais são as auxinas, as citocininas, as giberelinas, o etileno e o ácido abscísico (Tabela 2.4). Em geral, estas hormonas controlam o crescimento e o desenvolvimento da planta, ao alterar a divisão, alongação e diferenciação celular. Cada hormona tem uma multiplicidade de efeitos, que varia com o local de ação, estágio de desenvolvimento da planta e concentração da hormona. O efeito de uma hormona não depende da concentração absoluta da hormona, mas da sua concentração relativamente a outras hormonas (ou seja, do balanço hormonal).

Tabela 2.4 - Principais tipos de hormonas vegetais e suas funções

HORMONA	LOCAL DE PRODUÇÃO	FUNÇÃO PRINCIPAL
Auxina	Meristemas apicais do caule; folhas e sementes	Alongamento do caule e raiz (através de alongamento celular); suprime o desenvolvimento das gemas axilares (laterais)
Citocininas	Raiz	Conjuntamente com a auxina, estimula a divisão celular (em particular na raiz e gemas axilares) e determina o curso da diferenciação celular
Giberelinas	Zonas apicais (da raiz e caule), frutos e sementes	Mobiliza enzimas durante a germinação da semente; alongação do caule e região internodal; promove o desenvolvimento do fruto
Etileno	Folhas, caules e frutos jovens	Promove a abscisão das folhas, flores e frutos; retarda o crescimento das gemas axilares; acelera a maturação dos frutos
Ácido abscísico	Folhas “maturas”, frutos e coifa radicular	Suprime o crescimento das gemas caulinares (apical e axilares); promove crescimento da raiz; tem papel na resposta ao stress hídrico (o aumento da sua concentração induz fecho de estomas); promove a senescência foliar; promove a dormência das sementes

2.6.2 Tropismos

Os tropismos são orientações de crescimento das plantas como resposta a estímulos externos, e que resultam na curvatura dos seus órgãos em direção (tropismo positivo) ou no sentido oposto (tropismo negativo) ao estímulo. Três tipos de tropismo são aqui considerados: fototropismo, gravitropismo e tigmotropismo. Em qualquer dos casos, os tropismos têm um valor adaptativo das plantas ao meio em que vivem, por exemplo, permitindo às folhas obter mais luz e à raiz crescer em direção à fonte de água e nutrientes.

Fototropismos são respostas de crescimento da planta a uma fonte de luz unidirecional (Fig. 2.31a). O fototropismo do caule da planta em direção à fonte de luz é um exemplo de fototropismo positivo, enquanto que o crescimento da raiz no sentido oposto ao da fonte de luz é um exemplo de fototropismo negativo. O fototropismo ocorre como resposta a uma distribuição diferencial da hormona auxina no caule. A auxina, produzida nos meristemas apicais do caule, acumula-se em maior concentração na zona do caule oposta àquela de onde provem a luz. Dado que a auxina aumenta a plasticidade da parede celular das células vegetais, dá-se uma alongação preferencial das células nesta zona. O fenómeno do fototropismo foi longamente investigado desde o fim do século XIX e resultados de algumas das experiências mais elucidativas estão esquematizadas na figura 2.32.

Gravitropismos (também denominados geotropismos) são respostas de da planta à força da gravidade. Geralmente resultam no crescimento vertical da raiz em direção à terra, e no do caule em sentido contrário. O caule de uma planta colocada na posição horizontal depressa reorienta o seu crescimento na direção do afastamento da terra como esquematizado na Figura 2.31b. O gravitropismo também ocorre como resposta a uma distribuição diferencial da hormona auxina no caule, que se acumula na região mais perto da terra.

Tigmotropismos são respostas das plantas ao toque. Um exemplo de tigmotropismo é o crescimento das gavinhas do feijoeiro em redor de caules ou outros objetos (Fig. 2.31c). Auxina e etileno parecem estar envolvidas nos tigmotropismos.

