

Carlos Aguiar

Arquitetura de plantas



Escola Superior Agrária de Bragança
2014

Carlos Aguiar

Arquitetura de Plantas

Instituto Politécnico de Bragança
Escola Superior Agrária
2014

Título: Arquitetura de Plantas

Autor: Carlos Aguiar

Edição: Instituto Politécnico de Bragança, Escola Superior Agrária

ISBN: 978-972-745-178-4

© 2014

Prólogo

A arquitetura de plantas, o objeto maior deste livro, é o ramo da morfologia vegetal especializado no estudo integrado da natureza e do arranjo espacial das partes das plantas. Embora se sirva de conceitos e termos cuja origem recua, em muitos casos, ao séc. XVII, a arquitetura de plantas desenvolveu-se tardiamente, a partir da segunda metade do séc. XX.

A fenologia, outro tema deste documento, tem por objeto fenómenos biológicos recorrentes e a sua variabilidade em função das condições ambientais. Nesta publicação optou-se por uma abordagem descritiva da fenologia, restringindo-a à descrição dos chamados estádios fenológicos, percorridos pelas plantas ao longo dos seus ciclos vegetativo e reprodutor.

Este texto tem por destinatários alunos de nível universitário de agronomia e silvicultura, com um domínio razoável dos conceitos básicos de morfologia externa e interna (anatomia) das plantas-com-semente. Neste sentido é um prolongamento (com algumas matérias comuns) de um Manual de Botânica a ser publicado em 2015 (Aguiar, 2015).

Não preciso de me perder em grandes considerações para justificar a importância do domínio destas matéria sem disciplinas aplicadas de ciências agrárias, como

sejam a arboricultura, a viticultura, a silvicultura ou mesmo a horticultura. O texto justificar-se-à a si próprio, espero.

Ficam muitos caminhos para explorar. Espero numa próxima edição abordar ou aprofundar questões tão importantes como o efeito da disponibilidade de recursos na estrutura da canópia, a seleção de modelos de poda em função da posição das inflorescências, a resposta das plantas lenhosas a diferentes tipos de corte, e a arquitetura das plantas herbáceas, com especial incidência nas leguminosas. A fenologia também precisa de ser mais aprofundada.

No Quadro 1 expõem-se as abreviaturas, siglas e expressões latinas adotadas.

Quadro 1. Abreviaturas, siglas e expressões latinas.

Bras.	– em português do Brasil
ca.	– <i>circa</i> , aproximadamente.
cv.	– cultivar.
e.g.	– <i>exempli gratia</i> , por exemplo.
excl.	– <i>excluso</i> , excluído.
fam.	– família.
gén.	– género
i.e.	– isto é.
ing.	– em língua inglesa .
inc.	– <i>incluso</i> , incluído.
lat.	– em latim.
M.a.	– milhões de anos antes do presente.
MS	– matéria seca.
n.b.	– <i>nota bene</i> , preste atenção.
o.m.q.	– o mesmo que.
p.p.	– <i>pro parte</i> , uma parte.
s.l.	– <i>sensu lato</i> , num sentido alargado do termo.
s.str.	– <i>sensu stricto</i> , num sentido estrito do termo.
sin.	– sinónimo.
sing.	– singular.
sp.	– espécie não determinada.
sp.pl.	– várias espécies.
subsp.	– subespécie.
vd.	– <i>vide</i> , ver
v.i.	– <i>vide infra</i> , ver mais adiante
v.s.	– <i>vide supra</i> , ver antes
vs.	– <i>versus</i> , contra

1. Variação morfológica intraespecífica

É uma evidência empírica inquestionável que os indivíduos de uma espécie não são todos iguais. A variabilidade intraespecífica da forma das plantas tem três origens:

- Variação genética (= plasticidade genética);
- Variação ontogenética (= plasticidade ontogenética);
- Variação (de causa) ambiental (= plasticidade fenotípica).

A **variabilidade genética** (ing. *genetic variability*) intraespecífica é a matéria-prima da evolução sobre a qual atua a seleção natural. As características genéticas de cada indivíduo são fixadas no ato da fecundação: este momento chave do ciclo de vida dos seres sexuados é independente das condições ambientais. O genoma antecede e controla a forma. À escala da população uma elevada diversidade genética reflecte-se, geralmente, numa elevada diversidade morfológica (= fenotípica). Por alguma razão, pese embora a sua sensibilidade a factores ambientais, a avaliação da variabilidade dos caracteres morfológicos (= caracteres fenotípicos) é a forma mais simples e expedita de medir a diversidade genética em melhoramento de plantas (Fufa *et al.*, 2005).

A **variação ontogenética** (ing. *ontogenetic variability*) abrange as diferenças entre os indivíduos, ou partes de indivíduos, juvenis e adultos. A transição da fase juvenil para a adulta está associada à capacidade de produzir flores: só as plantas ou as partes adultas de uma planta produzem flores. As alterações morfológicas e fisiológicas que subjazem esta transição são geneticamente determinadas. Nas plantas herbáceas a passagem da fase juvenil para a adulta é acompanhada por uma acentuada redução das taxas de crescimento. Nas plantas lenhosas a base da planta permanece com frequência juvenil, enquanto na extremidade da copa se diferenciam ramos adultos. Os ramos epicórmicos implicam uma regressão à condição juvenil. Para antecipar a floração das árvores de fruto colhem-se garfos ou borbulhas na extremidade das copas árvores, evitando-se colher material para enxertia na base da copa ou ramos epicórmicos. Os ramos juvenis, como se verá, são eretos, vigorosos e geralmente possuem entrenós longos. As folhas juvenis, muitas vezes, são maiores (*e.g. Eucalyptus*), mais dentadas ou espinhosas (*e.g. Quercus rotundifolia* «azinheira») do que as folhas adultas; a presença de espinhos é também mais frequente nos estádios juvenis.

A **plasticidade fenotípica** (ing. *phenotypic plasticity*) é a capacidade de um genótipo produzir diferentes fenótipos em resposta a distintas condições ambientais (Pigliucci, 1997). Por outras palavras, é a capacidade



Figura 1. Folhas de crescimento de indeterminado. A *Welwitschia mirabilis* (Welwitschiaceae, Gnetidae) tem apenas duas folhas que persistem e crescem durante toda a vida desta longeva e extraordinária planta. Deserto do Namibe, Ang. Fotografia cedida pelo Prof. J.C. Costa.

Figura 2. Caules articulados em *Casuarina equisetifolia* (Casuarinaceae). N.b. articulações (zonas descoradas) precedidas por pequenas folhas escamiformes escuras e frutos semelhantes a pequenas pinhas.



demonstrada pelas plantas em modificar a sua morfologia e fisiologia em resposta a alterações ambientais. Esta capacidade tem um controlo genético indireto porque nem todas as plantas têm a mesma plasticidade fenotípica. A plasticidade fenotípica é, então, uma consequência da interação ambiente-genoma. No próximo ponto defende-se que a enorme plasticidade fenotípica que caracteriza as plantas (frente aos animais) é facilitada pela sua natureza modular. Os caracteres dependentes de longos períodos de atividade meristemática (*e.g.* dimensão do corpo, número de folhas ... arquitetura) estão mais sujeitos à influência do ambiente e são tendencialmente mais plásticos do que os caracteres rapidamente diferenciados (*e.g.* forma da inflorescência e estrutura da flor) (Stebbins, 1950). A plasticidade fenotípica tem um enorme valor adaptativo porque as plantas são sésseis e habitam um mundo com uma distribuição dos recursos espacial e temporalmente heterogênea.

2. Organização do corpo das plantas-com-semente

As plantas têm apenas três órgãos: raiz, caule e folhas. Todas as estruturas das plantas, desde o tronco à flor, resultam de modificações evolutivas ou ontogénicas de um destes três órgãos.

As raízes e os caules exibem a nível anatómico uma simetria radial e a maioria tem um crescimento indeterminado. As folhas, pelo contrário, são, salvo raras exceções, determinadas e de simetria bilateral. Nos órgãos de **crescimento determinado**, como sejam as folhas e alguns tipos de caules (*e.g.* esporões), o crescimento e a diferenciação estão sujeitos a um estreito controlo genético, pouco sensível a factores ambientais. As folhas representam um caso extremo de determinação porque, concluída a sua diferenciação, mantêm a mesma forma e estrutura interna até à senescência (= morte). Estão descritas algumas, muito raras, exceções. As folhas têm crescimento indeterminado, por exemplo, na *Welwitschia mirabilis* (*Welwitschiaceae*, *Gnetidae*) (Figura 1) e em vários membros da família das *Gesneriaceae* (*Magnoliidae*).

As folhas inserem-se, num padrão regular, obliquamente nos **nós** (= **verticilos caulinares**) (Figura 3-D, Figura 4). A porção de caule entre dois nós sucessivos chama-se **entrenó**. Nas *Ephedraceae* «éfedras» e nas *Casuarinaceae* «casuarinas» os entrenós destacam-se com facilidade, são **articulados** (Figura 2). Na axila de cada folha encontra-se pelo menos uma **gema**, *i.e.* um aglomerado de células indiferenciadas com capacidade meristemática, envolvido por esboços de folhas complementado, ou não, por um revestimento externo de folhas de proteção escamiformes (catafilos). A queda das folhas deixa uma **cicatriz folhear** no nó, cuja forma tem valor diagnóstico em algumas famílias de plantas-com-flor (*e.g.* *Moraceae*) (Figura 11-D).

Na extremidade distal dos ramos situa-se uma **gema apical**, e no seu interior um meristema apical caulinar. As **gemas axilares**, e os respetivos meristemas axilares, localizam-se, como se depreende do termo, na axila das folhas: são exclusivamente caulinares (Quadro 2, Figura 3-D).

As raízes inserem-se, geralmente, no **colo** (região de encontro do caule com o sistema radicular) ou noutras raízes. As **raízes adventícias** (*vd.* Quadro 3), por definição, surgem em qualquer ponto da parte aérea, sobretudo nos nós dos caules, imediatamente abaixo da inserção das folhas. As raízes jamais possuem folhas embora, por vezes, possam diferenciar gemas adventícias que mais tarde dão origem a novos caules, designados, respectivamente, nas plantas lenhosas por **pôlas radícula-**

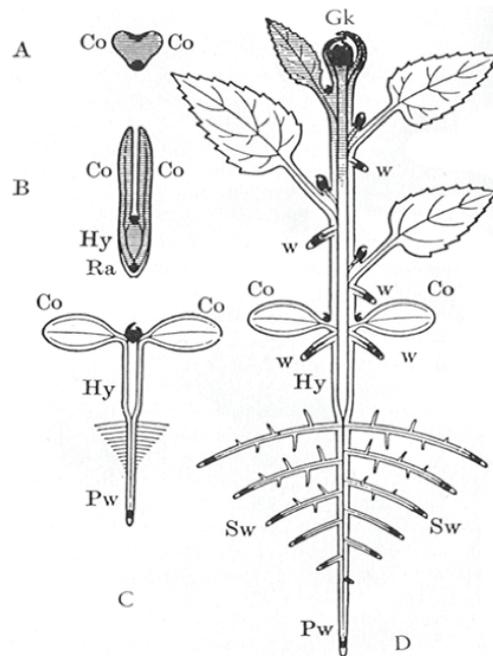


Figura 3. Estrutura do embrião e do cormo. A) Embrião jovem: Co – cotilédone. B) Embrião maduro (de uma semente): Hy – hipocótilo; Ra – radícula. C) Plântula: Pw – raiz primária. D) Estrutura do cormo de uma angiospérmica: Gk – gema apical; Sw – raízes laterais; w – raízes adventícias; n.b. gemas axilares.

Figura 4. Estrutura do cormo: plântula de *Lupinus albus* (*Fabaceae*). N.b. cotilédones; comparar com a figura anterior.



res e nas plantas herbáceas vivazes por **rebentos de raiz** ou **rebentos radiculares**.

Nas plantas-com-semente a formação do **cormo** (= corpo das plantas) inicia-se com a germinação da semente e, implicitamente, com a retoma do crescimento do embrião. Este consta geralmente de (Figura 3-B):

Quadro 3. Alguns termos e conceitos fundamentais de organografia vegetal e biologia da evolução de uso corrente na bibliografia.

Conceito	Definição
Organografia vegetal	
Concrescência (= coerência)	Partes semelhantes unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto ; e.g. em muitas espécies as pétalas estão soldadas entre si (<i>i.e.</i> concrescentes), formando um tubo, dizendo-se a corola simpétala.
Adnação (= aderência)	Partes distintas unidas entre si, desenvolvendo-se e crescendo em conjunto ; e.g. no clado das asteridas os estames estão soldados (= aderentes ou adnados) ao tubo da corola dizendo-se, por isso, epipétalos.
Crescimento determinado	Tipo de crescimento, geralmente rápido, automaticamente interrompido assim que uma estrutura geneticamente determinada é concluída.
Crescimento indeterminado	Tipo de crescimento eventualmente ilimitado, cuja suspensão ou interrupção não se deve, primariamente, a causas genéticas.
Livre	Vocabulo usado para designar partes não concrescentes, nem aderentes ; e.g. carpelos livres de um gineceu apocárpico.
Proximal (= anterior ou adaxial)	Diz-se da parte de um órgão que está mais próxima do eixo ou do ponto onde se insere ; e.g. o pecíolo corresponde à parte proximal da folha.
Distal (= posterior ou abaxial)	O inverso de proximal ; e.g. o ápice da folha corresponde à parte distal da folha e o estigma tem uma posição distal no pistilo.
Adventício	Vocabulo usado para coadjuvar a designação de órgãos situados posições atípicas ; e.g. raízes de origem caulinar (= raízes adventícias).
Biologia da evolução	
Adaptação	Carácter morfológico ou funcional, produzido por seleção natural, que incrementa a probabilidade de sucesso reprodutivo dos indivíduos portadores no seu ambiente natural ; por consequência, um indivíduo diz-se adaptado quando a sua forma, fisiologia e comportamento (nos animais) lhe conferem uma elevada probabilidade de sobrevivência e reprodução em condições naturais.

Quadro 2. Tipologia dos meristemas vegetativos.

Critério/Tipo	Descrição	Subtipos
Quanto à origem		
Meristemas primários (ing. <i>primary meristems</i>)	A sua origem remonta às células embrionárias, sem que tenha ocorrido uma interrupção da atividades meristemática ; o adjetivo “primário” explicita a continuidade meristemática entre as células embrionárias e as células iniciais dos meristemas primários.	Meristema apical caulinar (ing. <i>shoot apical meristem</i>), meristema apical radicular (ing. <i>root apical meristem</i>), meristemas axilares (ing. <i>axillary meristems</i>), meristema de espessamento* primário (ing. <i>primary thickening meristem</i>) e meristemas intercalares (ing. <i>intercalary meristems</i>)
Meristemas secundários (ing. <i>secondary meristems</i>)	Resultam da desdiferenciação celular (e.g. de células parenquimatosas), ou da reativação de células com capacidade meristemática temporariamente interrompida que ocorrem em regiões do caule e da raiz dominadas por células maduras	Câmbio vascular (ing. <i>vascular cambium</i>) (= câmbio libero-leñoso ou, simplesmente, câmbio), felogene (ing. <i>phellogen</i>) (= câmbio suberoso ou câmbio subero-felodérmico, ing. <i>cork cambium</i>) e meristema de espessamento secundário (ing. <i>secondary thickening meristem</i>)
Quanto à posição		
Meristemas apicais (ing. <i>apical meristems</i>)	Localizados nos ápices de caules ou raízes	Meristema apical caulinar e meristema apical radicular, meristema axilar
Meristemas laterais (ing. <i>lateral meristems</i>)	Revestem em extensão variável os órgãos axiais (caule e raiz) promovendo um aumento em diâmetro	Câmbio vascular, felogene, meristema de espessamento primário e meristema de espessamento secundário
Meristemas intercalares (ing. <i>intercalary meristems</i>)	Meristemas primários próprios das monocotiledóneas, embutidos entre tecidos já diferenciados	Meristema intercalar folhear (ing. <i>leaf intercalary meristema</i>); meristema intercalar caulinar (ing. <i>stem intercalary meristema</i>)

* Ou “de engrossamento”, primário ou secundário.

- **Radícula** (= raiz embrionária) – esboço de raiz;
- **Cotilédones** – filomas embrionários frequentemente ricos em reservas;
- **Plúmula** – esboço de caule com folhas embrionárias a envolverem um meristema apical.

Dois entrenós caulinares – o **hipocótilo** e o **epicótilo** – conectam, respectivamente, os cotilédones das eudicotiledóneas s.l. com a radícula e a plúmula. Nas *Po-*

aceae (= gramíneas) o primeiro entrenó do caule acima do cotilédone (= **escutelo**) designa-se por **mesocótilo**. O colo corresponde à zona de transição entre a raiz e o caule.

Antes de prosseguir com o estudo da arquitetura das plantas-com-semente convém dominar os termos e conceitos resumidos no Quadro 3 e a tipologia dos meristemas vertida no Quadro 2.

Volume e superfície nas plantas

As plantas, e todos os seres vivos que povoam o planeta Terra, são máquinas biológicas e como tal sujeitas à segunda lei da termodinâmica: para crescerem, reproduzirem-se ou, simplesmente, para permanecerem vivas, consomem e dissipam energia. A interrupção do consumo de energia acarreta a desorganização das células e a morte dos indivíduos. A energia consumida pelas plantas provém diretamente da luz visível emitida pelo sol capturada pela clorofila^[1]. As plantas são pouco eficientes na conversão da radiação solar em energia química (ATP) e poder redutor (NADPH₂) através da fotossíntese. Por outro lado, o CO₂, o principal nutriente carbonado das plantas, ocorre em concentrações muito baixas no ar (ca. 0.04%, 400 partes por milhão). A otimização evolutiva da captura da luz e da absorção de CO₂ fez-se através do aumento da superfície em detrimento do volume da parte aérea. O sistema radicular foi sujeito a uma pressão evolutiva análoga porque a solução do solo é muito diluída. A captura de nutrientes, sobretudo dos nutrientes de menor mobilidade (e.g. fósforo), depende da exploração de um grande volume de solo através de uma fina e extensa rede de raízes.

O aumento da relação superfície/volume nas plantas fez-se à custa de folhas laminares, e de raízes e caules de pequeno diâmetro. Como se acabou de referir, esta tendência evolutiva é uma consequência direta do facto das plantas serem seres fototróficos que concentram compostos inorgânicos a partir de soluções gasosas (ar) ou aquosas (regra geral água do solo) muito diluídas. François Hallé (2002) estima que a superfície externa da parte aérea de uma árvore com 40 m de altura possa ultrapassar 1 ha. A superfície das raízes é ainda maior. A relação superfície da parte aérea (canópia) /superfície da parte subterrânea (sistema radicular) é muito variável. Hallé (2002) refere um valor meramente indicativo de 1:130. Portanto, a superfície externa das raízes de uma árvore com 40 m de altura pode atingir os 130 ha!

Estrutura modular das plantas

Os animais são genericamente **seres unitários** (= não modulares): exibem um crescimento e uma estrutura determinados: o seu corpo não resulta da acumulação de unidades multicelulares discretas (vd. Quadro 3). As estruturas externa e interna dos animais unitários – e.g. o número de membros e a posição espacial do aparelho digestivo ou dos pulmões de um mamífero ou de uma ave – mantêm-se praticamente inalteradas durante o crescimento pós-embriónico. O volume e a massa do corpo estabilizam atingido o estado adulto.

Os insectos de metamorfoses completas (= insectos holometábolos) embora sofram modificações estruturais muito profundas durante o desenvolvimento, transitam de forma determinada entre os estádios de ovo, larva, crisálida e adulto, e os adultos são semelhantes entre si e de forma definitiva. A dimensão e as estruturas interna e externa dos seres unitários encontram-se sob um rigoroso controlo do genoma sendo, por isso, pouco sensíveis aos factores ambientais. Consequentemente, o seu corpo só em parte pode ser ajustado à disponibilidade de recursos. Este ajustamento ocorre antes ao nível da população através de variações da densidade populacional: se o alimento abunda multiplicam-se com celeridade; na falta de alimento morrem de fome em massa.

As partes em que se divide o corpo dos animais unitários estão organizadas hierarquicamente, são interdependentes e têm, aproximadamente, a mesma idade, ainda que coexistam células mais velhas e mais jovens. Hierarquizados porque são constituídos por um elevado número de tipos celulares especializados, organizados em múltiplos tipos de tecidos, de órgãos e, finalmente, de sistemas, com funções definidas e permanentes. A interdependência é tal que os indivíduos necessitam de todas, ou de quase todas, as suas partes para se manterem funcionais, e é impossível isolar os órgãos (e.g. numa cirurgia, sem o auxílio de tecnologias especializadas). A organização hierárquica e a interdependência funcional das partes resultaram, em muitas linhagens evolutivas de animais unitários, numa acentuada complexificação e numa estreita integração funcional do corpo. Em contrapartida, a totipotência celular^[2] reduziu-se, o que dificulta ou impede a reposição de partes perdidas por efeito da idade, doença, acidente ou predação (e.g. senescência células cerebrais, tecido cardíaco necrosado, ou a perda de membros ou órgãos).

As plantas são organismos modulares de crescimento indeterminado. **Modulares** porque constituídos pela repetição de unidades multicelulares discretas, *i.e.* por **módulos** (= **metâmeros**), de grande autonomia funcional (semi-autónomos). De crescimento indeterminado pelo facto de crescerem continuamente até à senescência (= morte), ainda que este crescimento possa ser interrompido por períodos de quiescência (= suspensão do desenvolvimento) mais ou menos alargados, nas estações desfavoráveis ao crescimento.

A estrutura modular apenas se concretiza na parte aérea do corpo das plantas. As raízes não se decompõem em módulos exteriormente evidentes e têm, como se verá, um crescimento oportunístico, dirigido pelos gradientes de oxigénio, água e nutrientes no solo. Os ramos, pelo contrário, são construídos através do “en-

[1] Secundariamente sem clorofila e heterotróficas (plantas parasitas e plantas saprófitas). Secundariamente porque os ancestrais das plantas heterotróficas eram foto-autotróficas.

[2] A totipotência celular é a capacidade de uma célula retomar a capacidade de se multiplicar (= capacidade meristemática) e dar origem a todos os tipos de células diferenciadas do organismo.

caixe” sucessivo, como numa construção de lego, de um módulo elementar – o **fitómero** – constituído por um entrenó, um nó e uma ou mais folhas com os respectivos meristemas axilares. Este módulo elementar, por sua vez, organiza-se em módulos de complexidade crescente; *e.g.* ramos e sistemas de ramos. O crescimento da parte aérea é menos oportunístico do que o das raízes, caso contrário a copa das árvores seria fortemente assimétrica e, nas latitudes mais elevadas do hemisfério norte, as árvores tombariam com a idade para sul. As flores são o módulo reprodutivo das angiospérmicas.

As plantas têm um corpo flexível em massa, volume e forma: indivíduos com a mesma idade podem ter um tamanho e fisionomia muito distintas. Diz-se, por isso, que as plantas têm uma grande plasticidade fenotípica. As plantas-com-flor (angiospérmicas) são mais plásticas do que as restantes plantas-vasculares (fetos e gimnospérmicas), facto que, aparentemente, ajuda a explicar o seu sucesso evolutivo.

As plantas ajustam o número, a disposição espacial e, como se refere mais adiante, a forma e a natureza dos módulos, *i.e.* ajustam a sua arquitetura, às condições ambientais (*e.g.* temperatura) e à disponibilidade de recursos (*e.g.* luz e nutrientes). Quando os recursos são abundantes os meristemas caulinares ativos são mais numerosos e produzem mais módulos, geralmente de maior dimensão: os caules são mais ramificados e mais longos, e as inflorescências mais numerosas e com mais flores. Em condições de escassez são construídos menos módulos, muitas vezes mais curtos, e em casos extremos é reduzido o número de partes; *e.g.* abscisão de ramos (= cladotose) e/ou folhas por efeito do ensombramento ou da escassez de água. O crescimento por módulos possibilita que as plantas ultrapassem, parcialmente, as limitações impostas à captura de recursos pela sua natureza sésil (imobilidade). Pela mesma razão, os animais sésseis geralmente também têm uma estrutura modular (*e.g.* corais). Como adiante se verá, perante a escassez de recursos, o sistema radicular tem um comportamento idêntico à parte aérea.

Além do número e do arranjo espacial dos módulos, o crescimento dos organismos modulares envolve duas outras componentes: a forma e a natureza dos módulos. As plantas pratenses sujeitas a uma herbivoria intensa tendem a apresentar folhas pequenas, entrenós curtos e um hábito prostrado. Num mesmo indivíduo, a dimensão dos entrenós e das folhas é influenciada pela exposição à luz: os ramos mais expostos ao sol têm, frequentemente, folhas mais pequenas, enquanto os ramos estiolados exibem entrenós mais longos e folhas maiores e mais delgadas e ricas em clorofila. Todos estes casos são exemplos de plasticidade fenotípica porque as alterações na forma são controladas por factores am-

bientais. Pelo contrário, a diferenciação de flores, a formação de tubérculos ou a formação de rosetas folheares implicam mudanças radicais na **natureza dos módulos** e têm um controlo genético direto.

As células, os tecidos e os órgãos das plantas, ao contrário do ocorrido nos animais unitários, não têm a mesma idade. Num tronco as células diminuem de idade de dentro para fora e num ramo as folhas proximais são mais velhas do que as folhas distais.

As células vegetais são, genericamente, totipotentes. Esta propriedade, conjugada com a estrutura modular, explica a facilidade com que as plantas repõem ou compensam a perda de partes. Quando uma árvore perde uma fração significativa da sua copa ativam-se gomos dormentes, ou diferenciam-se meristemas adventícios, que iniciam a reconstrução da região danificada da copa. Em casos extremos a copa de uma árvore pode ser rolada (= totalmente eliminada) e novamente restaurada. Rolam-se as copas das árvores de *Castanea sativa* (Fagaceae) «castanheiro» infectadas com doença da tinta (*Phytophthora cinnamomi*, *Heterokontophyta*) para estimular a emissão de raízes sãs e conter o avanço da doença no sistema radicular; poucos anos depois as árvores têm uma nova copa e um sistema radicular parcialmente renovado. Uma argumentação análoga é utilizada para explicar a facilidade com que se propagam vegetativamente as plantas, com fragmentos de caules, de raízes ou folhas, com gomos isolados ou, ainda, com pequenos aglomerados de células nas técnicas de micropropagação.

Algumas espécies lenhosas, e as plantas herbáceas com intensa propagação vegetativa (*e.g.* por rizomas ou bolbos), são virtualmente imortais porque as partes que, por qualquer razão, colapsam são continuamente substituídas por outras novas. A resistência à herbivoria das plantas pratenses resulta, também, da sua estrutura modular: os animais herbívoros consomem biomassa aérea que posteriormente é restituída por meristemas intercalares e/ou por meristemas axilares. Em alternativa ou em complemento à reposição, as partes perdidas podem ser compensadas por um crescimento mais vigoroso, mais ou menos descentralizado, de outras. Os frutos das árvores-de-fruto comerciais têm maior calibre, e mais sementes, se um número significativo de flores for eliminado com uma poda em verde, por métodos químicos ou por uma geadá tardia.

A totipotência celular e a semi-autonomia dos módulos que compõem as plantas permitem que o crescimento, ao nível do indivíduo, seja matematicamente modelado de forma análoga a uma comunidade de organismos similares e independentes, correspondendo, neste caso, cada “organismo” a um módulo individual.

As plantas estão “condenadas” a crescer continuamente. Por quatro causas maiores. A imobilidade confere-lhes uma grande susceptibilidade à herbivoria e à competição pela luz. A herbivoria só pode ser compensada pela reposição de partes perdidas; o acesso à luz depende, em muitas plantas, da emissão de caules com folhas acima da canópis dos competidores diretos. A degradação dos sistemas fotossintético e vascular com o tempo é, também, resolvida pela continuidade do crescimento porque a capacidade de reparação destas funções é limitada. A reposição ou substituição de partes, ao nível do tecido e do órgãos, é determinante para assegurar a perenidade no funcionamento do corpo das plantas. A substituição e reparação de tecidos e órgãos nos animais são limitados; estes processos desenrolam-se à escala da célula. Nas plantas parar de crescer é morrer; nos animais a morte está na imobilidade.

Os mecanismos de degradação dos sistemas vascular e fotossintético estão bem esclarecidos. A água que preenche os vasos e traqueídeos do xilema encontra-se sob tensão. Consequentemente, os gases têm tendência a segregarem-se em bolhas microscópicas que podem coalescer, formar bolhas maiores e obstruir os elementos condutores do xilema. Designa-se este fenómeno por embolia. As plantas têm mecanismos para se defenderem da embolia que não evitam, porém, uma lenta perda de eficiência do sistema condutor (*i.e.* da condutância hidráulica).

A capacidade de conversão da energia da luz em cadeias carbonadas de alta energia vai decaindo à medida que as folhas vão envelhecendo. Por quatro razões:

- Fotodegradação do sistema fotossintético – a incidência da luz nas folhas origina a formação de radicais livres que danificam as membranas cloroplásticas e os fotopigmentos; a eficiência fotossintética começa a decrescer logo após a expansão das folhas, muito antes destas entrarem em senescência;
- Degradação mecânica, herbivoria e parasitismo das folhas – as folhas estão sujeitas a abrasão (*e.g.* danos causados por grãos de areia ou sais transportados a grande velocidade pelo vento) e rasgam-se, sendo consumidas ou parasitadas com alguma facilidade;
- Ensombramento das folhas por efeito do crescimento – uma vez que os ramos, enquanto funcionais, se alongam continuamente, as folhas mais velhas vão ficando relegadas para as camadas mais profundas da copa, cada vez mais ensombradas, até que os seus consumos respiratórios de energia ultrapassam os ganhos fotossintéticos;
- Acumulação de substâncias tóxicas – as folhas degradam-se naturalmente pela acumulação de substâncias tóxicas transportadas dissolvidas na corrente respiratória a partir do solo, ou produzidas pelo

metabolismo secundário.

A produção de novas das folhas implica, mais tarde ou mais cedo, a eliminação das folhas mais velhas disfuncionais. O *turnover* das raízes finas é também muito elevado. Parte dos caules é eliminada por cladoptose (*v.i.*). As plantas retêm partes não funcionais, concretamente xilema e tecidos associados, nas camadas mais profundas do seu corpo. Embora mortas, é atribuída a estas células uma função acrescida de suporte. Este mecanismo não existe nos animais.

As estruturas reprodutivas das plantas, ao invés do corpo vegetativo, têm uma organização hierárquica e uma estrutura determinada. Na flor completa as pétalas sucedem-se às sépalas, os estames às pétalas e o gineceu ao androceu. Esta sequência tem um controlo genético preciso. Com a formação da flor extingue-se o meristema que lhe deu origem. A dimensão e a estrutura das partes dos órgãos reprodutivos das plantas são mais estáveis (menos plásticas) do que o corpo vegetativo. Este facto, somado com a diversidade morfológica e funcional das estruturas reprodutivas e a sua estabilidade evolutiva, explica a sua importância na identificação e classificação dos seres vegetais.

A natureza modular das plantas torna a sua identificação bastante mais complexa que a dos animais unitários. Muitos animais podem ser positivamente identificados com base na silhueta, no tamanho, na cor, na postura corporal ou até no movimento. Por isso as aves ou os mamíferos são normalmente representados em corpo inteiro nos guias de campo. A fisionomia das plantas, por exemplo de uma árvore ou de um arbusto, é francamente menos informativa. A identificação das plantas obriga a uma observação visual de proximidade, por vezes com recurso a lupas de bolso, da inserção e forma das folhas, dos pelos das folhas, da estrutura da flor, dos frutos, entre outros aspectos. Ainda assim, sobretudo em ambientes tropicais, a forma das árvores e arbustos pode ser de grande utilidade para determinar a identidade de indivíduos, ou de populações de indivíduos de uma mesma espécie. Quando se observam povoamentos arbóreos em fotografia aérea, ou em contraluz, é fácil distinguir a silhueta de uma *Castanea sativa* (*Fagaceae*) «castanheiro», de uma *Tilia* (*Malvaceae*, *Tilioideae*) «tília» ou de um *Pinus pinea* (*Pinaceae*) «pinheiro-manso».

Uma outra importante diferença separa as plantas dos animais. Num estágio inicial do seu ciclo de vida dos animais diferencia-se um grupo de células da qual derivarão os gâmetas. Estas células, ditas **germinais**, não ocorrem nas plantas. Nas plantas as células que se diferenciam em gâmetas não estão pré-determinadas numa fase embrionária porque o destino das células formadas nos meristemas é flexível (Hallé, 2002). Nos

Quadro 4. Tipos de simetria.

Tipo de simetria	Descrição	Exemplo
Simetria por metameria	Repetição de elementos estruturais ao longo de um eixo.	Repetição do módulo elementar caulinar – o fitómero – constituído por um entrenó, um nó e uma ou mais folhas com os respectivos meristemas axilares.
Simetria radial	Repetição de um número variável de elementos estruturais, com um mesmo ângulo, em torno de um eixo.	Pétalas em redor do eixo floral (= receptáculo) ou a disposição radial dos tecidos no caule e na raiz.
Simetria bilateral	Repetição de elementos estruturais nos dois lados de um plano de simetria; simetria predominante no reino animal.	Flores zigomórficas (com um plano de simetria) e folhas dorsiventrais; comum nas flores polinizadas por insetos.

seres unitários as mutações somáticas (nas células não reprodutivas) não são transmitidas à descendência. Nos seres modulares nada impede que uma mutação somática ocorrida num determinado ponto da copa não possa ser transmitida, por via assexual ou sexual, à descendência (Hallé, 2002). Por outro lado, as células vegetais estão permanentemente expostas a radiações ionizantes. O efeito mutagénico destas radiações provavelmente incrementa a variabilidade genética e acelera as taxas de evolução, em particular nas espécies onde prepondera a reprodução assexuada.

A modularidade tem outra consequência importante: permite que os módulos evoluam de forma quase independente sem alterar significativamente o funcionamento de outras partes. Por exemplo, as flores podem estar sujeitas a uma grande pressão de seleção pelos polinizadores enquanto o corpo vegetativo se mantém inalterado (*i.e.* em estase evolutiva).

Simetria

A simetria, por definição, consiste na repetição regular, geneticamente determinada, de elementos estruturais iguais ou similares (Figura 5). No Quadro 4 descrevem-se os três tipos de simetria encontrados no corpo das plantas.

As regras das simetrias por metameria e radial codificadas no genoma controlam a disposição espacial dos módulos elementares que constituem o corpo das plantas (fitómeros). Nas plantas estes tipos de simetria emergem, diretamente, da sua natureza modular. A forma dos indivíduos resulta da interação dessas regras com o ambiente, *e.g.* com a disponibilidade de água e nutrientes no solo. Uma programação completa do corpo das plantas, para além de incompatível com a volatilidade temporal intrínseca dos habitats das plantas, exigiria muito mais informação do que a requerida



Figura 5. Simetria. A) Simetria radial: flor de *Hibiscus rosa-sinensis* (Malvaceae), *n.b.* estames monadelfos. B) Simetria bilateral: folhas dorsiventrais de *Quercus lusitanica* (Fagaceae). C) Simetria por metameria: caule de *Galium aparine* (Rubiaceae).

na programação da metameria, da simetria radial e da estrutura dos fitómeros. As regras de simetria, conjugadas com a estrutura modular, são, então, uma solução evolutiva parcimoniosa (simples e que exige pouca informação) para gerar, em resposta ao ambiente, formas complexas e plásticas (plasticidade fenotípica), mas, ao mesmo tempo, evolutivamente flexíveis, *i.e.* sensíveis a pressões de seleção de índole diversa. A prontidão para mudar é uma característica fundamental das plantas.

3. Fenologia

3.1. Ciclo floral

Ciclo floral

As flores cumprem, de forma sequencial, um conjunto de fases, que em conjunto constituem o **ciclo floral** (= **ciclo reprodutivo ou reprodutor**). Primeiro os meristemas vegetativos volvem competentes para produzir flores (indução floral). A evidência de flores a nível meristemático marca a iniciação floral. Na fase

de botão floral as flores por abrir (botões florais), involucradas pelo cálice, organizadas, ou não, em inflorescências, são macroscopicamente visíveis. Concluída a diferenciação da flor verifica-se a **ântese** (= **floração**), *i.e.* a abertura da flor ao exterior, geralmente através da deflexão de sépalas e pétalas. Durante a ântese ocorrem a deiscência das anteras, a polinização, a fecundação e o início da formação do fruto e da semente, temas detalhados mais adiante. A deiscência das anteras pode anteceder, ser simultânea, ou suceder a polinização; a ordem das restantes etapas da ântese é constante. Finda a ântese dá-se a **senescência da flor**; o perianto e os estames escurecem e perdem turgidez e morrem; geralmente ambas as estruturas acabam por tombar no solo.

A formação do fruto e da semente principia com um aumento de volume do ovário e das sementes. Na maturação do fruto e da semente o fruto para de crescer e adquire o fenótipo (cor, forma, composição, etc.) que lhe é característico. Nesta fase a maior parte das sementes (sementes ortodoxas) perde água, adquire resistência à secura e entra em quiescência (suspensão do desenvolvimento). Na dispersão, consoante as espécies, os frutos libertam as sementes (frutos deiscentes) ou dispersam-se em conjunto com estas (frutos indeiscentes).

Indução e iniciação florais

A capacidade de produzir flores – a **indução floral**^[3] – é causada por um conjunto complexo de sinais endógenos (*e.g.* activação endógena dos genes envolvidos na iniciação floral) e exógenos (*e.g.* exposição temporária ao frio [vernalização], comprimento do dia, exposição à secura ou fertilização azotada, sobretudo amoniacal). Uma vez iniciado o meristema evolui para reprodutivo na ausência de estímulos. A indução floral é um fenómeno fisiológico, hormonalmente regulado, sem uma tradução morfológica a nível meristemático. Com a **iniciação floral** (= **diferenciação floral**) verifica-se a conversão anatômica (observável ao microscópio) dos meristemas vegetativos em meristemas reprodutivos. Alguns exemplos. Nas cultivares mais produtivas de *Triticum aestivum* (*Poaceae*) «trigo-mole» a iniciação floral depende da exposição a um prolongado período de frio. Na *Mangifera indica* (*Anacardiaceae*) «mangueira» a iniciação floral é impulsionada pela escassez de água no solo. A exposição à luz dos gomos dormentes favorece a diferenciação de cachos em *Vitis vinifera* (*Vitaceae*) «videira-europeia». O *Coffea arabica* (*Rubiaceae*) «cafeeiro» diferencia flores com dias curtos. Nos trópicos o fotoperíodo é permanentemente indutivo; a diferenciação floral intensifica-se com a chegada da

estação seca, quando a temperatura desce e se verifica um stresse moderado de água no solo (Majerowicz & Söndahl, 2005). A diferenciação das inflorescências e das flores não é simultânea. Nas videira a indução floral dá-se em Março, as inflorescências diferenciam-se em Maio; a maior parte das flores somente no ano seguinte, ao abrolhamento (Março) (Magalhães, 2008).

Os meristemas reprodutivos começam por diferenciar a inflorescência, designam-se nessa fase por **meristemas da inflorescência**. Em seguida, acomodam-se meristemas florais na axila das folhas diferenciadas na inflorescência, *i.e.* das brácteas, por perda evolutiva nem sempre presentes. Cada um destes meristemas, por sua vez, produz uma flor. A produção de flores marca a diferenciação dos meristemas da inflorescência em **meristemas florais**. A diferenciação das **peças florais** (sépalas, pétalas, estames e carpelos) segue, geralmente, a regra de Hofmeister (Ronse De Craene, 2010): os novos primórdios, de qualquer uma das peças dos **órgãos da flor** (cálice, corola, androceu e gineceu), formam-se nos espaços mais amplos disponíveis entre os primórdios mais próximos já diferenciados. Por esta razão, por regra, a primeira sépala emerge no espaço mais distante da bráctea que axila a flor, e nas flores cíclicas as pétalas alternam com as sépalas e os estames alternam com as pétalas.

3.2. Ciclo fenológico

A **fenologia** consiste no estudo de fenómenos biológicos recorrentes e da sua variabilidade em função das condições ambientais. O **ciclo fenológico** é entendido como uma sequência de **estádios fenológicos** (= estádios de desenvolvimento fenológico, *ing. development stages*). Nas plantas anuais, estende-se da germinação da semente até à colheita ou senescência da planta. Nas plantas perenes o estudo dos ciclos fenológicos pode incluir todo o ciclo de vida (da germinação da semente à morte da planta), um **ciclo de crescimento** (= **ciclo vegetativo**), ou parte deste, por exemplo do início da atividade vegetativa (por vezes restringido ao abrolhamento dos gomos florais) até à colheita. Nas regiões extratropicais e nas regiões tropicais com uma estação seca clara e prolongada um ciclo de crescimento envolve um **período de atividade vegetativa** e um **período de repouso vegetativo**.

Os ciclos fenológicos das plantas têm um forte controlo genético. Embora sejam distintos de espécie para espécie, e possam variar a nível infra-específico (*e.g.* à escala da cultivar), os ciclos fenológicos anuais respondem a diversos factores ambientais, sobretudo de ordem climática. Os factores ambientais que exercem um con-

[3] Os termos indução floral e iniciação floral são, muitas vezes, usados como sinónimos. Há uma razão para isso: a deteção da indução floral é experimentalmente complexa.

trolo mais significativo nos ciclos fenológicos anuais são o número de horas de luz, a precipitação e o integral de temperatura (soma das temperaturas a partir de um determinado limiar ou de uma determinada data).

Os estudos fenológicos têm uma grande utilidade em vários domínios da biologia e da agronomia. Na prática agrícola permitem estabelecer momentos mais precisos para fertilizações, plantações, podas, tratamentos fitossanitários, corte e polinização artificial. O valor nutritivo das plantas forrageiras está estreitamente correlacionado com a fenologia. Em melhoramento de plantas são um instrumento indispensável nos programas de selecção de variedades precoces ou tardias, e na selecção de variedades com ciclos fenológicos desfasados dos ciclos biológicos de parasitas ou de pragas chave. Em ecologia e biologia fornecem bases metodológicas muito úteis para o estudo de fenómenos tão importantes como aquecimento global e as flutuações climáticas interanuais.

No estudo da fenologia das plantas são usados protocolos standardizados com códigos dos estados fenológicos (escalas fenológicas) acompanhados por desenhos demonstrativos. Estes protocolos, e os estádios fenológicos neles reconhecidos, variam consoante a espécie e os objectivos dos estudos (*e.g.* variações climáticas, avisos de tratamentos fitossanitários).

3.3. Escalas fenológicas

As escalas fenológicas mais conhecidas são certamente a de Baggiolini para a videira e a de Zadoks para os cereais. A escala fenológica da BBCH (acrónimo de *Biologische Bundesanstalt, Bundessortenamt and CHemical Industry*) é a tentativa mais bem sucedida de normalização dos estádios fenológicos das plantas-com-flor (mono e dicotiledóneas s.l.). Foi desenvolvida para um alargado leque de espécies cultivadas a partir da escala de Zadoks. Pode ser generalizada a espécies sem escalas publicadas, cultivadas ou não. A BBCH serve-se de um sistema decimal de codificação dos **estádios fenológicos principais** – numerados de 0 a 10 – por sua vez subdividido em **estádios fenológicos secundários**, novamente numerados de 0 a 10 (Quadro 5, Figura 6). Em algumas plantas é conveniente subdividir os estádios fenológicos uma terceira vez (*e.g.* cucurbitáceas).