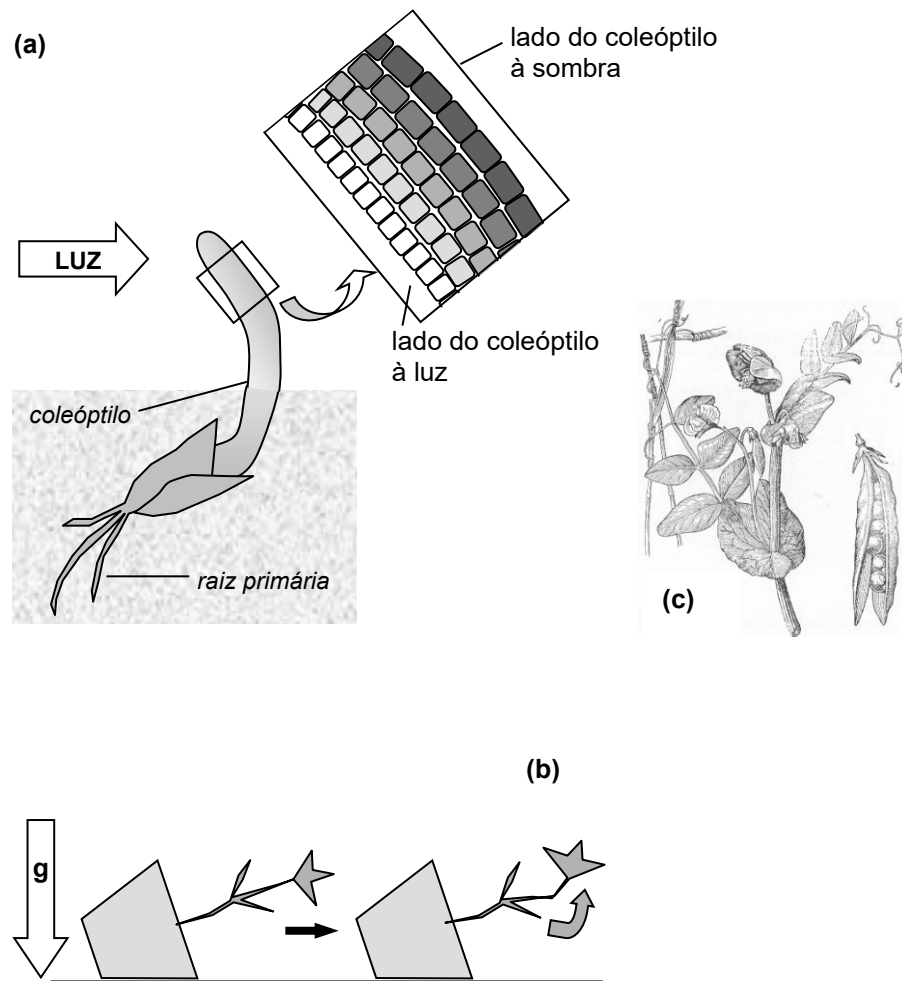


Figura 2.31 - Tropismos. (a) Fototropismo positivo do caule de uma planta (coleóptilo de semente de cevada). Note como o caule encurva em direção à luz, devido à mais rápida elongação das células do lado do caule às escuras. (b) Gravitropismo negativo de um caule (contrário à força da gravidade). (c) Tigmotropismo.