Na aplicação da escala fenológica BBCH é importante ter em consideração o seguinte:

- Um código mais avançado significa que a planta se encontra num estádio fenológico mais tardio; eventualmente. No entanto, em algumas espécies o desenvolvimento de inflorescências e flores (estádios 5 e 6) pode preceder a emissão de folhas

(estádio 2);

- À escala da parcela cultivada (ou da população no caso das plantas não cultivadas), o estádio fenológico é avaliado nos indivíduos mais representativos;
- O estádio fenológico é avaliado no caule principal nas espécies com mais de um caule (*e.g.* gramíneas);
- Um estádio fenológico só é codificado quando é atingido por mais de 50% das plantas presentes na parcela cultivada;
- Pode ser anotada a ocorrência simultânea de dois estádios fenológicos (*e.g.* 16/22);
- A duração de um estádio fenológico pode ser calculada a partir das datas de dois estádios fenológicos consecutivos;
- Nas plantas anuais a semente não semeada é codificada com o número “00”;
- O número “0” codifica a germinação nas plantas anuais e o abrolhamento nas plantas lenhosas, dois fenómenos biológicos distintos;
- Às plantas cultivadas pela sua semente, após colheita ou disseminação das sementes aplica-se o código “99”.

4. Arquitetura do sistema radicular

Tipos de raízes

Do ponto de vista ontogénico existem três tipos de raízes: primárias, laterais e adventícias. A **raiz primária** (= **principal**) tem origem embrionária. As raízes laterais derivam, por ramificação, da raiz primária. As raízes laterais designam-se quanto à ordem de formação por **raízes secundárias, terciárias**, etc. As raízes secundárias inserem-se na raiz primária, as terciárias nas secundárias, e assim sucessivamente. As **raízes adventícias** (= nodais) são normalmente caulógenas. A formação de raízes adventícias na base de folhas é pouco frequente. Por regra diferenciam-se de tecidos imediatamente exteriores aos tecidos vasculares. As raízes adventícias podem ainda diferenciar-se de calos. As raízes adventícias ramificam-se, por sua vez, em raízes secundárias, terciárias, etc. O conjunto das raízes secundárias e de ordem superior constitui o **cabelame**. Consoante as espécies as raízes podem ou não sofrer um engrossamento secundário.

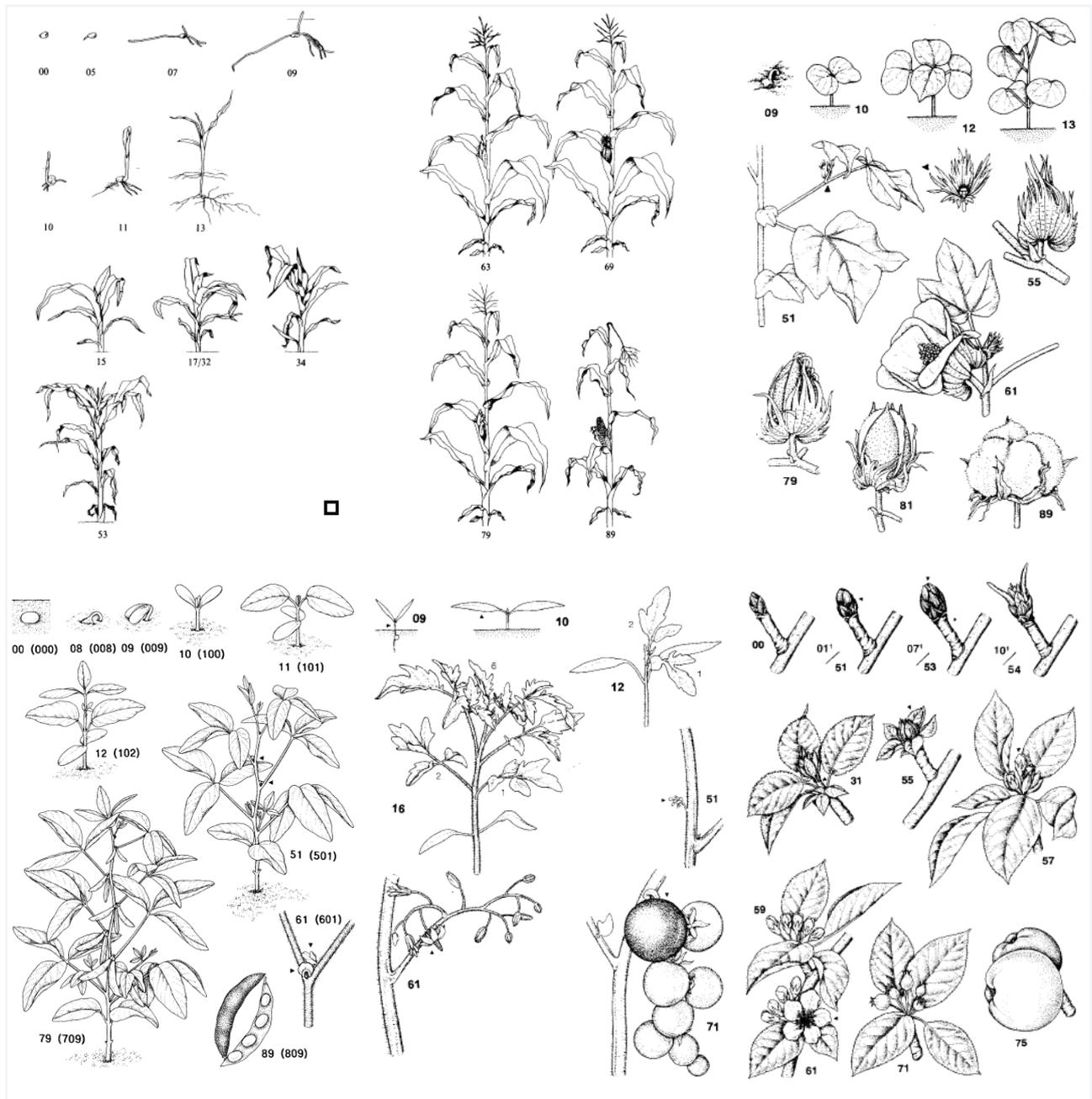


Figura 6. Escala fenológica da BBCH. A) e B) milho-graúdo. C) Algodoeiro. D) Soja. E) Tomateiro e outras solanáceas para fruto. E) *Malus domestica* (Rosaceae) «macieira» (comparar figuras com a escala do quadro 38).

Quadro 5. Escala fenológica da BBCH (Meier, 2001).

Código	Descrição
0	Germinação/abrolhamento (ing. <i>germination / sprouting / bud development</i>).
1	Desenvolvimento das folhas (caule principal) (ing. <i>leaf development [main shoot]</i>).
2	Formação de caules laterais/afilhamento (ing. <i>formation of side shoots / tillering</i>).
3	Alongamento dos caules ou crescimento das rosetas/desenvolvimento do caule (caule principal) (ing. <i>stem elongation or rosette growth / shoot development (main shoot)</i>).
4	Desenvolvimento do corpo vegetativo de utilidade económica ou de órgãos vegetativamente propagados/emborrachamento (nas gramineas) (ing. <i>development of harvestable vegetative plant parts or vegetatively propagated organs / booting (main shoot)</i>).
5	Emergência das inflorescências (no caule principal) (ing. <i>inflorescence emergence (main shoot) / heading</i>).
6	Floração (no caule principal) (ing. <i>flowering (main shoot)</i>).
7	Desenvolvimento do fruto (ing. <i>development of fruit</i>).
8	Maturação do fruto e da semente (ing. <i>ripening or maturity of fruit and seed</i>).
9	Senescência, início da dormência (nas plantas lenhosas) (ing. <i>senescence, beginning of dormancy</i>).

Direção das raízes

A raiz principal de um sistema radicular apumado possui um geotropismo positivo: diz-se que é **profundante**. O geotropismo característico da raiz principal não se mantém, todavia, em todas as raízes laterais de um sistema radicular apumado. Quanto à direção, as raízes secundárias, e de ordem superior, podem ser profundantes, pouco profundantes ou plagiotrópicas (próximas da horizontalidade). A **plagiotropia** facilita a disseminação tridimensional das raízes pelo solo e maximiza o volume de solo explorado. As raízes de plantas lenhosas que progridem na horizontal próximo da superfície do solo têm direito a uma designação especial: **raízes pastadeiras**. Estas raízes são fundamentais na nutrição das plantas porque exploram as camadas superiores do solo (horizonte A), mais ricas em nutrientes – resultantes da deposição de resíduos orgânicos ou da aplicação de fertilizantes – e de maior atividade biológica. Por essa razão, as fruteiras tropicais e temperadas crescem mais, e são mais produtivas, nos pomares não mobilizados do que nos pomares de solo ciclicamente mobilizado. A orientação do sistema radicular tem um grande impacto no acesso à água. Por exemplo está provado que nos porta-enxertos de videira mais resistentes à secura, como a *Rupestris* do Lot (um clone de *Vitis rupestris*) e os clones de *V. berlandieri*, as raízes mais exteriores desenvolvem um ângulo agudo em relação à vertical, *i.e.*, o chamado **ângulo geotrópico** é inferior a 45° (Guillon, 1905). Nos cereais acontece algo semelhante.

Arquitetura

Entende-se por **sistema radicular** o conjunto de todas as raízes de uma planta. Distinguem-se dois modelos arquiteturais fundamentais de sistema radicular: apumado e fasciculado (Figura 7).

O **sistema radicular apumado** (= sistema radicular magnolioide) é característico das gimnospermas e da grande maioria das dicotiledóneas s.l. Neste modelo arquitetural diferenciam-se uma raiz principal de origem embrionária lateralmente ramificada, um grande número de raízes espessas e, em oposição ao sistema radicular fasciculado, poucas raízes finas e pelos radiculares. A baixa relação entre o volume de raízes com capacidade de absorção e o volume total do sistema radicular é compensada por associações micorrízicas.

O **sistema radicular fasciculado** (= sistema radicular graminoide) é característico das monocotiledóneas e de algumas dicotiledóneas s.l. Nas monocotiledóneas a raiz primária atrofia-se rapidamente sendo substituída por raízes adventícias, mais ou menos ramificadas. Nos cereais o sistema radicular primário é mais duradouro do que o padrão nas monocotiledóneas: a raiz primária

Figura 7. Tipos de sistema radicular. Sistema radicular apumado de *Malva* (*Malvaceae*) «malvas» e sistema radicular fasciculado de uma *Poaceae* (Coutinho, 1898).



permanece funcional até ao final do Outono ou até à entrada do Inverno, quando tem início o afilhamento. Os primórdios radiculares adventícios diferenciam-se nos caules (raízes caulógenas), regra geral em nós subterrâneos ou aéreos próximos da superfície do solo, a partir de células vizinhas do sistema vascular. Os cereais, como muitas outras gramíneas, diferenciam raízes adventícias logo no nó escutelo (raízes seminais laterais). A importância das raízes adventícias nas monocotiledóneas explica por que razão muitas delas podem ser transplantadas com sistemas radiculares muito danificados (*e.g.* arroz, cebola e palmeiras).

Genericamente, no sistema radicular fasciculado as raízes são semelhantes entre si (homogêneas), finas, delicadas, com abundantes pelos radiculares. A relação entre o volume de raízes com capacidade de absorção e o volume total é elevada. Admite-se que este tipo de sistema radicular é mais eficiente do que a radicação apumada (e por isso competitivamente vantajoso) na captura de água e nutrientes das camadas superficiais do solo. Tem um efeito melhorador no solo porque produz grandes quantidades de resíduos de orgânicos e o denso raizame que o caracteriza favorece a agregação das partículas do solo (melhora a estrutura do solo). De facto, a substituição de raízes (*turnover*) é maior nos sistema fasciculado do que no apumado. O sistema apumado, em contrapartida, é particularmente eficiente a ancorar plantas de grande dimensão ao solo e a absorver a água retida em camadas profundas do solo. É o mais adequado a solos pedregosos e/ou heterogêneos, com a água e os nutrientes irregularmente distribuídos no perfil. Por essa razão a vegetação das regiões semidesérticas pedregosas tende a ser dominada por plantas lenhosas dicotiledóneas; nos solos homogêneos preponderam as gramíneas.

O sistema radicular das dicotiledóneas raramente é adventício. Em algumas espécies, sobretudo herbáceas, as raízes laterais alongam-se e estendem-se de tal modo

que a raiz primária resulta difícil de distinguir, caindo o sistema radicular no tipo fasciculado ou em tipos intermédios (e.g. *Plantago* [*Plantaginaceae*] e *Salix* [*Salicaceae*] «salgueiros»). As eudicotiledóneas radicantes nos nós (estolhosas ou rizomatosas) desenvolvem sistemas radiculares fasciculados. As plantas obtidas por estaca, ou por outros métodos de propagação vegetativa que impliquem a formação de raízes adventícias, apresentam, geralmente, um sistema radicular de tipo fasciculado.

Plasticidade do sistema radicular

Nas plantas perenes as raízes primárias, de origem embrionária ou adventícias, geralmente são perenes e determinam em grande parte a forma do sistema radicular. A sobrevivência das raízes de ordem superior depende se são ou não atingidas pelo crescimento secundário. As plantas desadensam ou eliminam partes do seu sistema radicular quando escasseiam recursos, e invertem este processo caso suceda o inverso. A renovação do sistema radicular (*turnover*) poderá corresponder a ca. de 30% da produtividade primária líquida anual dos sistemas terrestres (Jackson *et al.*, 1997). A eliminação de partes do sistema radicular é porém insuficiente para evitar que as raízes desenvolvam emaranhados densos de raízes quando o volume de solo a explorar é escasso. Por essa razão é importante ciclicamente renovar por corte parte do sistema radicular das plantas envasadas antes do início da estação de crescimento.

A configuração espacial do sistema radicular (arquitetura) varia com as espécies, cultivares e características do solo, sobretudo com a compactação, profundidade e disponibilidade de recursos (água e nutrientes). O sistema radicular tem um crescimento francamente mais oportunístico do que a parte aérea, dirigido pelos gradientes de oxigénio, água e fertilidade. A sua flexibilidade advém de uma estrutura modular (exteriormente não evidente).

As raízes, como os caules, alongam-se pela extremidade pela ação dos meristemas apicais radiculares. O ápice radicular é empurrado solo adentro pela ação da zona de alongamento, conseqüentemente, as raízes têm tendência a penetrar **bioporos** (formados pela decomposição de outras raízes ou abertos por minhocas) e zonas do solo de baixa resistência mecânica (de baixa densidade aparente, ricas em macroporos). O sistema radicular é menos extenso e as raízes têm tendência a ser mais espessas em solos compactados. O efeito na ramificação não é claro (Rich & Watt, 2013).

As plantas otimizam o sistema radicular à disponibilidade de recursos controlando a iniciação de raízes laterais e o seu alongamento (sobretudo das raízes primárias e secundárias). A escassez de humidade induz

a formação de raízes mais finas e menos ramificadas: as raízes partem em busca de água. O crescimento da parte aérea é inibido a valores mais elevados de água do solo do que a raiz. O investimento no crescimento da raiz em detrimento da parte aérea reduz as perdas por evaporação e aumenta a probabilidade de encontrar água. Para a mesma espécie, o volume solo explorado pelas raízes é maior nas regiões secas do que nas húmidas. O encharcamento do solo deprime o sistema radicular porque as raízes precisam de respirar. Os helófitos (vd. [Tipos fisionómicos](#)) estão adaptados a ultrapassar esta limitação. As raízes tendem a concentrar-se, ramificando-se intensamente, nas camadas ricas em nutrientes do solo. O sistema radicular contrai-se nos solos férteis. A falta de nutrientes estimula o alongamento e reduz a ramificação das raízes. Solos inférteis e/ou tóxicos deprimem o sistema radicular. Em resumo, as raízes ramificam-se com mais intensidade em solos não demasiado secos ou húmidos, arejados e ricos em nutrientes.

A morfologia e a configuração espacial (arquitetura) das raízes têm uma grande influência na eficiência da absorção de água (*v.s.*) e nutrientes, sobretudo dos nutrientes de menor mobilidade no solo como o fósforo. Características genéticas que aumentem o volume de solo explorado pelas raízes, com reduzidos custos metabólicos, *i.e.*, que aumentem a eficiência do sistema radicular são particularmente vantajosas em solos pobres em nutrientes de baixa mobilidade. A absorção do fósforo, por exemplo, é favorecida pela presença de aerênquima, de raízes pequeno diâmetro, de raízes superficiais muito ramificadas (porque as formas biodisponíveis deste nutriente estão concentradas nas camadas superficiais do solo), e pela produção abundante de pelos radiculares de grande comprimento (Hodge *et al.*, 2009).

O corte deliberado ou acidental altera a forma do sistema radicular. A poda em viveiro das raízes das árvores na estação de crescimento anterior à arranca, estimula a formação de ramificações na proximidade do corte, e aumenta a percentagem de pegamento das transplantações. O corte sistemático das raízes plagiotrópicas das árvores deprime o crescimento da canópis e estimula o aprofundamento do sistema radicular, sobretudo numa fase precoce do ciclo de vida.

Sistema radicular do arroz

As raízes primárias adventícias das monocotiledóneas são menos sensíveis ao geotropismo do que a raiz primária das dicotiledóneas. Nas monocotiledóneas as raízes secundárias, pelo menos as de maior dimensão, são geralmente profundantes. No arroz (*Oryza sativa*, *Poaceae*), a planta modelo dos geneticistas de cereais, foram identificados quatro tipos de raízes. A raiz pri-

mária (seminal) emerge da semente aquando da germinação. Em seguida formam-se raízes adventícias (pós-embrionárias), primeiro no nó do coleóptilo, e depois noutros nós da base do caule. Tanto a raiz embrionária como as raízes adventícias apresentam um geotropismo positivo. A ramificação destas raízes dá origem a mais dois tipos de raízes: raízes laterais de crescimento indeterminado profundantes, e raízes laterais determinadas, curtas e de geotropismo indefinido. A raiz primária acaba por ser substituída por raízes adventícias. A genética da arquitetura da raiz está a ser alterada para melhorar a tolerância do arroz à secura (Uga *et al.*, 2013).

Sistema radicular das árvores

Tradicionalmente, admite-se que a estrutura do sistema radicular das árvores reflete, de algum modo, a estrutura da copa: as raízes pouco ultrapassam a projeção vertical da copa e ocupam homoganeamente o solo em profundidade. Na realidade as raízes das árvores acumulam-se nas camadas superficiais do solo e estendem-se muito para lá da projeção da copa (4 a 7 vezes o raio da copa) (Figura 8), tanto mais quanto mais seco for o solo. Nos semidesertos as árvores e arbustos crescem distanciados uns dos outros porque a competição por recursos processa-se no solo pela água, e não à superfície pela luz, como nas florestas temperadas ou tropicais húmidas.

Nos solos mais espessos as árvores emitem raízes profundantes (em maior número em solos pouco compactos) até encontrarem algum imperme, água ou atmosferas do solo demasiado pobres em oxigénio. As raízes profundantes atingem 1-2 m de profundidade; nos solos com características físicas mais favoráveis

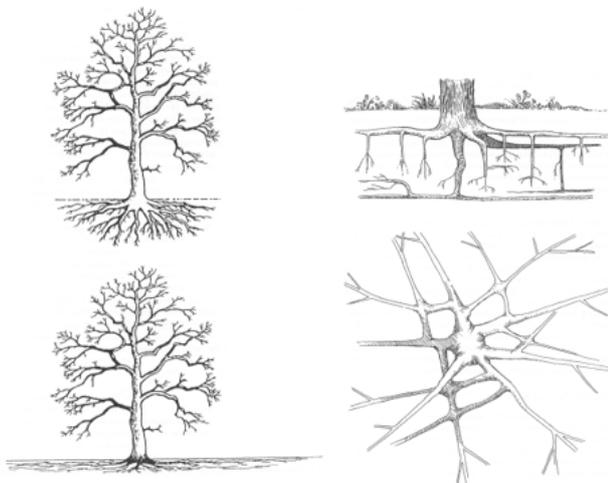


Figura 8. As raízes das árvores. A) Modelo tradicional (em cima) e estrutura real dos sistema radicular (em baixo) das árvores (Thomas, 2000). **B)** Rede de raízes laterais, mais ou menos horizontais, com a função de ancorar a árvore ao solo (Thomas, 2000).

(menos compactos e mais arejados) atingem os 3-5 m de profundidade (Thomas, 2000). Para facilitar a ancoragem ao solo, a maioria das árvores desenvolve uma rede complexa de raízes laterais mais ou menos horizontais, rígidas e de grande espessura na proximidade do colo, que a poucos metros da projeção da copa se assemelham a cordas. Estas raízes ramificam-se, sobrepõem-se, enxertam-se umas nas outras, envolvem grandes pedras e penetram fissuras formando uma estrutura sólida de grande resistência à tração. A **enxertia radicular** é um fenómeno frequente entre indivíduos vizinhos da mesma espécie.

5. Arquitetura da canópia

5.1. Filomas

A construção do corpo das espermatófitas tem início na germinação de uma semente. Desde o estágio de plântula (planta recentemente germinada) até à senescência (morte) sucedem-se e coexistem, em maior ou menor número, no corpo das plantas, vários tipos de filomas (Quadro 6). Entre estes são particularmente relevantes na interpretação da arquitetura das plantas os perfilos e os catafilos.

A noção de perfilo precisa de ser um pouco mais aprofundada. Os perfilos são em número de um nas monocotiledóneas e nas dicotiledóneas basais, e geral-

Quadro 6. Tipos de filomas.