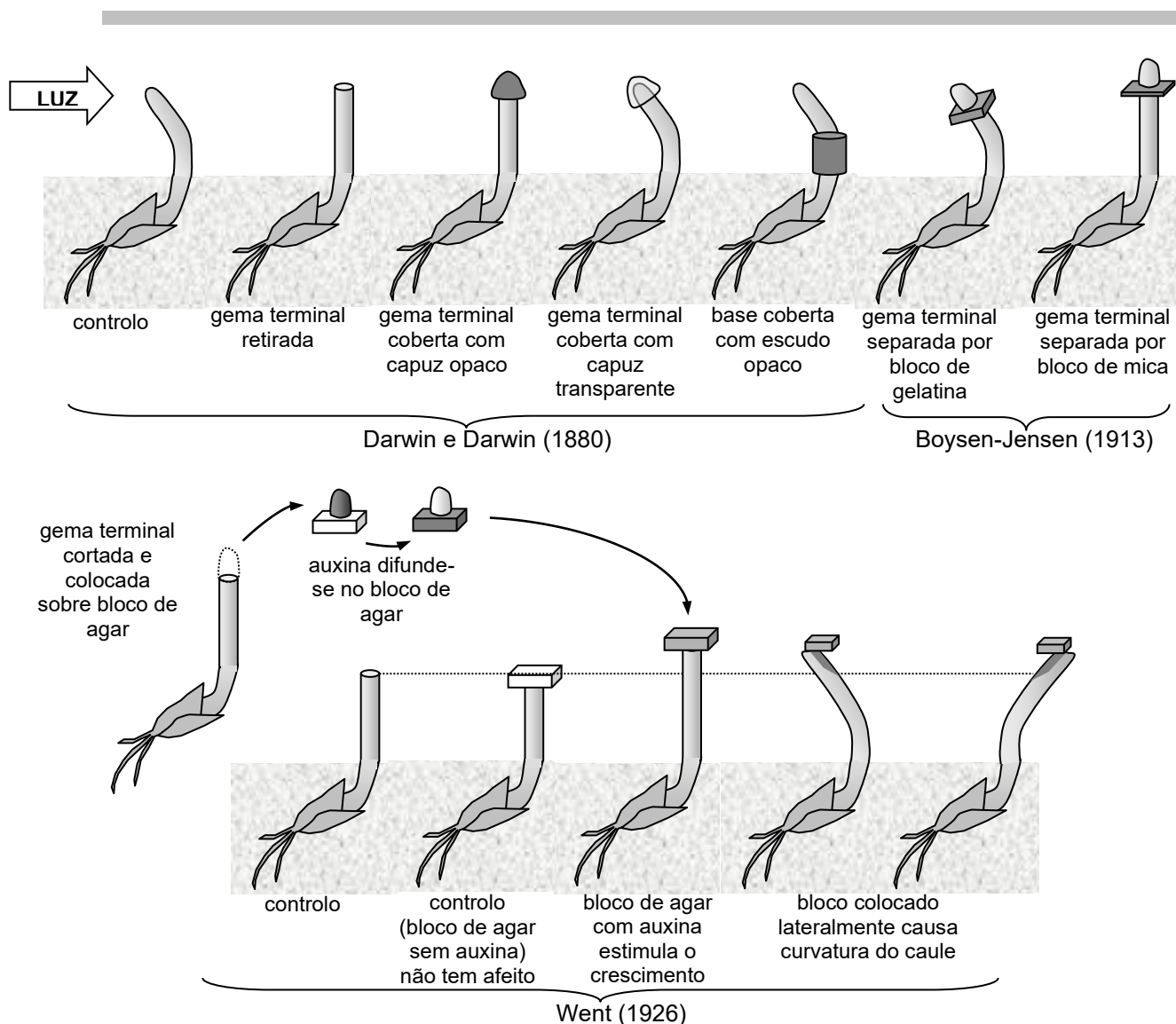


Figura 2.32 - Experiências de fototropismo. Darwin & Darwin (1880) concluem que apenas a gema terminal do coleóptilo é capaz de *sentir* a direção da luz, mas a resposta de curvatura do caule só ocorre abaixo da gema. O "sinal" de resposta à luz deve movimentar-se da gema terminal para baixo. Boysen-Jensen (1913) concluem que o "sinal" atravessa através de uma barreira permeável (bloco de gelatina), mas não através de uma barreira sólida (mica), sugerindo que o sinal é um composto químico móvel. Went (1926) isolou o sinal químico indutor da curvatura do ápice do coleóptilo, como sendo uma hormona *auxina*.