Tipo	Descrição/comentários
Cotilédones	Filomas embrionários, frequentemente ricos em reservas; interpretáveis como perfilos de um caule embrionário.
Folhas primordiais	Filomas de transição, próprios das plântulas recém-germinadas, localizados entre os cotilédones e os nomofilos.
Nomofilos	Filomas especializados na função de respiração e assimilação.
Perfilos	Filoma(s) do primeiro ou do primeiro e segundos nós de um caule lateral (Figura 10).
Catafilos	Filomas com função de proteção, geralmente em forma de escama (escamiformes), sem clorofila, rígidos e sem meristemas na sua axila; frequentes a envolver bolbos, cormos, rizomas e gomos.
Hipsofilos (= brácteas)	Filomas, geralmente modificados na cor, forma, dimensão, consistência, situados nas inflorescências..
Antofilos	Folhas profundamente modificadas que constituem a flor (sépalas, pétalas, estames e carpelos).

mente dois nas eudicotiledóneas (Figura 10). Nas monocotiledóneas têm uma posição adaxial sendo escamiformes e adpressos ao caule; *e.g.* espata da inflorescência das *Arecaceae*. Nas eudicotiledóneas apresentam uma posição lateral (inseridos num plano perpendicular ao plano formado pelo eixo principal e pela sua ramificação). O catafilos são discutidos no próximo ponto.

5.2. Componentes do crescimento

O crescimento dos caules nas plantas com corpo secundário tem duas componentes – **alongamento** e **espessamento** (engrossamento) – respectivamente conduzidas pelo meristema apical e pelo câmbio vascular nas dicotiledóneas s.l.. A função do câmbio é desempenhada nas monocotiledóneas com crescimento secundário pelo meristema de espessamento secundário. A ramificação é governada por meristemas axilares ou, eventualmente, adventícios. Uma vez ativados, os meristemas axilares convertem-se em meristemas apicais.

5.3. Gemas

Tipologia

Os meristemas não contactam diretamente com o exterior: enquanto funcionais permanecem envolvidos por várias camadas de folhas. Estas podem ser simples **esboços folheares** (= folhas em início de desenvolvimento, recém-diferenciadas no meristema) ou folhas de proteção especializadas, os **catafilos**. A estrutura constituída pelos esboços folheares, pelos catafilos (nem sempre presentes) e pelas células caulinares recém-diferenciadas, mais o meristema que lhes deu origem designa-se por **gema**. A gema pode achar-se **ativa**, a diferenciar caule e folhas, ou **quiescente** (= inativa), apresentando-se, ou não, envolvida por catafilos.

Reconhecem-se dois tipos de gemas: gomos e olhos (Vasconcellos, 1969). Os **gomos** são gemas revestidas por catafilos (Figura 11). A estrutura dos catafilos tem em alguns grupos um enorme interesse taxonómico; *e.g.* *Pinus* e *Abies* (*Pinaceae*) (Figura 9). As gemas não ou escassamente protegidas por catafilos tomam a designação de **olhos**^[4] (= **gomos nus**); *e.g.* olhos da batata. Os meristemas quiescentes geralmente estão desprovidos catafilos nos trópicos e nas áreas de clima temperado ou

[4] Terminologia de modo algum consensual. Em fruticultura – ramo da agronomia dedicado ao cultivo de espécies fruteiras –, por exemplo, o termo olho é aplicado aos gomos folheares. O termo gomo praticamente não é usado no Brasil.

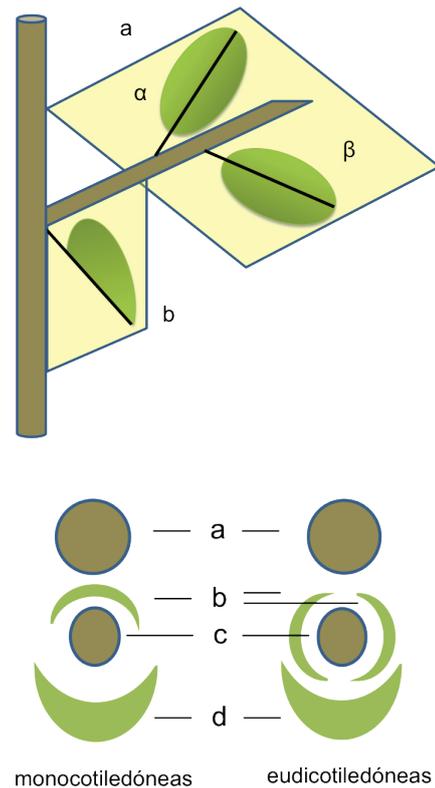


Figura 10. Perfis. A) Perfis numa eudicotiledónea [adaptado de Keller (2004)]. *N.b.* perfis inseridos num plano perpendicular ao plano formado pelo eixo primário e pela sua ramificação; os perfis são geralmente designados com as letras α e β . B) Posição dos perfis nos ramos laterais das mono e eudicotiledóneas (corte transversal): a) eixo primário; b) perfis; c) ramo lateral; d) folha axilante. *N.b.* a folha axilante insere-se no eixo primário e axila uma ramificação lateral; perfil em posição adaxial nas monocotiledóneas.



Figura 9. Importância taxonómica dos gomos. A forma das escamas dos gomos e a presença de resinas permite distinguir alguns *Pinus* (*Pinaceae*): B) *P. pinaster* «pinheiro-bravo» e C) *P. pinea* «pinheiro-mansão».

mediterrânico mais oceânico. Os meristemas dos caules aquáticos também raramente têm catafilos.

Os gomos (e os olhos) são classificados de acordo com os sete critérios expostos no Quadro 7. A classificação dos gomos tem uma grande importância prática.

Quadro 7. Tipologia dos gomos (Vasconcellos, 1969, com adições).

Quanto à situação	
Aéreos	Formados em caules aéreos (inc. superficiais – se formados na proximidade da superfície do solo, e.g. no colo de uma árvore).
Subterrâneos	Localizados abaixo da superfície do solo.
Aquáticos	Submersos na água.
Quanto à natureza	
Folheares	Dão origem a caules estéreis (sem flores), curtos (braquiblastos estéreis) ou longos (macroblastos estéreis); condição mais comum.
Florais (= botões)	Produzem um caule curto (um braquiblasto florífero, com uma flor ou uma inflorescência, provido ou não de folhas especializadas na função de assimilação). Geralmente são maiores, mais bojudos e arredondados do que os gomos folheares.
Mistos	Produzem caules, mais ou menos longos, com flores solitárias ou inflorescências, estando estas previamente diferenciadas na axila de esboços foliares contidos no gomo (e.g. castanheiro) ou terem uma posição terminal (e.g. castanheiro-da-índia).
Quanto à posição	
Terminais (= apicais)	Localizados na extremidade dos eixos caulinares; abrigam, no seu interior, meristemas apicais; ao contrário dos gomos axilares não são axilados por uma folha; algum gomos correntemente interpretados como apicais são na realidade gomos axilares em posição terminal (gomos subterminais) em consequência do abortamento do gomo apical (e.g. castanheiro, Figura 11-A).
Axilares (= laterais)	Formados na axila das folhas, consequentemente localizados abaixo de um gomo terminal; acolhem, no seu interior, um ou mais meristemas axilares (= meristemas laterais).
Adventícios	Formados, <i>a posteriori</i> , numa posição atípica, sem relação com a extremidade dos eixos caulinares ou a axila das folhas; contêm meristemas adventícios.
Quanto à inserção	
Alternos	Posicionados na axila de folhas alternas; condição mais frequente. Podem ainda ser: espiralados – dispostos em espiral ao longo dos caules; dísticos (= disticados) – dispostos no mesmo plano.
Opostos	Diferenciados na axila de folhas opostas; quando os gomos de dois nós sucessivos se encontram em dois planos ortogonais (perfazendo um ângulo de 90°) dizem-se oposto-cruzados (= decussados).
Verticilados	Formados na axila de folhas verticiladas.
Quanto à disposição	
Colaterais	2 ou mais gomos por nó, uns ao lado dos outros; e.g. pessegueiro (Figura 11-C), figueira (Figura 11-D) e videira-europeia (Figura 12).
Sobrepostos	2 ou mais gomos por nó, na direção do eixo caulinar (longitudinalmente justapostos); e.g. nogueira-europeia (Figura 11-B).
Quanto à evolução	
Prontos	Evoluem na mesma estação de crescimento em que são formados; e.g. gomo lateral da videira-europeia.
Hibernantes	Abrolham no ano seguinte à sua formação; e.g. a maioria dos gomos das árvores fruteiras de climas temperados.
Dormentes	Permanecem num estado de vida latente durante dois ou mais anos, podendo nunca abrolhar; condição frequente nas plantas lenhosas.
Quanto ao número de meristemas	
Simples	Com um meristema; condição mais frequente nas plantas-com-flor.
Compostos	Com dois ou mais meristemas; e.g. gomos compostos hibernantes da videira-europeia (Figura 12).



Figura 11. Tipologia de gomos. A) *Castanea sativa* (Fagaceae) «castanheiro»: a) cicatriz foliar, b) gomo axilar, c) gomo axilar (gomo subterminal) em posição terminal por abortamento do meristema apical, d) cicatriz da abscisão do meristema apical. **B)** *Juglans regia* (Juglandaceae) «nogueira»: a) gomo apical, *n.b.* ausência de cicatriz foliar, b) gomos sobrepostos, c) cicatriz foliar. **C)** Gomos colaterais em *Prunus persica* (Rosaceae) «pessegueiro»: dois gomos laterais florais estão, respetivamente, inseridos no primeiro e no segundo prófido do gomo folhear central. **D)** *Ficus carica* (Moraceae) «figueira», *n.b.* anel cicatricial (a), gomo apical (e), e cicatriz foliar (b) a axilar um gomo misto (que produzirá caule e figos vindimos [de outono]) (c) e um gomo floral que dará origem a um figo lampo (de primavera).

Figura 14. Gomos estipulares. Em videira.

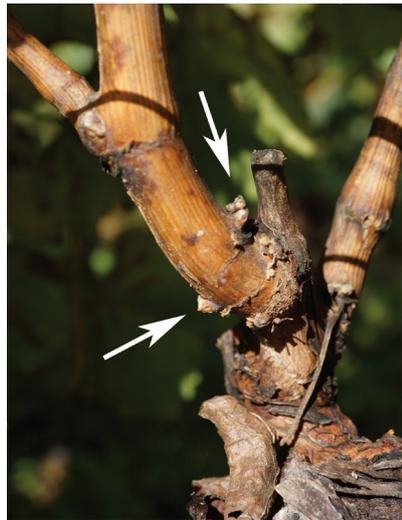


Figura 13. Gomos adventícios em **A)** *Platanus orientalis* var. *acerifolia* (Platanaceae, Magnoliidae). N.b. lenho de ferida em forma de lábio; formação de ramos a partir de gomos adventícios diferenciados no calo. **B)** Ferida totalmente reparada.

Por exemplo, é indispensável em propagação e na poda de plantas ornamentais ou de árvores fruteiras.

Na base das varas da videira observam-se pequenos gomos, geralmente foliares e dormentes, na axila de folhas muito reduzidas ou vestigiais, designados por **gomos da coroa (= gomos estipulares)** (Quadro 7, Figura 14). As plantas lenhosas tendem a produzir gomos e ramos adventícios na ruga da casca (zona de enrugamento), se um ramo é podado ou, por acidente, eliminado acima desta zona (Figura 13-A). Esta tendência é aproveitada para renovar dos ramos em alguns sistemas de poda de fruteiras lenhosas (Grisvard, 1994). Pelo contrário, se a ruga da casca é eliminada a formação de ramos adventícios é dificultada ou mesmo impedida, e as feridas são mais difíceis de conter.

Os gomos axilares e terminais guardam frequentemente no seu interior mais de uma gema (*e.g.* macieira e videira): são gomos compostos. Através de cortes histológicos identifica-se no interior destes gomos uma **gema principal (= primária)** ladeada por uma ou duas **gemas secundárias**^[5], diferenciadas na axila de perfilos.

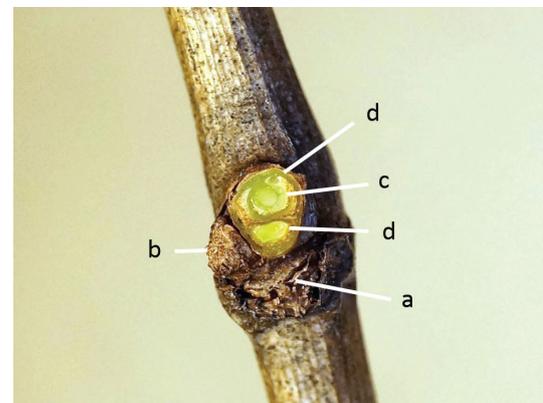


Figura 12. Tipologia dos gomos de *Vitis vinifera* (Vitaceae). **A)** Sarmento do ano de *Vitis vinifera* (Vitaceae): a) folha, b) estípula, c) neta proveniente de um gomo axilar pronto, d) gomo composto hibernante. **B)** Sarmento atempado: a) cicatriz foliar, b) cicatriz de um gomo axilar pronto abortado, c) gomo composto hibernante. **C)** Corte transversal de um gomo composto hibernante: a) cicatriz foliar, b) cicatriz de um gomo axilar pronto abortado, c) gema primária, d) gema secundária.

Muitos gomos colaterais (*v.i.*) são um caso extremo em que as gemas estipulares emergem para o exterior, sendo visíveis a olho nú. As gemas secundárias são ativadas quando a gema principal por qualquer razão é destruída.

A interpretação de nós com mais de um gomo exige alguma atenção. Os gomos podem ser independentes, dizendo-se então que ocorrem **gomos supranumerários** (*e.g.* noqueira) (Figura 11-B). Noutros casos diferenciam-se gomos na axila dos perfilos de um ou mais gomos, portanto o complexo de gomos axilares é um **sistema condensado de caules**; *e.g.* pessegueiro e videira-europeia (Figura 11-C).

Os gomos são particularmente difíceis de interpretar na videira-europeia. Nos nós dos pâmpanos da videira-europeia diferenciam-se dois gomos: um gomo axilar pronto e, em posição colateral, um gomo composto

fundir com os gomos estipulares anteriormente descritos).

[5] Na bibliografia encontra-se ainda o termo “gema estipular” (não con-

hibernante (Vasconcelos *et al.*, 2009) (Figura 12-D). Muito raramente desenvolvem-se dois gomos hibernantes. O gomo pronto dá origem às netas (ramos laterais do ano); se não abrolhar acaba por senescer à queda da folha deixando para trás uma cicatriz (Figura 12-B). O gomo hibernante insere-se na primeira folha do gomo axilar, *i.e.*, no primeiro perfil. Os gomos compostos hibernantes são folheares ou mistos consoante, na Primavera seguinte à sua formação, derem origem a um sarmento sem ou com cachos de flores. Cada gomo composto hibernante, por sua vez, comporta 3 gemas: uma principal, e duas secundárias. As gemas secundárias diferenciam-se na axila dos dois primeiros esboços (perfis) folheares da gema primária (Figura 12-C). A gema primária, em função as variedades, produz em média 8 a 10 esboços folheares antes de entrar em dormência, destinados a expandirem-se na estação de crescimento seguinte (Magalhães, 2009). As gemas secundárias são ativadas quando por ação de doença, da geada ou de outro qualquer acidente, a gema principal do gomo composto, ou o pâmpano por ela originado, é destruído. As gemas secundárias são exclusivamente folheares: a sua ativação implica perdas de produção.

Dormência, quiescência e abrolhamento

Nas regiões tropicais húmidas as plantas perenes crescem permanentemente. Como se referiu anteriormente, observações mais atentas demonstraram que, salvo raras exceções, ocorrem pequenas interrupções periódicas no crescimento nem sempre com ciclos de 12 meses. Quer isto dizer que nas florestas tropicais húmidas não existe um período definido de floração. No entanto, nos trópicos a sazonalidade climática é rapidamente integrada pelas plantas no acerto dos períodos de crescimento e floração.

O funcionamento dos meristemas é interrompido nas plantas perenes no início do período desfavorável ao crescimento vegetal nos territórios com uma estação demasiado fria, ou demasiado seca, para evitar danos irreparáveis nas células meristemáticas e nos tecidos jovens. Os meristemas permanecem protegidos no interior de gemas apicais, ou axilares, até ao final da estação desfavorável. A interrupção da atividade das gemas (quiescência) tem geralmente um controlo genético, por via hormonal. Consequentemente, a exposição a condições ambientais favoráveis não é suficiente para a retoma imediata da atividade meristemática. Este tipo de quiescência, conhecido por **dormência**, assegura a sincronização do período de crescimento com a estação favorável. A dormência não implica, porém, a desativação total do gomo: um gomo dormente pode diferenciar flores e/ou folhas durante o repouso vegetativo.

A dormência das gemas protege os meristemas de primaveras antecipadas e chuvas extemporâneas. Ainda assim são comuns acidentes durante o abrolhamento porque o clima é naturalmente instável neste período do ano. Na **quebra da dormência**, mais concretamente da chamada endodormência, além de um relógio interno das próprias plantas – a dormência esbate-se com o tempo –, participam diversos sinais ambientais; *e.g.* exposição a temperaturas baixas, exposição a temperaturas elevadas e comprimento do dia. As árvores fruteiras temperadas precisam de acumular um número mínimo de horas de frio, variável com as espécies e cultivares, para evitar a abscisão dos gomos e garantir um abrolhamento regular na primavera. As necessidades em frio da macieira atingem as 2000 horas. O frio é mais eficiente no intervalo 2,5-9,1 °C; temperaturas inferiores a 0°C não têm qualquer efeito, e muito altas intensificam a endodormência (Shaltout & Unrath, 1983).

O **abrolhamento dos gomos** quiescentes dá-se com a chegada do calor ou da chuva. A atividade meristemática é reiniciada: os gomos incham, o alongamento do caule afasta as folhas de proteção e o meristema encapsulado por folhas imaturas emerge do interior do gomo. Os catafilos acabam por se destacar do caule e tombar no solo, deixando uma cicatriz. As cicatrizes dos catafilos apresentam-se agrupadas num anel (**anel cicatricial**), mais ou menos marcado, por vezes ligeiramente deprimido, muito útil para monitorizar o crescimento dos ramos do ano (Figura 16C). Estes anéis permitem, em muitas espécies (*e.g.* *Rosaceae* lenhosas temperadas), identificar a idade dos ramos não podados – o número de anéis cicatriciais coincide com número de anos – e determinar com precisão a idade das plantas jovens. Nas regiões tropicais de estação seca é frequente observar-se o abrolhamento dos gomos florais, e plantas em flor despidas de folhas, antes da chegada das chuvas; *e.g.* *Tabebuia* sp.pl. (*Bignoniaceae*) «ipês» no Cerrado do Brasil e *Bombax costatum* (*Bombacaceae*) na África subsariana. Supõe-se que este desfasamento é induzido pela subida da temperatura no final da estação seca (Breckle, 2002).

Preformação e neo-formação

Nos trópicos as folhas expandem-se pouco depois da sua diferenciação: verifica-se uma **neoformação** de folhas sempre que as gemas estejam ativas. Nas gemas hibernantes de muitas das espécies lenhosas de clima temperado ou mediterrânico verifica-se uma **pré-formação** mais ou menos extensa de flores e folhas. As flores estão pré-determinadas nos gomos florais das rosáceas arbóreas com interesse económico. A forma dos esboços folheares preformados assemelha-se à das folhas adultas e cada esboço axila já um pequeno meristema

axilar. Na *Juglans regia* «nogueira» (Hallé *et al.*, 1978) e no *Prunus persica* «pessegueiro» (Gordon *et al.*, 2006) os gomos encerram, respetivamente, os esboços de todas as folhas ou da maioria das folhas a serem expandidas na Primavera. O número de nós com folhas pré-formados contidos gomos hibernantes da *Vitis vinifera* «videira» varia de 8 a 10, raramente 12 (Magalhães, 2009). Os cachos estão igualmente pré-formados inserindo-se, geralmente, no 4º ou no 4º e 5º nós, eventualmente no 6º (Huglin, 1958).

5.4. Alongamento e ramificação do caule

Noção de vigor

O número de meristemas ativados na estação de crescimento é um bom indicador do **vigor** de uma planta. Nas plantas debilitadas abroham poucos gomos, e os lançamentos são débeis. Nas plantas vigorosas sucede o contrário. Vejamos uma tradução prática com a videira. Nas regiões favoráveis ao crescimento da videira as cepas são vigorosas e deixam-se mais gomos na poda; predominam os sistema de poda longa (poda à vara, ou vara e talão). Nas regiões secas com solos inférteis as cepas são mais pequenas, os crescimentos anuais reduzidos e deixam-se menos gomos na poda: predomina a poda a talão.

O conceito de vigor é eminentemente agronómico. Aplica-se sobretudo ao crescimento vegetativo, à escala do povoamento, da árvore, até ao raminho do ano. Tem por referência plantas cultivadas em condições sanitárias e edafoclimáticas ideais, óptimas para o crescimento de uma dada espécie ou cultivar. Como se depreende é difícil de precisar – a forma mais objectiva seria através da quantificação da acumulação de biomassa (produtividade primária líquida) – embora o seu uso seja recorrente em fruticultura e viticultura.

Alongamento rameal

Os meristemas, sobretudo enquanto ativos, são muito frágeis: quebram ou esmagam-se com facilidade e necrosam em condições ambientais extremas. A sensibilidade a pragas e doenças é elevada porque a cutícula é delgada e acumulação de metabolitos secundários incipiente. A fase de plântula nas espécies anuais e o abrolhamento nas perenes são estádios fenológico de elevado risco. As rebentação emerge das gemas protegida por pelos, resinas ou mucilagens a qual, entre outras funções, dificulta a aderência de esporos de fungos fitopatogénicos. O limbo das folhas jovens tem um elevado albedo e, por torção do pecíolo, não é diretamente



Figura 15. Preformação e neo-formação. Folhas pré-formadas em gomos foliares de *Populus nigra* (Salicaceae) (A) e de *Platanus orientalis* (Platanaceae) (B).

exposto à radiação solar para reduzir as perdas de água por transpiração. De facto, as conexões vasculares e a construção do aparelho fotossintético não estão ainda concluídas nos caules e folhas recém-expandidos. Por vezes o crescimento dos raminhos é tão rápido que a sua extremidade fica pendente: a diferenciação dos tecidos mecânicos está por completar. Este fenómeno é muito comum nas florestas tropicais húmidas.

Uma **unidade de extensão** (= **unidade de crescimento**, ing. *unit of extension*) é uma porção de caule alongada de forma ininterrupta (Barthélémy & Caraglio, 2007). Muitas plantas, tanto em ambientes tropicais como extratropicais, exibem dois ou mais eventos de crescimento numa estação de crescimento. No extremo distal das unidades de extensão observam-se entrenós mais curtos, folhas um pouco mais pequenas e espessas, e nas plantas lenhosas, variações na textura da casca. Este tema é recuperado mais adiante.

Consoante o comportamento do meristema apical de um eixo caulinar assim se reconhecem dois **sistemas de alongamento rameal**^[6]: monopodial e simpodial (Figura 16). O crescimento é **indeterminado** nas plantas de alongamento monopodial e **indeterminado** nas plantas de alongamento simpodial.

Nos ramos de **alongamento monopodial** (ing. *monopodial growth*), *i.e.* nos **monopódios**, o meristema apical permanece funcional e o alongamento faz-se pela justaposição de unidades de extensão monopodiais. Este sistema de alongamento é o dominante nas gimnospermas. O *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae) «azevinho» é uma conhecida angiospérmica de alongamento monopodial.

No alongamento **simpodial** (ing. *sympodial growth*) no final do período de crescimento, ou repetidamente durante todo este período, o meristema apical do eixo caulinar aborta ou diferencia-se numa flor, numa ga-

[6] Ou simplesmente sistema de crescimento (ing. *growth system*), para muitos autores.

vinha ou num espinho. O alongamento dos ramos é continuado por um dos meristemas (gemas) axilares mais próximos do ápice caulinar. As gemas responsáveis pela retoma do alongamento do ramo – **gemas (ou gomos) subterminais** (Figura 11-A) – embora sejam axiladas por uma folha, são muitas vezes difíceis de distinguir das gemas apicais. Um simpódio é constituído por unidades de extensão simpodiais (= **caulómeros**). Frequentemente apresenta um zigzaguear característico. A nível anatómico nos simpódios verifica-se uma interrupção na medula no encontro de duas unidades de extensão. O alongamento simpodial é dominante nas angiospérmicas, sobretudo nas monocotiledóneas, e evolutivamente anterior ao alongamento monopodial

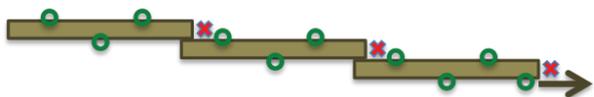
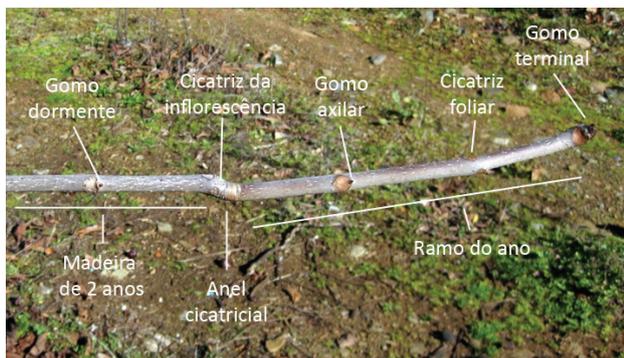
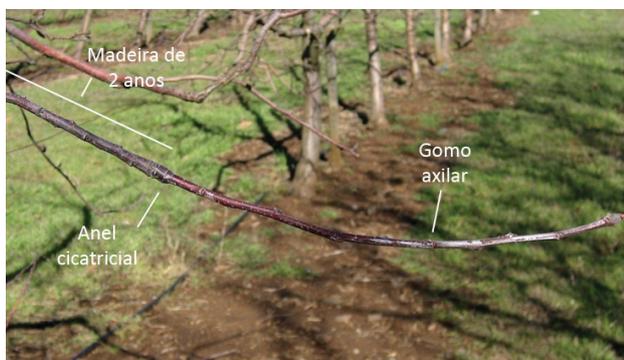


Figura 16. Ramos monopodiais e simpodiais. A) Ramo monopodial de *Malus domestica* (*Rosaceae*) «macieira»; n.b. lentículas (pequenas pontuações suberosas dispersas no ramo do ano). **B)** Representação diagramática com três unidades de extensão. **C)** Ramo simpodial de *Aesculus hippocastanum* (*Sapindaceae*) «castanheiro-da-índia»; n.b. que o alongamento se fez com um gomo axilar e, por esse motivo, se identifica uma ondulação no contacto entre da madeira do 2º ano e o ramo do ano. **D)** Representação diagramática.

(Carlquist, 2009). O alongamento simpodial é fácil de reconhecer em *Vitis vinifera* (*Vitaceae*) «videira-europeia», *Corylus avellana* (*Betulaceae*) «aveleira», *Aesculus* (*Sapindaceae*) «castanheiros-da-índia» e em numerosas plantas anuais, e.g. *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) «ranúnculos» e *Solanum lycopersicum* (*Solanaceae*) «tomateiro». Na videira e nas solanáceas cultivadas, entre outros exemplos, o alongamento simpodial coloca os cachos numa posição oposta a uma folha (Figura 17).

Entre as leguminosas pratenses temperadas, há espécies de monopodiais de crescimento indeterminado e inflorescências laterais (e.g. *Trifolium subterraneum* «trevo-subterrâneo» e *Medicago sativa* «luzerna»), e outras simpodiais de crescimento determinado com inflorescências terminais (e.g. *T. pratense* «trevo-violeta»). Os sistemas de alongamento monopodial e simpodial repetem-se nos rizomas e nas inflorescências. Assim, existem rizomas monopodiais e simpodiais (Figura 19).

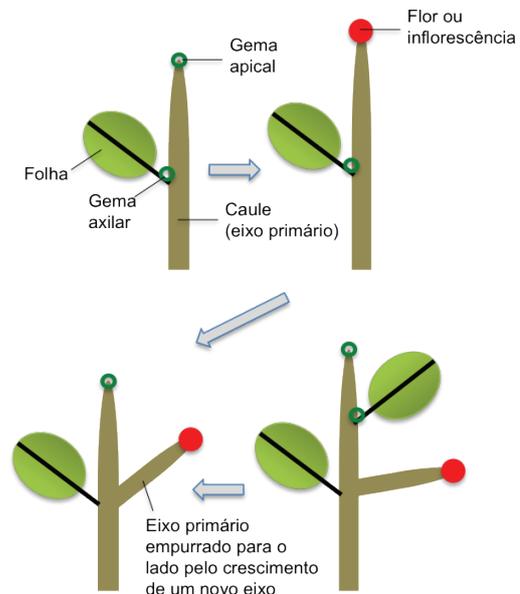


Figura 17. Posição das flores num simpódio. A) Formação de um simpódio: o meristema apical diferencia-se numa flor, ou numa inflorescência, que acaba por tomar uma posição lateral; n.b. ausência de folha axilante na flor ou inflorescência (inspirado em van Wyk & van Wyk, 2006). **B)** Simpódio de videira-europeia; n.b. posição do cacho e da folha.

As inflorescências monopodiais dizem-se indefinidas (ou indeterminadas) e as simpodiais definidas (ou determinadas). Quando o gomo apical está condensado na extremidade distal do ramo com um grande número de gomos axilares, como acontece nos *Quercus* (*Fagaceae*), é difícil distinguir monopódios de simpódios.

Intensidade do alongamento

O comprimento atingido por um caule durante uma estação de crescimento depende do comprimento dos entrenós e do número de entrenós produzidos pelo meristema apical. O comprimento dos entrenós – *i.e.* a **intensidade do alongamento** – varia de espécie para espécie, e entre os caules de um mesmo indivíduo. Distinguem-se dois tipos fundamentais de caules quanto à intensidade do alongamento: macroblastos e braquiblastos. Os **macroblastos** são caules mais ou menos compridos e de entrenós longos; *e.g.* sarmento, turião e ramos vegetativos da maioria das árvores e arbustos. Os **braquiblastos**, pelo contrário, têm entrenós curtos, por vezes indistintos ou quase a olho nu e, se presentes, com folhas dispostas em roseta (*i.e.* em fascículos, que parecem sair todas do mesmo ponto). Os géneros *Cedrus* «cedros», *Larix* «larícios» ou *Pinus* «pinheiros», da família das *Pinaceae*, produzem todas ou a maioria das folhas em braquiblastos; são também muito frequentes nas angiospérmicas lenhosas (*e.g.* *Rosaceae*) (Figura 18).

Muitas das adaptações demonstradas pelas plantas ao nível dos órgãos vegetativos envolveram o alongamento ou o encurtamento dos entrenós. Estas adaptações são recorrentes em diversas linhagens de plantas-com-flor, e evolutivamente reversíveis, talvez porque exijam pouca informação génica (reduzido número de genes envolvidos). Os escapos e os estolhos – dois tipos particulares de caule – têm os entrenós desmesuradamente longos. As rosetas de folhas, os bolbos e a flor, a maior de todas as inovações evolutivas das angiospérmicas, implicaram um encurtamento dos entrenós. Nos *Populus* (*Salicaceae*) «choupos», nos *Fraxinus* (*Oleaceae*) «freixos», nos *Acer* (*Sapindaceae*) «bordos» e em muitas árvores com frutos de interesse económico – *e.g.* *Juglans regia* (*Juglandaceae*) «nogueira» ou entre as *Rosaceae*, *Prunus dulcis* «amendoeira», *Prunus persica* «pêssegueiro», *Malus* «macieiras», *Pyrus* «pereiras» e *Sorbus* «sorveiras» – coexistem macroblastos e braquiblastos, respectivamente especializados na produção de gomos folheares e florais.

Os braquiblastos rugosos e muito curtos são designados por **esporões** (Figura 18-A), um termo de uso corrente em fruticultura. A rugosidade resulta das cicatrizes da inserção dos pecíolos das folhas e dos pedicelos das flores. A maioria dos gomos dos esporões é de tipo hibernante floral, sendo o alongamento operado por

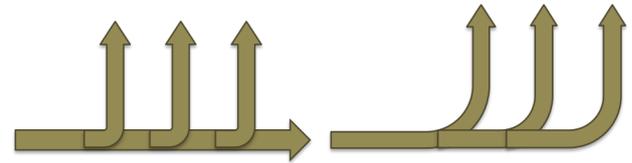


Figura 19. Rizoma monopodial A) em *Iris germanica* (*Iridaceae*) e **simpodial B)** em *Arundo donax* «cana» (*Poaceae*). Representação esquemática do rizoma monopodial **(C)** e simpodial **(D)**.

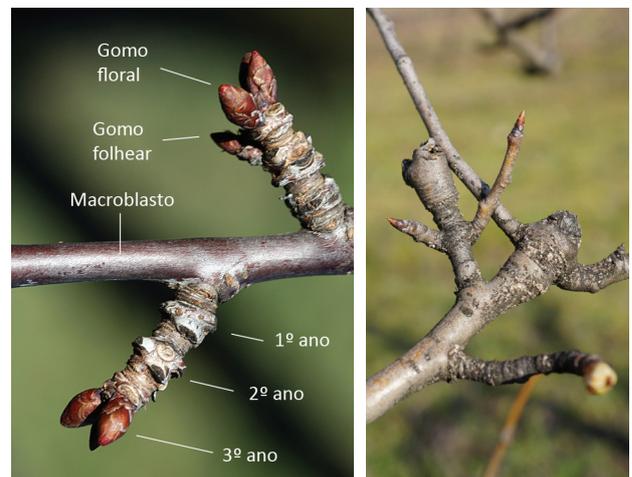


Figura 18. Intensidade do alongamento. A) Esporão inserido num macroblasto em *Prunus avium* (*Rosaceae*) «cerejeira»; *n.b.* que o braquiblasto tem 3 anos de idade (identificam-se 3 anéis cicatriciais). **B)** Bolsa de *Malus domestica* (*Rosaceae*) «macieira»; *n.b.* na bolsa mas à esquerda identifica-se um dardo e uma pequena verdasca simples.

um ou mais gomos hibernantes folheares. Podem ser rectos (de grande comprimento em *Prunus avium* «cerejeira») ou tortuosos (*e.g.* *Pyrus* «pereiras») consoante se alonguem por gomos folheares apicais (alongamento monopodial) ou axilares (alongamento simpodial); raramente são ramificados. Nos esporões de *Pyrus* «pereiras», *Malus* «macieiras» e na *Magnolia x soulangeana* (*Magnoliaceae*) «magnólia-de-soulange» formam-se um ou mais entrenós engrossados, com função de reserva, designados por **bolsas** (Figura 18-B).

Nas plantas lenhosas, além dos esporões, distinguem-se outros tipos peculiares de ramos em função das características do alongamento. Os **ramos epicór-**

micós^[7] são ramos erectos ou suberectos, estéreis (juvenis, sem flores), de entrenós longos e de comprimento variável, provenientes de gomos dormentes ou adventícios situados em qualquer ponto da copa, na proximidade do colo – **pôlas** ou **pôlas do colo** – ou, menos frequentemente, nas raízes – **pôlas radiculares**^[8]. A **pôlas de touça** são tipo de pôla de colo. Se muito possantes retiram vigor às partes mais velhas da copa sendo, neste caso, designados por **ramos ladrões**, **chupões** ou **mamões**. Constatou-se que os fungos que consomem touças e raízes em decomposição raramente se propagam às pôlas.

Tipo e grau da ramificação

Todas as folhas de angiospérmicas axilam um ou mais meristemas axilares; nas gimnospérmicas a presença de meristemas axilares não é constante. A **ramificação lateral** (= **ramificação axilar**), o **tipo de ramificação** mais frequente entre as plantas-com-semente, depende destes meristemas. Na maioria das 'pteridófitas' os meristemas laterais situam-se obliquamente, por debaixo da inserção das folhas: neste grupo de plantas, é pouco apropriado utilizar os conceitos de "meristema axilar" e de "ramificação axilar". As *Lycopodiidae* «licófitas» e as *Ophioglossidae* «ophioglossidas», dois grupos muito antigos de plantas vasculares, ramificam-se de forma **dicotómica**: o meristema apical fende-se e dá origem a dois ramos inicialmente semelhantes entre si. Pontualmente dividem-se dicotomicamente as *Cycadaceae* «cicas», uma família de gimnospérmicas, as *Arecaceae* «palmeiras» e os *Pandanus* (*Pandanaceae*) «pandanos», dois grupos de angiospérmicas monocotiledóneas.

O aspecto geral das plantas (= **hábito ou porte**), e o aspecto dos ramos depende, entre outros factores, do grau de ramificação. A partir de um eixo principal (*e.g.* um tronco de uma árvores) formam-se ramos de primeira ordem ou primários; os ramos de segunda ordem ou secundários partem dos ramos de primeira ordem, e assim sucessivamente. O **grau de ramificação**, *i.e.* a extensão da ramificação, varia de espécie para espécie; *e.g.* as rosáceas arbustivas ramificam-se mais intensamente do que as giestas (tribo *Cytiseae* e algumas *Genista*, *Fabaceae*). A ramificação dos ramos não se multiplica indefinidamente porque a condutividade hidráulica do xilema reduz-se acentuadamente na região onde se inserem os ramos. A dominância e o controlo apicais, *v.i.*, são determinantes no grau de ramificação.

Nas plantas lenhosas reserva-se o termo **raminho** para os ramos de última ordem, terminais ou axilares,

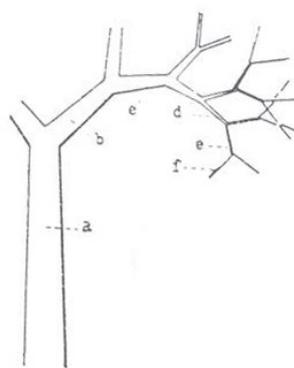


Figura 20. Designações correntes das ramificações das árvores. **A)** Legenda: a) tronco, b) pernada, c) braça, d) ramo, e) raminho e f) rebento (adaptado de Vasconcellos, 1968). **B)** As mesmas ramificações são legíveis numa *Genista florida* (*Fabaceae*) de porte arbóreo.

formados no próprio ano (**raminho do ano**) ou no ano anterior (enquanto não se reinicia o crescimento vegetativo). Os raminhos não ou escassamente **atempados**, *i.e.* de cor ainda verde (de felogene ainda não funcional), são genericamente conhecidos por **rebentos** ou **renovos** (bras. broto). O seu conjunto faz a **rebentação** (bras. brotação). Os renovos da videira são conhecidos por **pâmpanos**. O termo **lançamento** é indiferentemente usado para raminhos ou para caules vigorosos emitidos em qualquer local da copa, ou mesmo das raízes (Vasconcellos, 1969, Figura 20).

Direção e orientação

O caule tem geralmente um geotropismo negativo: alonga-se em direções opostas ao solo. Consoante a direção, ou direções, tomada em relação ao plano representado pelo solo, os caules são classificados em oito tipos (Quadro 8), indistintamente aplicados a caules herbáceos, lenhosos, pouco ou muito ramificados, e ramos.

A orientação do crescimento dos ramos laterais frente ao eixo onde se insere tem dois extremos:

- **Ortotropia** – crescimento na vertical, ou próximo da vertical;
- **Plagiotropia** – crescimento na horizontal, ou próximo da horizontal.

A nomenclatura diversifica-se quando se toma consideração o ângulo de inserção de um eixo lateral em relação à vertical:

- **Ereto** (= ortotrópico) – ângulo nulo;
- **Fastigiado** – ângulo de inserção muito agudo;
- **Ereto-patente** – ângulo com cerca de 45°;
- **Patente** (= plagiotrópico) – ângulo próximo de

[7] Correctamente o termo ramo epicórmico dever-se-ia restringir aos lançamentos provenientes de gomos dormentes, por definição de origem caulinar.

[8] Em plantas herbáceas temos os rebentos do colo e da raiz.

90°;

- **Divaricado** – ângulo muito aberto > 90°.

A morfologia e função dos eixos plagiotrópicos e ortotrópicos é geralmente distinta. Os eixos plagiotrópicos tendem a crescer menos (perdem vigor), ramificar-se mais com ramificações inseridas no mesmo plano, possuir folhas mais pequenas e disticadas, e a produzir mais flores (e frutos). Os eixos ortotrópicos estão envolvidos na ocupação do espaço enquanto os plagiotrópicos estão envolvidos na fotossíntese e na reprodução.

A orientação é da maior relevância na condução das árvores. Por exemplo na oliveira os ramos ortotrópicos não produzem fruto sendo ativamente eliminados nos sistemas de poda tradicional. Em fruticultura existe a preocupação de colher garfos em ramos plagiotrópicos porque induzem entradas mais precoces em frutificação. A torção de ramos para posições próximas da horizontalidade – conhecida em fruticultura e viticultura por empa – estimula a frutificação e reduz o vigor dos ramos. A ereção dos ramos tem um efeito contrário. O peso dos frutos verga os ramos e favorece, por essa via, a diferenciação de novas flores. Nos ramos plagiotrópicos, os gomos virados para baixo tendem a lançar ramos próximos da horizontalidade e os gomos virados para cima ramos mais próximos da vertical. Os podadores experientes servem-se deste padrão.

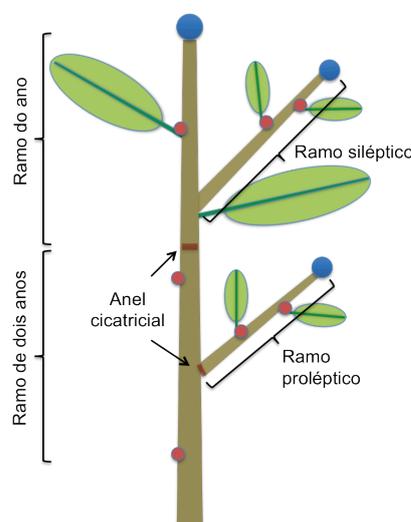
Crescimento contínuo e crescimento rítmico

Nas regiões temperadas, boreais e polares a quiescência das gemas dá-se na estação fria. Salvo raras exceções, o mesmo acontece sob um clima mediterrânico. Nas áreas tropicais com estação seca o crescimento vegetativo é suspenso quando param as chuvas. Nestes casos diz-se que o **crescimento é rítmico**. Durante uma mesma estação crescimento podem ocorrer interrupções temporárias do crescimento. Assim acontece aquando da floração-início da frutificação nos *Quercus* e na videira, ou durante o estio em numerosas outras espécies. Relembro que se designa por unidade de extensão a porção de um eixo que se desenvolve ininterruptamente durante um período de crescimento. As cicatrizes de catafilos, um ou mais entre-nós curtos com folhas um pouco mais pequenas e espessas, sucedidos por um ou mais entrenós longos (Figura 23-B), e nas plantas lenhosas, variações na textura da casca, são indicadores de crescimento rítmico. Nas regiões tropicais húmidas o crescimento é aparentemente contínuo (**crescimento contínuo**); observações mais detalhadas mostraram que geralmente ocorrem interrupções irregulares, nem sempre correlacionadas com variáveis ambientais (Hallé *et al.*, 1978).

Quadro 8. Tipos de direção dos caules (Vasconcellos, 1969).