2.6.3 Fotoperíodismo

Todos os organismos eucariotas são influenciados pelos ciclos de dia e de noite. Em particular, muitas respostas de crescimento e desenvolvimento das plantas são controladas pela duração relativa dos períodos de luz e

escuro no ciclo diário de 24 horas. Estas respostas fisiológicas a alterações sazonais, e medidas em termos de fotoperíodo, são *fotoperiodismos*. Uma das reações de fotoperiodismo mais óbvias é a floração das angiospérmicas.

⁵³ Muitas plantas que florescem no Outono, como os crisântemos ou a soja, são exemplos de *plantas de dia curto*.

⁵⁴ Muitas plantas que florescem na Primavera e início de Verão, como a alface, o espinafre ou a íris, são *plantas de dia longo*.

As plantas podem ser classificadas em dois tipos principais, no que se refere à floração: (a) *plantas de dia curto*⁵³, iniciam a floração quando o período de luz é menor do que um determinado *fotoperíodo crítico*; (b) *plantas de dia longo*⁵⁴, iniciam a floração quando o período de luz é superior a um dado valor de *fotoperíodo crítico*. Em qualquer destes casos, é na realidade a extensão do período de escuridão que determina a reação de floração. Existe ainda um grupo de plantas em que a floração não é afetada pelos períodos de luz e escuridão - *plantas de dia neutro* (ex. tomate ou roseira).

A floração está ligada à presença de um pigmento azul, o *fitocrómo*. Este existe em duas formas, P_r e P_{fr} , interconvertíveis (Fig. 2.33) pela absorção de luz vermelha de dois comprimentos de onda distintos. P_r , a forma biologicamente inativa do pigmento, ao absorver luz vermelha (660 nm) converte-se na forma P_{fr} , biologicamente ativa. Esta última, por sua vez, ao absorver luz no vermelho longínquo (730 nm), ou após longos períodos de escuro, converte-se na forma P_r . Deste modo, quando a forma P_{fr} é maioritária em relação a P_r , as reações biológicas influenciadas pelo fitocrómo dão-se, caso contrário as reações não ocorrem.

No caso particular da floração, quando a forma P_{fr} é maioritária, a floração é bloqueada, caso contrário a planta floresce. O fitocrómo tem também função determinante noutros respostas das plantas, como é o caso da germinação de sementes ou o crescimento do caule de plantas etiolada.

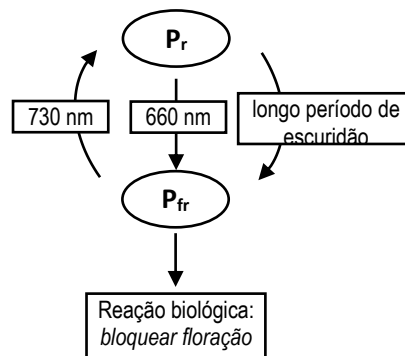


Figura 2.33 – Funcionamento do fitocrómo e sua relação com a floração.

Questões de aprendizagem

- 2.1 Compare os ciclos de vida de um feto, de uma conífera e de uma planta com flor.
- 2.2 Compare as monocotiledóneas e as dicotiledóneas quanto à estrutura da raiz, caule e folhas.
- 2.3 Descreva o transporte de fluido floémico e xilémico nas plantas vasculares. Caracterize as células envolvidas nos dois processos de transporte.
- 2.4 O cultivo intensivo de espécies vegetais pode resultar no empobrecimento dos solos. Para além da adição de fertilizantes químicos (com consequências nefastas), que outras ações se poderão tomar para evitar o empobrecimento dos solos no cultivo de (a) espécies leguminosas e (b) espécies não leguminosas?
- 2.5 Quais as características evolutivas adquiridas pelas angiospérmicas, que fazem deste o grupo de plantas o de maior diversidade e dispersão na Terra atual?
- 2.6 Compare as diversas formas como as plantas interagem com o meio ambiente.

Referências

Greuter, W.; McNeill, J.; Barrie, F. R. (eds.) (1994). *Report on Botanical Nomenclature — Yokohama, 1993: XV International Botanical Congress, Tokyo, Nomenclature Section, 23 to 27 August 1993*. Berlin: Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem. 265 pp. ISBN 3921800382 / 978-3921800386.