Tipo	Descrição
Ascendente	Caules inicialmente prostrados curvando, de seguida, para uma posição quase vertical; quando dobram em joelho num nó dizem-se geniculados.
Erecto	Caules verticais ou quase na vertical.
Suberecto	Caules quase verticais.
Subprostrado	Caules quase aderentes ao solo.
Prostrado	Caules aderentes ao solo.
Difuso	Caule muito ramificado com várias direções.
Decumbente	Caules inicialmente erecto ou suberecto vergando distalmente em direção ao solo.
Trepador ou escandente	Direção em função dos suportes (e.g. muros, ramos, taludes, etc.); tipo próprio das lianas (= plantas trepadeiras ou plantas escandentes).

Figura 21. Prolepsia vs. silepsia. Representação esquemática de uma espécie caducifólia.



Prolepsia e silepsia

O alongamento e a ramificação nas plantas perenes pode ser imediata (= **silepsia**) ou protelada no tempo (= **prolepsia**) (Figura 21). Os **ramos prolépticos** das espécies com gomos hibernantes apresentam um anel cicatricial na base; o mesmo não acontece nos **ramos silépticos**. As primeiras duas folhas (profilos) dos ramos prolépticos podem ser distintas das seguintes (nomofilos). Geralmente, o primeiro entrenó dos ramos silépticos destaca-se pelo seu comprimento; nos ramos prolépticos os primeiros entrenós tendem a ser mais curtos do que os restantes (Figura 23-A) (Keller, 2004). Estes três pormenores têm grande importância prática, por exemplo, na interpretação do crescimento e do vigor das árvores fruteiras.

Nas regiões de clima temperado ou mediterrânico a ramificação rameal, regra geral, ocorre através de gomos hibernantes, por definição, situados nos ramos do ano anterior. Dominam, portanto, os ramos prolépticos. A ramificação imediata, implicitamente baseada em

Figura 23. Crescimento rítmico. Ramos silépticos. *Olea europaea* var. *europaea* 'Cobrançosa' de uma ano propagada por estaca. **A)** Evidências de crescimento rítmico. *N.b.* a dois entre-nó mais curtos que os anteriores sucedem-se entrenós longos; identificam-se, portanto, duas unidades de extensão, uma primaveril (entrenós curtos e folhas mais escuras) e outra outonal (entrenós longos e folhas jovens). **B)** Ramo siléptico. *N.b.* primeiro nó invulgarmente longo sucedido por entrenós mais curtos.



gomos prontos, é muito frequente nos trópicos e nas plantas não tropicais de famílias de óptimo tropical (*e.g.* *Lauraceae*). As netas da videira são também um caso de silepsia (Figura 12-A), assim como os **ramos antecipados** (=antecipadas) das espécies frutícolas temperadas. Nas netas o primeiro entrenó é francamente maior do que os restantes.

Dominância e controlo apicais

As plantas lenhosas produzem mais meristemas axilares do que os necessários. Nem todos os meristemas axilares originam novos lançamentos, caso contrário os ramos ensombrar-se-iam uns aos outros, num emaranhado caótico e energeticamente ineficiente de caules e folhas. Consequentemente, a maior parte dos meristemas laterais acaba por nunca ser ativado, aborta ou permanece dormente no interior da copa, com grande probabilidade, durante todo o ciclo de vida da planta.

A ativação dos meristemas laterais de um caule é condicionada, em muitas plantas, pela sua proximidade ao meristema apical (ou a um meristema lateral que o substitua). Este fenómeno, conhecido por **dominância apical**, pode ser forte, e suprimir o desenvolvimento de um grande número de gemas, ou fraco, e apenas uma pequena proporção das gemas se manter dormente (Figura 22). Nas plantas perenes a dominância apical pode exercer-se apenas no ramo do ano ou propagar-se, com variável intensidade, aos ramos com mais de um ano. A supressão dos meristemas laterais nas partes velhas e profundas da copa já não cabe no conceito de dominância apical.



Figura 24. Ramos prolépticos *O. europaea* var. *europaea* 'Cobrançosa' de dois anos propagada por estaca. *N.b.* nas ramificações prolépticas entrenós de comprimento similar.

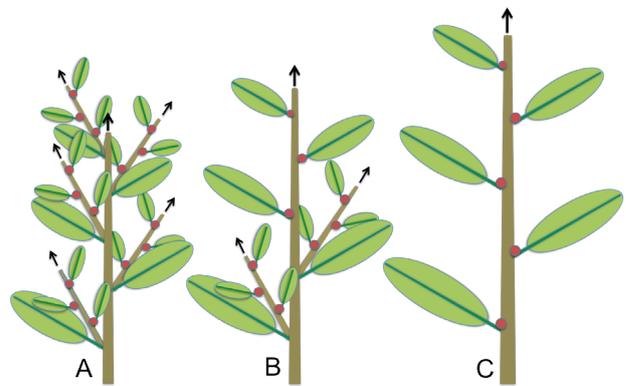


Figura 22. Dominância apical. Representação esquemática. Dominância crescente de A para C.

A dominância apical depende da direção dos ramos. Nos ramos ortotrópicos o meristema apical reprime os vizinhos e concentra em si os recursos da planta. Os lançamentos dos ramos plagiotrópicos, além de naturalmente mais débeis, são mais numerosos. A técnica da empa, anteriormente referida, tem outra consequência: mitiga a dominância apical e, por essa via, estimula o abrolhamento de uma maior número de gomos.

Os lançamentos dos meristemas laterais podem ser, ou não, mais curtos e débeis do que o lançamento do meristema apical, falando-se neste caso de **controlo apical**. Os conceitos de acrotonia, de mesotonia e de basitonia^[9] são definidos em função do vigor dos ramos diferenciados a partir de gomos hibernantes ou dormentes, desde a parte proximal à parte distal, numa determinada unidade de extensão de uma planta lenhosa (Figura 25-A, B). Nos caules **acrótonos** os lançamentos laterais distais (mais próximos do ápice) alongam-

[9] A terminologia em torno da ramificação e alongamento das plantas é bastante confusa. Alguns autores com o mesmo sentido de basitonia e acrotonia preferem os conceitos de ramificação monopodial e ramificação simpodial.

-se mais do que os lançamentos próximos da base. Nos caules **basítonos** os crescimentos proximais alongam-se mais do que os lançamentos próximos do ápice. A **mesotonia** corresponde a uma condição intermédia. Os efeitos de qualquer uma destas condições propagam-se no tempo, sendo legíveis na arquitetura das plantas adultas.

A interação da dominância apical com o controlo apical tem um efeito marcado na configuração espacial (arquitetura) das plantas lenhosas, e, implicitamente no seu aspecto geral (= hábito ou porte)^[10]. Na fase de plântula a dominância e o controlo apical são exercidos por um único meristema apical. À medida que as estações de crescimento se sucedem os ramos laterais, assumem, mais ou menos rapidamente, um papel semelhante ao meristema apical original.

Muitos arbustos, como sejam, na flora europeia, as giestas (*Cytiseae*, *Fabaceae*), as estevas (*Cistus*, *Cistaceae*) e as urzes (*Erica*, *Ericaceae*), combinam uma forte dominância apical com basitonía. As gemas distais abortam com frequência ou diferenciam flores, e os ramos têm tendência a ramificar-se com pouca intensidade, particularmente na extremidade distal. As ramificações mais próximas da base da planta alongam-se com mais vigor do que as ramificações distais. Geralmente as ramificações basais são ortotrópicas e as distais plagiotrópicas. A reiteração de ramificações basais ortotrópicas retira vigor aos ápices dos ramos e as plantas permanecem com um hábito arbustivo. A reforçar este efeito, os ramos mais longos são ciclicamente renovados a partir da base em consequência do fogo ou corte.

Nas árvores angiospérmicas jovens a dominância apical é também intensa mas o desenvolvimento dos ramos é tendencialmente acrótono (**acrotonia dominante**). Os crescimentos ocorrem predominantemente na extremidade dos ramos (zonas periféricas da copa). Com o tempo acaba por se formar um tronco bem definido e um hábito arbóreo, frequentemente de copa esguia. Estas formas evoluem mais depressa nas árvores em povoamentos, sujeitas a forte competição pela luz. Em algumas espécies arbóreas a arquitetura da árvore tem um controlo genético tão apertado que desenvolvem a mesma forma, isoladas ou em povoamento.

A intensidade da acrotonia nas angiospérmicas varia com a idade, de espécie para espécie ou mesmo entre diferentes genótipos da mesma espécie (Figura 25-C). Comparando a macieira (*Malus domestica*, *Rosaceae*) com a pereira (*Pyrus communis*, *Rosaceae*), duas importantes fruteiras temperadas, constata-se nos indivíduos jovens, que a macieira tem tendência a formar ramos na parte inferior dos eixo, enquanto a pereira se ramifica

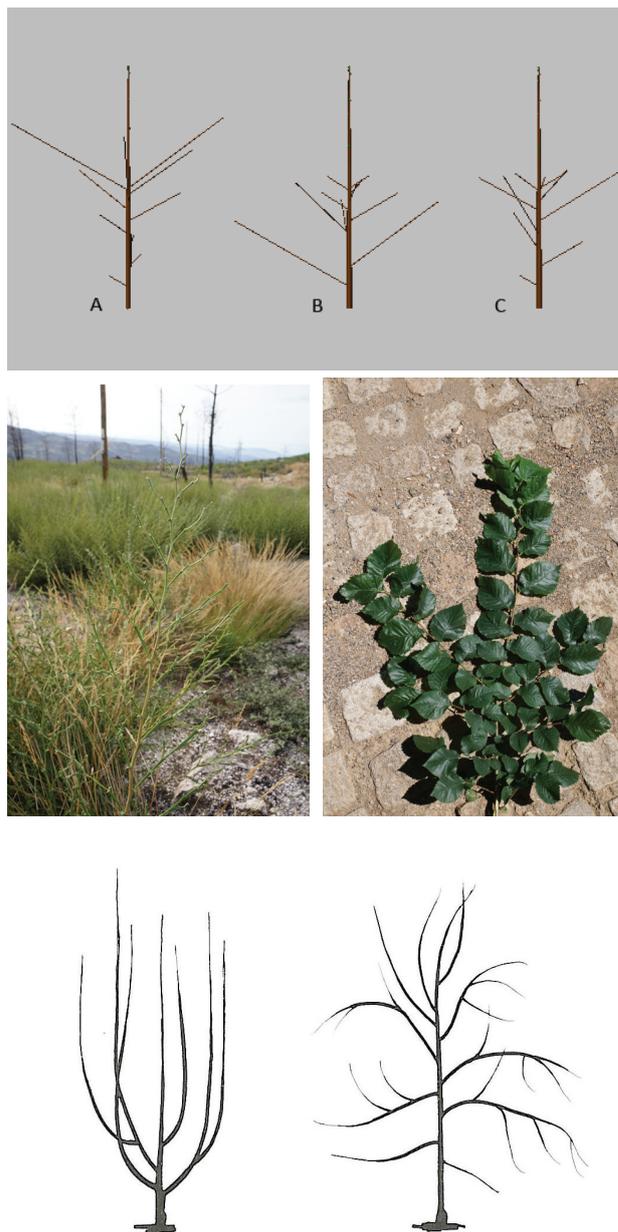


Figura 25. Controlo apical. A) Três tipos: acrotonia (A), basitonía (B) e mesotonia (figura obtida pelo modelo longSymmetry, <http://www.grogra.de>). **B)** Basitonía em *Pterospartum tridentatum* subsp. *lasianthum* (*Fabaceae*) «carqueja», n.b. ramificações silépticas. **C)** Acrotonia em ramos prolépticos de *Ulmus minor* (*Ulmaceae*). **D)** Representação esquemática do hábito de duas cultivares de macieira: tendência basítónica, à esquerda, e tendência acrótona, à direita (Lespinasse, 1977).

intensamente na parte mais alta do eixo e define um eixo mais rapidamente. A macieira é mais basítónica (e menos acrótona) do que a pereira. A poda da pereira é mais exigente do que a da macieira porque é difícil manter copas guarnecidas de ramos na base das pereiras, região onde é mais fácil (e barato) colher os frutos.

À medida que as árvores angiospérmicas envelhecem, a dominância e o controlo apical esbatem-se: as espécies monopodiais em jovens tendem a volver simpodiais (por abortamento dos gomos apicais), os rami-

[10] Este efeito pode ser experimentado no programa TreeSketch, disponível para iPad (<http://algorithmicbotany.org/TreeSketch/>).

nhos do ano ramificam-se abundantemente e o padrão de crescimento dos ramos situados na orla da copa aproxima-se do modelo basítono. Simultaneamente, o número de gomos que abrolham a cada primavera aumenta (até atingir um teto), os raminhos são cada vez mais curtos (e com menos gomos) e a proporção de raminhos plagiotrópicos aumenta. A produção de flores e frutos intensifica-se retirando vigor às árvores. Nas árvores maduras a copa toma uma forma arredondada e a altura acaba por estabilizar. O eixo primário desvanece-se no interior da canópis, ao mesmo tempo que desenvolvem pernadas codominantes e se intensifica a desrama natural (Shigo, 1991). Ao contrário do que acontece nas gimnospéricas, o interior da copa das angiospéricas fica pouco denso em ramos enquanto a orla permanece densamente revestida de raminhos. A árvore como que se transforma num sistema tubular de transporte e suporte (constituído pelo tronco pernadas e braços) que eleva a cima do solo uma população de pequenos arbustos (ramos e raminhos) densamente vestidos de folhas.

O abortamento dos gomos apicais, referido no parágrafo anterior, não é exclusivo das árvores angiospéricas adultas. Por exemplo é fácil de observar em castanheiros jovens (Figura 25-A). A adopção de um sistema de alongamento simpodial através do abortamento do gomo apical terá sido uma forma “evolutivamente simples e rápida” de muitas árvores desenvolverem copas alargadas. Esta condição é, muito provavelmente, vantajosa nos ecossistemas florestais, frente às primitivas copas em flecha que ainda hoje caracterizam muitas gimnospéricas. A morte determinada de células ou de partes do corpo é muito comum nos processos de desenvolvimento, tanto em plantas como em animais (e.g. apoptose de células animais embrionárias). A evolução em vez de trabalhar as características dos órgãos vegetais, muitas vezes limita-se a “aniquilá-los”.

Os gomos distais têm tendência a não abrolhar, ou mesmo abortar, nas árvores velhas com raminhos de ordem elevada e distantes do tronco, deficientemente abastecidos pelo xilema, e nas árvores com alterações profundas e recentes na conformação da copa (e.g. por poda, parasitismo ou acidente) ou submetidas a um forte stresse ambiental. Consequentemente, surgem ramos epicórmicos, possantes e eficientes na competição pelos nutrientes radiculares com os demais ramos da copa. Casos há em que um ou mais ramos epicórmicos constroem novos troncos e novas copas, ganham dominância, e acabam por substituir as partes aéreas mais antigas (e ineficientes) da planta (*v.i.* conceito de reiteração). Estamos perante um caso extremo de cladoptose (*v.i.*).

Nas gimnospéricas arbóreas a dominância dos meristemas apicais mantém-se quase inalterado durante todo o ciclo de vida, por conseguinte o número de meristemas laterais ativados (e de ramificações laterais) é escasso. As árvores crescem permanentemente em altura e mantêm um eixo primário bem definido do solo até à **flecha** (parte distal da copa). Nas angiospéricas arbóreas, regra geral, como acabou de se referir, a dominância não é tão marcada.

5.5. Posição das inflorescências

Plantas lenhosas

As inflorescências, solitárias ou grupadas, ocorrem em três posições fundamentais nas plantas lenhosas angiospéricas de regiões com uma estação desfavorável ao crescimento vegetal: (i) em ramos do ano, (ii) em ramos de dois anos e (iii) em ramos de três ou mais anos.

No primeiro caso (**florescência em ramos do ano**) durante o ciclo de crescimento é produzido um ramo longo determinado com um número variável de nódulos. No final do ciclo vegetativo o meristema apical diferencia-se numa inflorescência (**inflorescência terminal**). Este modelo é fácil de observar em *Aesculus* (*Sapindaceae*) «castanheiros-da-índia» (Figura 26-A), *Acer pseudoplatanus* «bordo-comum», *Hydrangea macrophylla* (*Hydrangeaceae*) «hortênsia» e *Catalpa bignonioides* (*Bignoniaceae*) «catalpa». Em alternativa, diferenciam-se **inflorescências axilares** em ramos indeterminados, como é o caso da *Castanea sativa* (*Fagaceae*) (Figura 26-B), dos *Quercus* ou do *Diospyros kaki* (*Ebenaceae*) «diospireiro». Uma terceira variante ocorre nas plantas com alongamento simpodial em que as inflorescências surgem opostas às folhas (e.g. *Vitis vinifera* [*Vitaceae*] «videira-europeia», Figura 17). Nas plantas temperadas e mediterrânicas o conjunto “macroblasto + inflorescências” tem necessariamente origem em gomos mistos hibernantes. Não existe uma designação estabelecida para os ramos longos do ano com inflorescências terminais ou axilares, e muito menos para os simpódios com flores: **macroblasto ou ramo fértil do ano** são uma hipótese. As plantas que seguem este modelo de localização das inflorescências produzem, tendencialmente, flores e frutos no tarde. Por vezes a maturação dos frutos demora mais do que um ano o que pode dificultar a interpretação da localização das flores (Figura 27).

A **florescência em ramos de dois anos**, portanto em ramos diferenciados na estação de crescimento anterior, é muito frequente. Este modelo envolve gomos hibernantes florais. Reconhecem-se dois subtipos de inser-

ção das inflorescências (e implicitamente dos gomos florais):

- Em ramos mistos (macroblastos mistos) – caso mais frequente; e.g. *Cytisus* (Fabaceae) «giestas», *Olea europaea* var. *europaea* (Oleaceae) «oliveira» (Figura 26-C) e *Prunus persica* (Rosaceae) «pessegueiro»;
- Em ramos curtos (braquiblastos mistos) – estes caules curtos são parte integrante de esporões; tipo comum entre as *Rosaceae* arbóreas (Figura 18-A), em *Juglans regia* (Juglandaceae) «noqueira» e *Fraxinus* (Oleaceae) «freixos».

A diferenciação de flores em caules de três ou mais anos é conhecida por **cauliflora**. A flores têm origem em gomos florais dormentes localizados no tronco ou em partes velhas da copa. É muito frequente nos trópicos sobretudo em espécies polinizadas ou dispersas por morcegos (Breckle, 2002); e.g. *Theobroma cacao* (Sterculioideae, Malvaceae) «cacaueiro» (Figura 26-D), *Artocarpus* (Moraceae) «fruta-pão» e *Myrciaria cauliflora* (Myrtaceae) «jabuticaba», também na mediterrânica *Cercis siliquastrum* (Fabaceae) «olaia».



Figura 27. Frutos de maturação bienal em *Quercus rubra* (Fagaceae). Os frutos de *Quercus* dos subgéneros *Cerris* (e.g. sobreiro) e *Lobatae* (carvalhos-americanos, ing. red oaks) demoram cerca de dezoito meses a amadurecer; a sua maturação estende-se por dois ciclos de crescimento. *N.b.* que as bolotas se situam num ramo de dois anos desprovido de folhas (o *Q. rubra* é caducifólio).

Os tipos e subtipos descritos são difíceis de discriminar nas plantas lenhosas em climas sem uma estação de repouso bem marcada (regiões tropicais húmidas). Muitas espécies combinam a floração em ramos mistos com a floração em braquiblastos; e.g. floração



Figura 26. Posição das inflorescências nas plantas lenhosas. A) Em macroblastos férteis do ano, inflorescência terminal: *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae). B) Em macroblastos férteis do ano, inflorescência lateral (inserida na axila das folhas): *Castanea sativa* (Fagaceae). C) Em macroblastos férteis do ano, inflorescência lateral (flores já diferenciadas em frutos): *Diospyros kaki* (Ebenaceae). D) Em macroblastos de dois anos: *Olea europaea* var. *europaea* (Oleaceae). E) Em macroblastos de dois anos: *Cytisus multiflorus* (Fabaceae). F) Cauliflora: *Theobroma cacao* (Malvaceae, Sterculioideae).

em ramos mistos e esporões na ameixeira-japonesa, e floração em verdascas coroadas e esporões na macieira e pereira. Mais rara é a produção, numa única estação de crescimento, de inflorescências em ramos longos de dois anos e nas axilas das folhas de ramos do ano. Assim acontece, porém, nas variedades de figueira com **figos lampos** (figos de Primavera – Maio-Junho – inseridos em ramos de dois anos) e **figos vindimos** (figos diferenciados solitários ou aos pares na axila das folhas dos ramos do ano (macroblastos). A localização das flores é particularmente complexa nos citrinos (vd. Augustí, 2010).

Para precisar ainda mais a posição das flores nos ramos é necessário introduzir o conceito de braquiblasto florífero (não confundir com o conceito de esporão). Entende-se por **braquiblasto florífero** o ramo curto que suporta a inflorescência gerada por i) um gomo floral pronto axilar, ii) um gomo floral hibernante ou iii) um gomo floral dormente. Nos braquiblastos floríferos os profilos e nomofilos estão total ou parcialmente suprimidos, neste caso reduzidos a bractéolas. No castanheiro os braquiblastos floríferos nascem em gomos florais prontos axilares; nas rosáceas arbóreas e na oliveira em gomos florais hibernantes; nas espécies caulifloras em gomos florais dormentes.

Plantas herbáceas

Quanto à posição das inflorescências, as plantas herbáceas dividem-se em dois grandes grupos: de **inflorescências terminais** e de **inflorescências laterais** (= **axilares**). Esta dicotomia é evidente no género *Trifolium* (*Fabaceae*) «trevos». As espécies com inflorescências terminais têm, como se referiu anteriormente (vd. [Alongamento rameal](#)), um crescimento determinado. No decurso do ciclo vegetativo destas espécies os meristemas apicais diferenciam-se repetidamente em inflorescências sendo o crescimento continuado por meristemas axilares (e.g. *T. pratense* e *T. vesiculosum*). As espécies com inflorescências laterais seguem um modelo de crescimento indeterminado (e.g. *T. repens* e *T. subterraneum*). Nas gramíneas as inflorescências situam-se extremidade dos colmos. Na maior parte das espécies perenes formam-se ramificações estéreis nos nós basais (inovações, *v.i.*) que na estação favorável seguinte darão origem a uma nova inflorescência. A formação de ramificações estéreis em nós basais que produzem inflorescências segundo o modelo determinado no ano seguinte é a norma nos hemicriptófitos e muito comum em caméfitos (*v.i.*) (Figura 28).

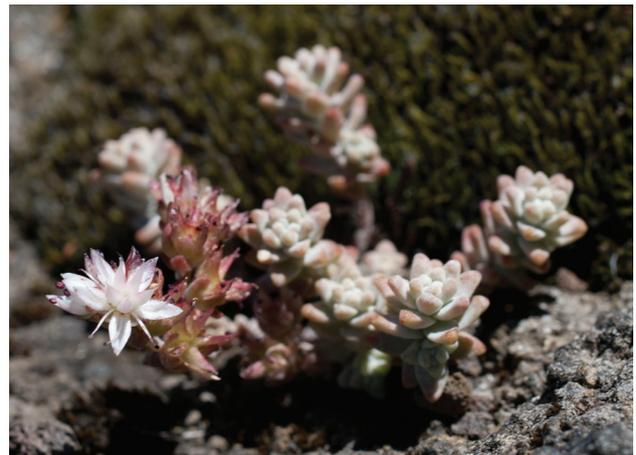


Figura 28. Ramos estéreis em *Sedum farinosum* (*Crassulaceae*), um endemismo da Ilha da Madeira. Consoante as condições ecológicas prevalentes no próximo ano poderão ou não diferenciar uma inflorescência na extremidade distal, semelhante à inflorescência visível no canto inferior esquerdo da imagem.

5.6. Tipologia dos ramos das fruteiras lenhosas

Em fruticultura há toda uma terminologia para designar os ramos consoante a sua capacidade de produzir fruto, morfologia e posição na copa. Os ramos das árvores de fruto dividem-se em dois grandes grupos: i) **ramos frutíferos** e ii) **ramos vegetativos**, consoante estejam especializados ou não na produção de flores e frutos. Além dos **ramos de madeira**, uma designação genérica para os macroblastos não especializados, são ramos vegetativos os dardos, as verdascas simples (Figura 18) e os já referidos ramos ladrões. Incluem-se nos ramos frutíferos os ramos férteis do ano, os ramos mistos e os esporões. As verdascas coroadas (bras. brindilas) são um tipo peculiar de ramo misto (Figura 30).

Nas pereiras e na macieiras em plena produção, a partir de um gomo axilar evoluciona, frequentemente, no segundo ano um braquiblasto, ainda sem gomos florais, encimado como hibernantes terminal folhear aguçado conhecido por **dardo**. O dardo geralmente diferencia-se num esporão ou numa verdasca no segundo ano. As **verdascas** são macroblastos laterais de um ano, relativamente curtos e frágeis, com gomos hibernantes folheares axilares e um gomo hibernantes folhear (**verdascas simples**) ou floral no ápice do ramo (**verdascas coroadas**). Os **ramos mistos** e os esporões são, respetivamente, macroblastos e braquiblastos com gomos hibernantes florais e foliares.

As cerejeiras e as *Prunus cerasus* «gingeiras» frutificam em esporões. As verdascas coroadas são determinantes na produção de frutos na pereira e macieira. O *P. salicina* «ameixeira-japonesa» tem ramos mistos e esporões. O pessegueiro frutifica em ramos mistos. Estes

diferentes hábitos de frutificação são determinantes na escolha dos sistemas de condução e poda.

5.7. Cladotose

Nas primeiras páginas deste texto defendeu-se que as plantas estão condenadas a crescer: a produção de ramos e folhas e a expansão da copa para capturar a luz é uma inevitabilidade nestes organismos. Nas plantas lenhosas a acumulação de ramos em grande número, ainda que moderado pela dominância apical, aumenta os gastos energéticos (todas as células vivas consomem energia), a resistência à deslocação dos fluidos floémicos e xilémicos, o risco de ensombreamento e de lesões mecânicas nas folhas, e o risco de ruptura de ramos e pernas por efeito do peso ou da ação mecânica do vento. Por conseguinte, a rejeição dos ramos em excesso na copa e a aquisição evolutiva de mecanismos para este efeito são potencialmente vantajosos.

A abscisão de ramos chama-se **cladotose**. Esta redução ativa da massa rameal, à semelhança da abscisão de folhas, flores abortadas, frutos maduros ou sementes, envolve a formação de camadas de tecidos especializados que acabam por cortar as conexões vasculares e provocar a morte dos ramos. Num processo distinto da cladotose, o peso e o vento forçam também a queda passiva dos ramos em excesso, selecionando, preferencialmente, ramos ensombrados, doentes ou mal inseridos (os ramos cruzados e sobrepostos são mais resistentes à força do vento e, por isso, passíveis de serem arrastados pelos filetes de ar). As árvores servem-se do vento para limpar as suas copas. As ventanias e os temporais afinal podem ter um papel importante na saúde das árvores.

As árvores não são eficientes por igual a libertarem-se dos ramos em excesso. O *Pinus pinaster* (*Pinaceae*) «pinheiro-bravo» desrama naturalmente, sobretudo em povoamentos densos. Os *Cupressus* (*Cupressaceae*) «ciprestes», não. À medida que os troncos de *Cupressus* engrossam incorporam no lenho a base dos ramos mais velhos, estejam eles vivos ou mortos. Para se obterem boas madeiras, de *Cupressus* sp.pl., por exemplo, é necessário desramar ciclicamente as árvores. Buck-Sorlin & Bell (1998, cit. Bell 2008) recolheram do solo, durante um ano, sob a copa de uma árvore de *Quercus robur* (*Fagaceae*), cerca de 37.000 fragmentos (excluindo folhas).

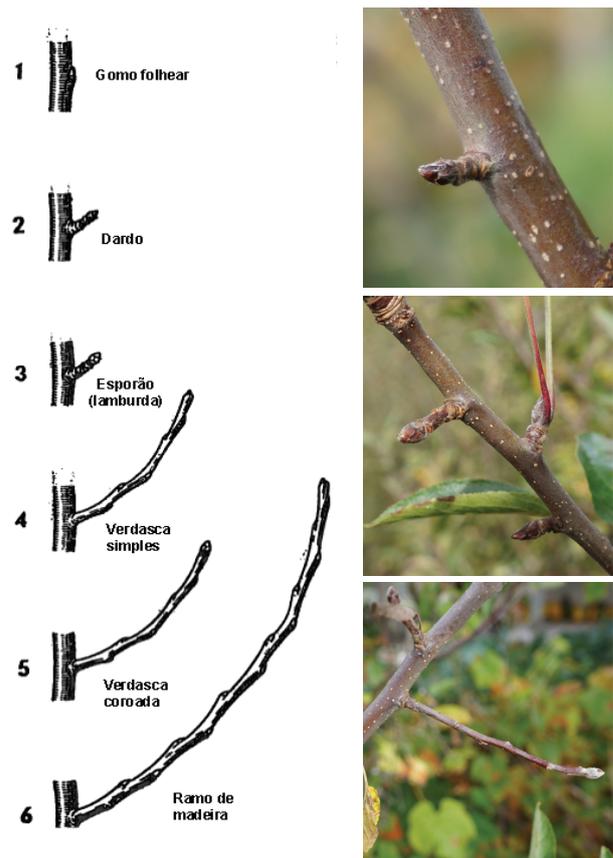


Figura 30. Tipologia dos ramos das plantas lenhosas frutícolas (Grisvard, 1994). À direita (de cima para baixo) em macieira: dardo, esporão e verdasca coroada.



Figura 29. Cladotose em *Platanus orientalis* (*Platanaceae*) após um dia de temporal.

5.8. Modelos arquiteturais e reiteração

Os modelos arquiteturais são um tema avançado de morfologia vegetal pelo que são aqui abordados de forma muito breve (mais informação em Hallé *et al.*, 1978 e Bell, 2008).

A canópia (parte aérea) das plantas é constituída por uma sistema hierarquizado de eixos com diferentes características funcionais, anatómicas e morfológicas, *e.g.*, certos eixos tem uma função de reserva e supor-

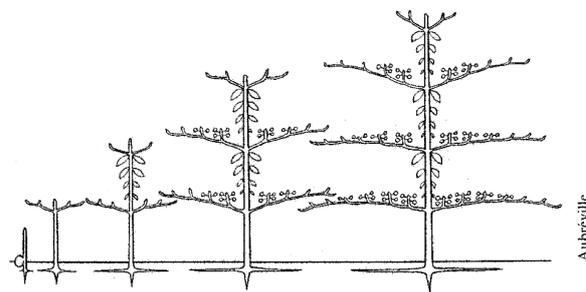
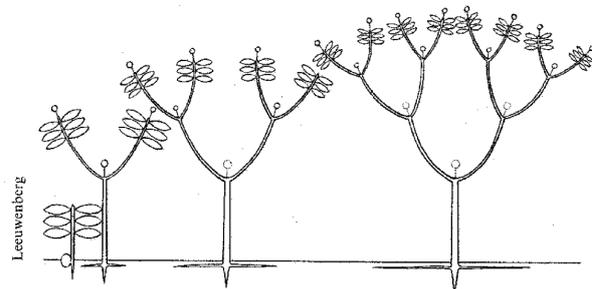
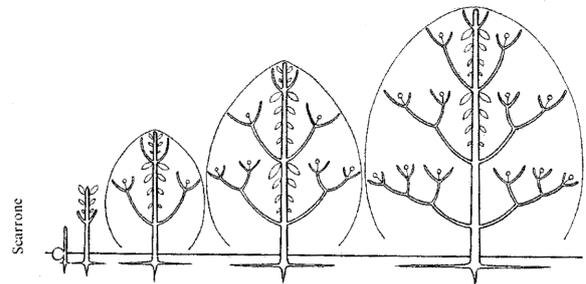
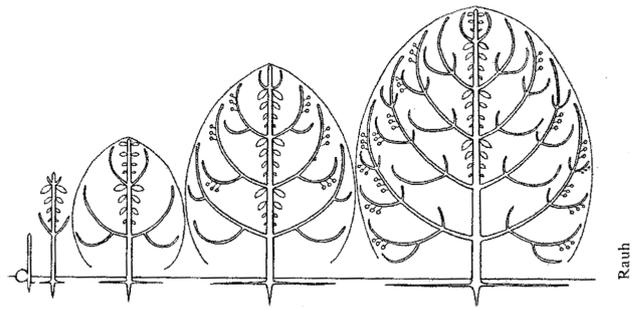


Figura 31. Modelos arquiteturais. **A)** Modelo de Rauh: *Quercus suber* (Fagaceae). Neste modelo todos os eixos são monopodiais e ortotrópicos; as inflorescências inserem-se lateralmente. Muitas árvores e arbustos holárticos seguem este modelo, embora com a idade possam a convergir no modelo de Scarrone; e.g. *Erica arborea* (Ericaceae), *Prunus avium* (Rosaceae), *Tilia* (Malvaceae), *Fraxinus* (Oleaceae), *Quercus* e *Pinus* (Pinaceae). **B)** No modelo de Scarrone o eixo principal é monopodial e os eixos laterais simpodiais, e todos eles ortotrópicos: *Arbutus unedo* (Ericaceae); e.g. *Aesculus hippocastanum* (Sapindaceae) e muitas plantas anuais da flora europeia. **C)** No modelo de Leeuwenberg os eixos são simpodiais e ortotrópicos: *Dracaena draco* (Asparagaceae); e.g. *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae). **D)** Modelo de Aubréville: pormenor de um ramo lateral plagiotrópico de *Terminalia catappa* (Combretaceae) (Sumbe, Ang). Neste modelo exclusivamente (?) tropical, o tronco é monopodial e de crescimento rítmico. Perto do final de cada ciclo de crescimento são produzidos na extremidade do eixo primário ramos laterais plagiotrópicos de alongamento simpodial. No final do crescimento, as unidades de extensão plagiotrópicas voltam erectas (ortotrópicas), produzem entrenós curtos (assemelham-se a braquiúlastos) e diferenciam inflorescências axilares. Nas estações de crescimento seguintes os ramos horizontais continuam a alongar-se simpodialmente; os braquiúlastos persistem produzindo entrenós curtos e inflorescências. Representações esquemáticas de Hallé *et al.* (1978).

te, outros expõem folhas à luz e outros ainda suportam flores. A construção e forma da canópia tem um forte controlo genético: a influência do ambiente na arquitetura das plantas é limitada: com mais ou menos recursos, em canópias de maior ou menor dimensão, a arquitetura das plantas é geralmente constante ao nível da espécie (eventualmente ao nível de outras categorias taxonómicas ou mesmo da cultivar nas plantas domesticadas). Os **modelos arquiteturais** definem o modo como uma planta constrói a sua forma e a arquitetura daí resultante (Barthélémy & Caraglio, 2007), são abstrações que representam a estratégia de crescimento da canópia seguidas pelas plantas.

A **análise arquitetural das plantas**, que conduz à identificação dos modelos arquiteturais, passa pela identificação e caracterização dos eixos (*e.g.* tronco, braçadas e braquiblastos). Nesta análise consideram-se caracteres tão diversos como a presença (maioria das plantas) ou ausência de ramificações (*e.g.* palmeiras), se a ramificação está (*e.g.* *Cytisus*) ou não (*e.g.* maioria das árvores) restringida à base do tronco, o tipo de alongamento (simpodial *vs.* monopodial), a orientação dos ramos (ortotropia *vs.* plagiotropia), a periodicidade do crescimento (crescimento contínuo *vs.* crescimento rítmico), e a presença ou ausência e a posição das inflorescências (*e.g.* terminal *vs.* lateral, *v.i.*) (Figura 31) (Barthélémy & Caraglio, 2007).

Reconhecem-se apenas 23 modelos arquiteturais nas plantas com semente, sejam elas herbáceas ou lenhosas. A maior variabilidade de modelos estruturais é encontrada nos trópicos. Os modelos arquiteturais são, como se referiu, determinados geneticamente; têm uma utilidade descritiva na percepção das formas das plantas, mas o seu significado ecológico e evolucionário não é claro (Tomlinson, 1983). Estão descritos casos de plantas que seguem 2-3 modelos arquiteturais até à idade adulta, e a mudança de modelo arquitetural em função da exposição à luz.

À medida que as plantas lenhosas perenes crescem deixam dormentes ocultos no ritidoma do tronco e ramificações de ordem superior um grande número de gomos axilares. Um ou mais destes meristemas por ser reativado por causas parasitárias ou acidente, podas violentas, pelo efeito do envelhecimento ou por um aumento brusco dos recursos disponíveis (*e.g.* teor do solo em nutrientes ou exposição à luz). Os sistemas de ramos construídos a partir da reativação de gomos dormentes seguem geralmente, a mesma sequência no desenvolvimento das ramificações e atingem o mesmo modelo arquitetural da canópia original (Bell, 2008). Estas repetições estruturais designam-se por **reiteraões** (Figura 32). As reiteraões podem surgir de forma natu-

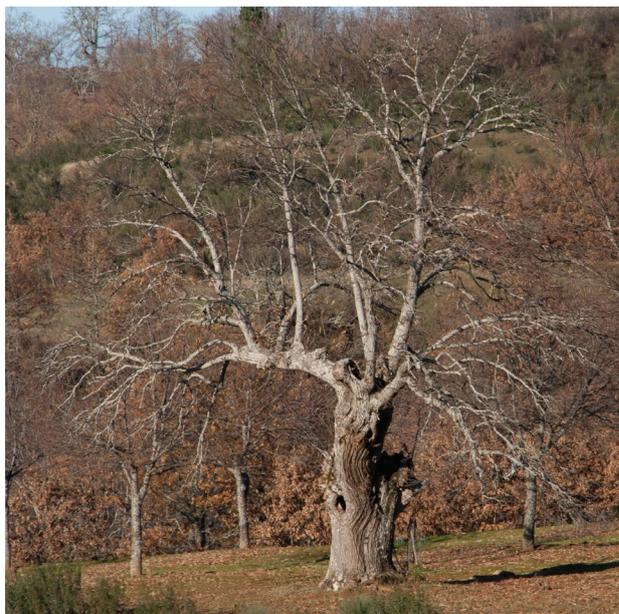


Figura 32. Reiteraão em *Castanea sativa* (Fagaceae). A emissão de reiteraões deveu-se à decrepitude da árvore.

ral sem uma causa exógena ou endógena evidente (Bell, 2008).

6. Crescimento e arquitetura das gramíneas

As gramíneas dispõem de quatro tipos de meristemas na parte aérea: apicais, axilares, intercalares da folha e intercalares do caule. Durante a fase vegetativa os meristemas apicais produzem fitómeros (metâmeros vegetativos) de entrenós muito curtos, encaixados de forma linear (Figura 34). A velocidade a que se formam novos fitómeros depende, sobretudo, das características genéticas das plantas e da temperatura. À medida que os meristemas caulinares apicais progridem deixam para trás agregados de células com capacidade meristemática, com a função de alongar as folhas (meristemas intercalares folheares), de alongar os entrenós do caule na fase reprodutiva (meristemas intercalares caulinares) ou de ramificar o caule (meristemas axilares).

Numa fase precoce da diferenciação da folha, ainda no âmbito do meristema apical, a capacidade de divisão celular das células folheares fica restringida a um meristema intercalar, localizado na região de contacto entre a bainha e o limbo. O crescimento intercalar do limbo cessa aquando da formação da lígula; a diferenciação de novos tecidos na bainha prolonga-se por mais tempo, até à extrusão para o exterior da lígula (Langer, 1979). Muitas gramíneas são capazes de repor, parcialmente, pela ação destes meristemas intercalares folheares a perda por herbivoria da extremidade do limbo na última fase do crescimento da folha, quando esta

emerge da bainha da folha imediatamente anterior e ainda não expôs ao exterior a lígula. Este tema é recuperado um pouco mais adiante.

Pouco depois da emergência nas espécies anuais, ou da reativação do crescimento nas gramíneas perenes, durante o Outono e Inverno nas regiões extra-tropicais, ou com a chegada das chuvas nos trópicos, são ativados meristemas axilares, e produzidos novos caules e folhas. Estas ramificações diferenciam-se na axila de folhas jovens, ou na axila das folhas mais velhas, formadas na estação de crescimento anterior. Em cada axila folhear insere-se apenas um novo caule, que pode ser um colmo, um estolho ou um rizoma. Nas espécies perenes os novos caules eventualmente têm origem em estolhos ou rizomas que tenham sobrevivido à estação desfavorável ao crescimento. Os meristemas axilares ativados geralmente localizam-se à superfície, ou próximo da superfície, do solo. Os **filhos** – *i.e.* os colmos pós-embriários, inseridos noutros colmos mais velhos próximo da superfície do solo – alongam-se entre uma bainha e o colmo da planta-mãe. A ramificação das gramíneas nos nós distais é frequente nos trópicos (Figura 35).

Muitas gramíneas, assim como diversas outras monocotiledóneas (*e.g.* espécies de *Cyperaceae* e *Juncaceae*), **afilham** abundantemente, diferenciando um grande número de novos caules a partir dos meristemas axilares das folhas basais. Os caules filhos, por sua vez, dão rapidamente origem a novos caules (netos), e assim por diante. Nas plantas ditas **cespitosas** os novos colmos brotam compactados em grande número numa pequena toija, próximo da superfície do solo (Figura 36). Nas gramíneas temperadas e mediterrânicas os fitómeros diferenciados no Outono e no Inverno são muito curtos. Nesta altura do ano as folhas apresentam um limbo pequeno, e as bainhas sobrepostas e comprimidas em grande número num **pseudocaulé** (Figura 34-B).

O **afilhamento** dos cereais de outono-inverno (*e.g.* trigo, centeio, cevada e aveia) ocorre no final do outono e durante o inverno, a partir do estágio fenológico de 3-folhas. A intensidade do aphilamento depende fatores internos (características genéticas das plantas) ou externos (*e.g.* temperatura, teor de água do solo, nutrientes e radiação solar). O trigo aphilha mais do que o centeio por isso, em solos de igual fertilidade, a densidade de sementeira (número de sementes/ha) do centeio é superior à do trigo. Nos sistemas tradicionais de agricultura as densidades de sementeira do trigo e do centeio eram semelhantes: o trigo ocupava os melhores solos, as terras menos férteis eram reservadas para o centeio: obtinha-se, assim, como convém, um número de colmos/ha superior nas terras melhores (de trigo), do que nas de pior qualidade (de centeio). A radiação solar tem um efeito muito marcado no aphilamento: quanto maior a

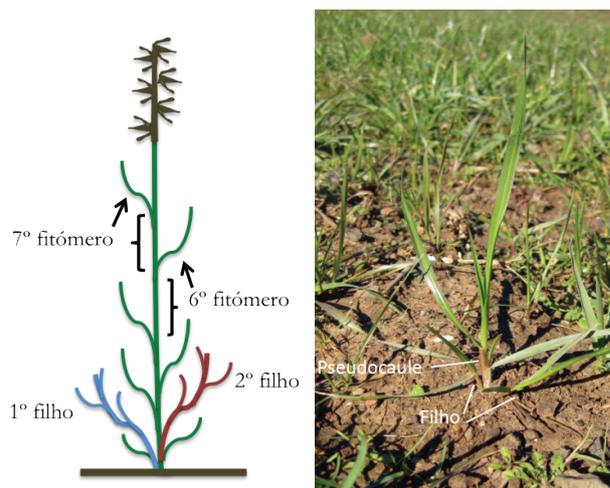


Figura 34. Arranjo espacial dos fitómeros nas gramíneas. A) Representação esquemática. B) *Lolium multiflorum* em pleno aphilamento (Lu).

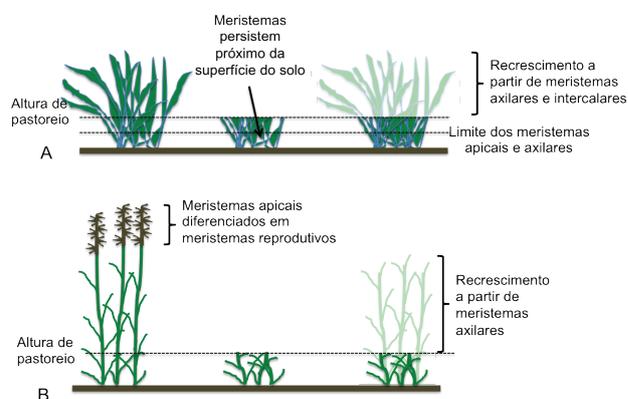


Figura 33. Resposta (crescimento) das gramíneas após perturbação pela herbivoria. A) Antes do encanamento. B) Depois do encanamento.

Figura 35. Ramificação reiterada nos nós distais: *Setaria welwitschii*, uma gramínea muito procurada pelos bovinos nos pastos doces sublitorais do CW de Angola.



quantidade de luz recebida pelas plantas, por exemplo, em resultado de baixas densidades de sementeiras, mais intenso é o aphilamento. Este fenómeno é optimizado nos modernos sistemas tropicais de produção de arroz (Uphoff *et al.*, 2011).

Nas *Poaceae* vivazes, nas *Cyperaceae* e em outras famílias de monocotiledóneas, os filhos designam-se por **inovações** (Figura 36). Salvo raras exceções, as inovações produzem flores ou inflorescências no próprio ano. Nas espécies rizomatosas ou estolhosas a origem axilar obriga os novos estolhos ou rizomas a perfurar uma ou mais bainhas folheares da planta-mãe

Com a aproximação da fase reprodutiva o meristema apical das gramíneas toma uma forma alongada e a diferenciação de novas folhas é acelerada. Em dado momento dá-se a diferenciação floral: o meristema vegetativo converte-se num meristema da inflorescência, deixa de produzir fitómeros, e principia a diferenciação da inflorescência. Simultaneamente ou pouco depois da diferenciação floral, verifica-se um aumento da eficiência fotossintética e termina o afilhamento. O valor nutritivo das plantas para a alimentação animal começa a descer, descida esta subitamente acentuada com a floração.

A iniciação floral tem diferentes exigências consoante a proveniência geográfica das plantas e a sua perenidade. Muitas gramíneas perenes temperado-mediterrânicas para diferenciarem flores necessitam de frio invernal (vernalização), dos dias a crescer (*e.g.* algumas variedades de trigo-mole) ou de uma combinação, sequencial, de ambos os factores ambientes (*e.g.* *Secale cereale* «centeio» e algumas variedades de trigo-mole). Nestas plantas a transição do meristema vegetativo para meristema da inflorescência acontece no final inverno-início da primavera. As gramíneas tropicais exigem dias curtos. As plantas anuais não são sensíveis nem ao comprimento do dia, nem necessitam de vernalização.

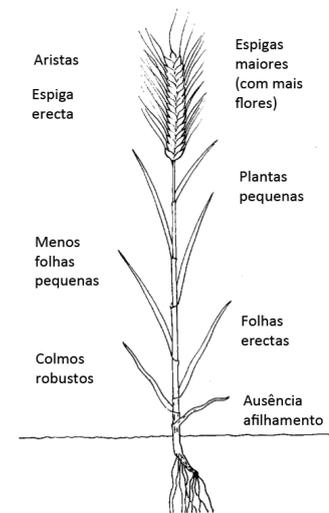
A activação dos meristemas intercalares caulinares nos entrenós distais e o consequente do alongamento do colmo, *i.e.* do **encanamento**, são posteriores à diferenciação floral. O alongamento dos entrenós caulinares distais “empurra” a inflorescência para o exterior, através da bainhas das folhas. A velocidade do “encanamento” depende muito da temperatura do ar: as Primaveras precoces provocam uma antecipação da floração das gramíneas, o frio tem um efeito contrário. O período final da “subida” do meristema pelo interior da bainha da última folha – a chamada **bandeira** – é exteriormente visível por um inchaço na bainha da última folha. Nos cereais esta fase no ciclo fenológico é conhecida por **emborrachamento**.

As flores das *Poaceae* estão organizadas em inflorescências parciais especializadas designadas por espiguetas. No meristema da inflorescência as espiguetas formam-se a partir de gemas cujas folhas axilantes desapareceram numa fase recuada da evolução das gramíneas. O conhecimento da estrutura das espiguetas é crucial na identificação das gramíneas cultivadas e silvestres.

Figura 36. Gramíneas perenes cespitosas: *Festuca brigantina*, um endemismo do NE de Portugal.



Figura 37. Ideotipo do trigo (Donald, 1968)



As gramíneas respondem à herbivoria de forma distinta consoante esta ocorra antes ou depois do encanamento (Figura 33). Antes do encanamento, os meristemas axilares e intercalares situam-se na proximidade do solo, geralmente livres da ação do dente do animal. Nestas condições a planta responde à herbivoria intensificando o afilhamento, e repondo parcialmente a superfície foliar perdida através de um alongamento intercalar da folha (mais da bainha do que do limbo). Durante o encanamento e a floração a planta só pode repor partes perdidas pela ativação de meristemas axilares, algo que nem todas as espécies pratenses são capazes de realizar.

7. Conceito de ideotipo

As raças locais de plantas cultivadas anuais são geralmente folhosas e altas para resistirem à competição pelas infestantes. O desenvolvimento de métodos químicos e mecânicos eficiente de controlo das infestantes possibilitou cultivo de cultivares de menor estatura e mais produtivas. O melhoramento passou a ser dirigido à obtenção de cultivares que alocam uma maior porção dos produtos da fotossíntese na parte reprodutiva (*e.g.*

Quadro 9. Tipos fisionómicos de Raunkjær.

Tipo	Descrição e exemplos
Tipos maiores	
Terófitos (= plantas anuais)	Concluem o ciclo de vida num único ano atravessando o período desfavorável na forma de semente.
Criptófitos	Plantas vivazes com gemas de renovação ocultas no solo ou na água.
Hemicriptófitos	Plantas vivazes ou bienais com gemas de renovo localizadas à superfície do solo; os hemicriptófitos regra geral são estolhosos (e.g. <i>Fragaria vesca</i> [Rosaceae] «morangueiro-bravo»), cespitosos (e.g. numerosas gramíneas vivazes) ou arrosetados; neste último caso dispõem uma roseta de folhas à superfície do solo durante a estação desfavorável que protege as gemas de renovo (e.g. <i>Echium vulgare</i> [Boraginaceae] «soagem»).
Caméfitos	Plantas com gemas de renovo a menos de 25 cm da superfície do solo; o conceito de caméfito abarca pequenos arbustos (e.g. <i>Thymus zygis</i> [Lamiaceae] «sal-da-terra») (caméfitos sufruticosos), por vezes decumbentes ou em forma de almofada, plantas rizomatosas ou estolhosas (caméfitos reptantes) (e.g. <i>Vinca</i> [Apocynaceae] «pervinca»), plantas cespitosas (e.g. <i>Dactylis glomerata</i> [Poaceae] «panasco») e algumas plantas gordas (e.g. <i>Sedum</i> [Crassulaceae]).
Fanerófitos	Plantas perenes com gemas de renovo a mais de 25 cm da superfície do solo.
Tipos de criptófitos	
Geófitos	Gemas ocultas no solo em rizomas, cormos, tubérculos, bolbos ou raízes; e.g. <i>Iris</i> (Iridaceae) «lírios».
Hidrófitos (= plantas aquáticas)	Plantas com gemas de renovação sob ou à superfície da água, que colapsam ou mudam radicalmente de forma caso a água livre que as sustenta se extinga; <i>Ranunculus</i> sect. <i>Batrachium</i> (Ranunculaceae) «ranúnculos-de-flor-branca» ou <i>Lemna</i> (Araceae) «lentilhas-de-água».
Helófitos (= plantas anfíbias)	Plantas adaptadas a zonas húmidas, capazes de suportar pequenos períodos de dessecação do solo, com gemas de renovação imersas na água ou em solos saturados de água; e.g. <i>Typha latifolia</i> (Typhaceae) «tabúia-larga».
Tipos de fanerófitos	
Fanerófitos escandentes	Lianas (= trepadeiras) lenhosas; elevam-se acima do solo apoiadas em outras plantas ou em suportes (e.g. <i>Bougainvillea glabra</i> [Nyctaginaceae]), por meio de gavinhas, de raízes aéreas (e.g. <i>Hedera helix</i> [Araliaceae]), espinhos, acúleos (e.g. <i>Rosa</i> e <i>Rubus</i> [Rosaceae]), ou por enrolamento (caules volúveis) (e.g. <i>Humulus lupulus</i> [Cannabaceae]).
Nanofanerófitos	Fanerófitos com gemas de renovo 25 cm a 2 m acima do solo; e.g. <i>Cistus ladanifer</i> (Cistaceae) «esteva».
Microfanerófitos	Fanerófito com gemas de renovo 2 a 8 m acima do solo; pequenas árvores e arbustos altos; e.g. <i>Cytisus scoparius</i> (Fabaceae) «giesta-das-vassouras».
Mesofanerófitos	Árvores médias a grandes com gemas de renovo 8 a 30 m acima do solo; maioria das árvores da flora portuguesa; e.g. <i>Quercus</i> subgén. <i>Quercus</i> (Fagaceae) «carvalhos».
Megafanerófitos	fanerófito com gemas de renovo a mais de 30 m altura da superfície do solo; não existem megafanerófitos na flora lenhosa de Portugal; muitas das árvores das florestas tropicais húmidas são megafanerófitos, e.g. <i>Ceiba pentandra</i> (Malvaceae, Bombacoidae) «sumaumeira».

sementes e frutos) ou em órgãos vegetativos com valor comercial (e.g. tubérculos e raízes tuberosas) em detrimento do corpo vegetativo, *i.e.* com maior índice de colheita (ing. *harvest index*). O investigador australiano Colin M. Donald propôs na década de 1960 o conceito de **ideotipo** (ing. *ideotype*): um modelo ideal de planta, a perseguir pelos melhoradores de plantas, que combina características morfológicas (e fisiológicas) necessárias para uma maior produtividade, numa determinada combinação edafo-climática. O ideotipo para o trigo inclui (Figura 37): caule robusto, resistente à acama; escasso afilhamento, para aumentar a alocação de fotossintetizados na parte reprodutiva; folhas mais eretas e, por essa via, mais eficientes na captura e conversão da luz em energia química; menos folhas pequenas porque reduzem a eficiência do uso da água; espiga maior, com maior número de flores (e frutos); presença de arista, para aproveitar o efeito favorável desta estrutura na fotossíntese.

8. Tipos fisionómicos

A **classificação biológica** é um modo, entre muitos outros, de arrumar as plantas em grupos internamente consistentes. Embora reflecta relações de parentesco e possua um elevado valor preditivo, a classificação biológica das plantas tem uma utilidade prática limitada em alguns contextos. O agrupamento das plantas em função da forma exterior (**fisionomia**) é uma alternativa vantajosa, por exemplo, no estudo da vegetação em territórios de flora mal conhecida, ou na exploração de síndromes de adaptação ao fogo ou à secura edáfica à escala do ecossistema. Uma vez que a evolução produziu uma imensa variedade de formas nas plantas, existem múltiplas soluções para as organizar em **tipos fisionómicos** (ing. *growth form*)^[11], *i.e.* em grupos cujas plantas partilham uma morfologia externa similar.

[11] A distinção entre tipo biológico (ing. *plant life form*) e tipo fisionómico (ing. *plant growth form* ou *growth form*) não é clara na literatura. Alguns autores, inclusivamente, sinonimizam os dois conceitos. Para Barkman (1988) pertencem ao mesmo **tipo biológico** (ou biótipo) as plantas que partilham as mesmas adaptações morfológicas e/ou fisiológicas a um dado factor ecológico. Os **tipos fisionómicos** são grupos de plantas de morfologia externa similar, cujas semelhanças foram identificadas sem refe-

O conceito de modelo arquitetural (*u.s.*) afasta-se do conceito de tipo fisionômico porque é independente da dimensão das plantas e da posição em relação ao solo das gemas que renovam a parte aérea das plantas na estação favorável ao crescimento vegetal.

A classificação das plantas em ervas, arbustos, árvores e lianas é, talvez, o mais simples sistema de classificação fisionômico. As **ervas** são plantas anuais ou perenes, de consistência herbácea ou sub-herbácea. Se ligeiramente lenhosas na base dizem-se **sufruticosas**. As plantas perenes ou vivazes têm um ciclo de vida de duração igual ou superior a três anos. Existe a tendência para aplicar o termo **vivaz** às plantas de parte aérea herbácea, que se renova anualmente a partir de rizomas, tubérculos, bolbos, etc. Por definição as **árvores** têm um tronco indiviso ramificado a uma distância variável do solo. As árvores são, e sempre foram, os maiores organismos vivos do planeta. Os **arbustos**, pelo contrário, ramificam-se desde a base e raramente têm mais de 5 m de altura. Uma **liana** é uma trepadeira lenhosa. As *Vicia* (*Fabaceae*) «ervilhacas» são um exemplo de **trepadeiras herbáceas**.

O sistema de tipos fisionômicos mais utilizado em ciência da vegetação foi proposto em 1934, pelo botânico dinamarquês Christen C. Raunkjær [1860-1938] (Quadro 9, Figura 38). Fundamenta-se na posição durante a estação desfavorável ao crescimento vegetativo, das gemas que renovam a parte a área. O sistema de Raunkjær é difícil de aplicar no mundo tropical húmido. Existem outros sistemas alternativos na bibliografia como o sistema de Du Rietz ou o sistema de Raunkjær alargado por Mueller-Dombois & Elemeberg (1974).

Há uma correlação clara entre os tipos funcionais dominantes e o macroclima e os regimes de perturbação (*i.e.* as causas e os padrões de destruição cíclica da biomassa aérea, *e.g.* fogo ou herbivoria). Por exemplo, as plantas anuais estão em vantagem nas regiões desérticas e os geófitos são particularmente abundantes sob clima mediterrânico. Os hemicriptófitos são promovidos pelo pastoreio. Na floresta tropical húmida os megafanerófitos retêm a maior parte da biomassa. A investigação destas correlações é própria da ecologia vegetal.

rências a hipotéticas vantagens adaptativas. Na bibliografia verifica-se uma certa tendência para reservar o conceito de *life form*, e por conseguinte de “tipo biológico” (menos vezes o de “tipo fisionômico”), para a classificação de Raunkjær (1934), ou para outros sistemas de classificação das plantas baseados nas adaptações morfológicas aos períodos desfavoráveis do ano.

9. Referências

- Aguiar, C., 2015: Manual de Botânica. Instituto Politécnico de Bragança. Bragança. (in litt.)
- Augustí, M., 2010: Fruticultura. Mundi-Prensa, Madrid.
- Barkman, J., 1988: New system of plants growth forms and phenological plant types. In: M. Werger, P. van der Aart, H. During & T. Verhoeven eds. Plant Form and Vegetation Structure. Academic Publishers, The Hague.
- Barthelemy, D. & Y. Caraglio, 2007: Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann. Bot.* 99, 375-407.
- Bell, A., 2008: Plant Form. An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Portlans: Timber Press.
- Bonnier, G., & R. Douin, 1911-1934: Flore complète illustrée en couleurs de France, Suisse et Belgique (comprenant la plupart des espèces d'Europe). Librairie Générale de l'Enseignement, Delachaux et Niestlé, E. Orlhac, J. Lebègue, Paris.
- Breckle, S., 2002: Walter's Vegetation of the earth : the ecological systems of the geo-biosphere. Springer, New York.
- Carlquist, S. (2009). Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. *Bot. J. Linn. Soc.* 161, 26-65.
- Donald, C., 1968: The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17, 385-403.
- Fufa, H., P. S. Baenziger, B. S. Beecher, I. Dweikat, R. A. Graybosch & K. M. Eskridge, 2005: Comparison of phenotypic and molecular marker-based classifications of hard red winter wheat cultivars. *Euphytica* 145, 133-146.
- Gordon, D., C. Damiano & T. M. DeJong, 2006: Preformation in vegetative buds of *Prunus persica*: factors influencing number of leaf primordia in overwintering buds. *Tree Physiol* 26, 537-544.
- Grisvard, P., 1994: La Poda de los Árboles Frutales. Mundi-Prensa, Madrid.
- Guillon, J., 1905: Étude générale de la vigne: historique, les vignobles et les crus, anatomie et physiologie, sol et climat. Masson, Paris.
- Hallé, F., 2002: In Praise of Plants. Portland: Timber Press.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson, 1978: Tropical trees and forests : an architectural analysis. New York : Springer-Verlag, Berlin.
- Hodge, A., G. Berta, C. Doussan, F. Merchan & M. Crespi, 2009: Plant root growth, architecture and



Figura 38. Tipos fisionómicos de Raunkjær. A) Terófito: *Trifolium bocconeii* (Fabaceae). B) Geófito: *Oenanthe crocata* (Apiaceae) «embude» (foto H. Quintas). C) Hidrófito: *Ranunculus peltatus* (Ranunculaceae). D) Helófito: *Rorippa nasturtium-aquaticum* (Brassicaceae). E) Hemicriptófito reduzido a uma roseta no período de repouso vegetativo: *Plantago major* (Plantaginaceae). F) Hemicriptófito durante a estação de crescimento: *Anarrhinum longipedicellatum* (Plantaginaceae). G) Caméfito: *Alyssum serpyllifolium* subsp. *lusitanicum* (Brassicaceae). H) Nanofanerófito: *Erica umbellata* (Ericaceae) «queiró». I) Microfanerófito: *Erica arborea* «urze-branca». J) Fanerófito escandente: *Caesalpinia benthamiana* (Fabaceae, GB). K) Mesofanerófito: *Quercus pyrenaica* (Fagaceae) «carvalho-negral». L) Megafanerófito: *Ceiba pentandra* (Malvaceae, Bombacoideae) «sumaumeira» (GB); n.b. dimensão do observador em baixo à esquerda (foto H. Quintas)

- function. *Plant Soil* 321, 153-187.
- Jackson, R. B., H. A. Mooney & E. D. Schulze, 1997: A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *PNAS* 94, 7362-7366.
- Keller, R., 2004: *Identification of Tropical Woody Plants in the Absence of Flowers* (2 ed.). Basel: Birkhäuser Verlag.
- Khan, A., 2002: *Plant Anatomy and Physiology*. New Delhi: Kalpaz Publications.
- Langer, R., 1979: *How grasses grow*. University Park Press, Baltimore.
- Lespinasse, J.-M., 1977: *La Conduite du Pommier. L'Axe Vertical. La Rénovation des Vergers*. INVFLEEC, Paris.
- Magalhães, N., 2008: *Tratado de Viticultura: A Videira a Vinha e o Terroir*. Chaves Ferreira Publicações.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg, 1974: *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Wiley, New York.
- Majerowicz, N. & M. Söndahl, 2005: Induction and differentiation of reproductive buds in *Coffea arabica* L. *Braz. J. Plant Physiol.* 17, 247-254.
- Pigliucci, M., 1997: Ontogenetic phenotypic plasticity during the reproductive phase in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 84, 887-895.
- Raunkjaer, C., 1934: *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- Rich, S. M. & M. Watt, 2013: Soil conditions and cereal root system architecture: review and considerations for linking Darwin and Weaver. *J. Exp. Bot.* 64, 1193-1208.
- Ronse De Craene, L., 2010: *Floral diagrams : an aid to understanding flower morphology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- Shaltout, A. D. & C. R. Unrath, 1983: Rest completion prediction model for 'Starkrimson Delicious' apples. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 108, 957-961.
- Shigo, A., 1991: *Modern arboriculture: a systems approach to the care of trees and their associates*. Shigo and Trees, Durham.
- Stebbins, G., 1950: *Variation and evolution in plants*. Columbia University Press, New York.
- Thomas, P., 2000: *Trees: Their Natural History*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Tomlinson, P. B., 1983: Tree Architecture. *Am. Sci.* 71, 141-149.
- Uga, Y., K. Sugimoto, S. Ogawa, J. Rane, M. Ishitani, N. Hara, Y. Kitomi, Y. Inukai, K. Ono, N. Kanno, H. Inoue, H. Takehisa, R. Motoyama, Y. Nagamura, J. Wu, T. Matsumoto, T. Takai, K. Okuno & M. Yano, 2013: Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nat. Genet.* 45, 1097-1102.
- Uphoff, N., A. Kassam & R. Harwood, 2011: SRI as a methodology for raising crop and water productivity: productive adaptations in rice agronomy and irrigation water management. *Paddy Water Environ* 9, 3-11.
- Vasconcellos, J., 1969: *Noções sobre a Morfologia Externa das Plantas Superiores*. Ministério da Economia, Direcção Geral dos Serviços Agrícolas, Lisboa.
- Vasconcelos, M., M. Greven, C. Winefield, C. Trought & V. Raw, 2009: The flowering process of *Vitis vinifera*: a review. *Am. J. Enol. Vitic.* , 60, 411-434.



INSTITUTO POLITÉCNICO Escola Superior Agrária
DE BRAGANÇA