

© 1998 Francisco Carrapiço

Tecidos Vegetais: estrutura e enquadramento evolutivo

Francisco J. Nascimento Carrapiço

(Departamento de Biologia Vegetal / Secção de Biologia Celular e Biotecnologia Vegetal)

1. Introdução

As plantas vasculares aparecem de forma clara na escala da evolução há cerca de 420 milhões de anos ou mesmo um pouco antes (450 milhões de anos), mil milhões de anos após a diferenciação das células eucarióticas primitivas. Este aparecimento relativamente tardio, terá sido precedido por formas orgânicas cujos vestígios não ficaram registados nas camadas geológicas e deve estar associado a dois tipos de factores ou condições: uns de origem interna e outros externos aos próprios organismos.

a) Factores de origem interna

Os meios aquático e aéreo apresentam características bem diferenciadas, o que implicou que a adaptação, mesmo que progressiva, de organismos vegetais à vida terrestre tenha ocorrido através do desenvolvimento de um conjunto inovador de adaptações morfológicas, bem como do aparecimento de novas vias metabólicas até então inexistentes nos organismos aquáticos. A multiplicidade das transformações operadas nestes organismos no decurso desta mudança, implicou uma acumulação de informação genética diversificada que permitiu a uma determinada população vegetal a capacidade de dar a resposta adaptativa mais adequada face às novas situações criadas pelo novo meio. Estas informações armazenadas no genoma de algumas espécies, só foram expressas no momento em que as condições ambientais mudaram, como por exemplo a nível de um

sistema lagunar que sofreu um gradual, mas irreversível, processo de secagem. No entanto, estas modificações correspondem efectivamente a uma mensagem inserida muito anteriormente no DNA desses organismos. Esta preparação pressupõe um processo evolutivo lento, mesmo se as transformações que se efectuaram foram rápidas, limitando-as a um número restrito de organismos. Assim, apenas algumas algas, provavelmente exemplares das divisões Chlorophyta e Charophyta, foram os agentes preferenciais da colonização das superfícies continentais.

b) Factores de origem externa

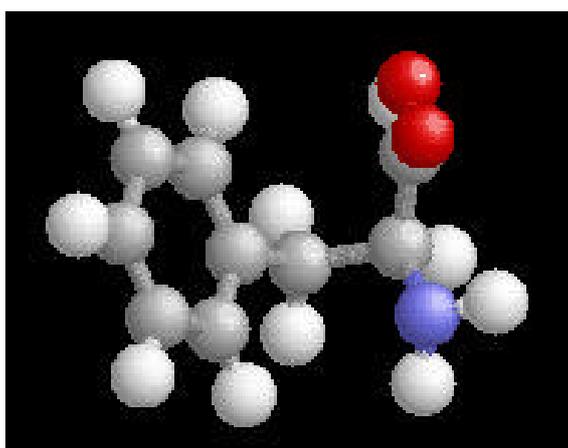
As modificações operadas no ambiente devem igualmente ser tomadas em consideração como factores importantes na passagem do meio aquático para o meio terrestre. Assim, supõe-se que durante o período pré-Câmbrico, a atmosfera do nosso planeta apresentasse uma natureza redutora já que o oxigénio produzido pelos primeiros organismos fotossintéticos ou através de processos de fotodissociação reagia com elementos minerais formando, nomeadamente, óxidos de ferro ou de enxofre. Em virtude da ausência da camada de ozono, a superfície da Terra recebia a totalidade da energia solar, em particular as radiações ultra-violetas, cuja acção sobre os organismos provoca transformações irreversíveis e letais. De facto, numerosas moléculas biológicas constituintes dos seres vivos absorvem estas radiações. Estão neste caso as proteínas que possuem aminoácidos aromáticos (como a fenilalanina e a tirosina) que as absorvem no comprimento de onda dos 280 nm. De igual modo, os ácidos nucleicos recebem-nas na banda dos 260 nm provocando a dimerização da timina. Por estas razões, as primeiras populações de organismos que surgiram e viveram no nosso planeta deveriam ter sido de natureza aquática e localizadas a uma profundidade suficiente grande para ficarem protegidas dos U.V., mas não impeditiva de receberem a energia necessária para a realização do processo fotossintético. É igualmente provável que o aparecimento de fosse uma das vias preferenciais para a sobrevivência e desenvolvimento das primeiras comunidades vivendo nesse ambiente hostil.

Supõe-se que quando o oxigénio atingiu a percentagem de 1% do valor actual existente na atmosfera (20%), o ozono surgiu como resultado de reacções fotoquímicas operadas na alta atmosfera. Este gás, que absorve as radiações de comprimento de onda entre os 251 e os 300 nm, constitui um filtro eficaz para a retenção das radiações mais perigosas para a vida dos organismos. É tradicionalmente admitido que quando a concentração de oxigénio atingiu cerca de 10% do valor actual, a superfície terrestre ter-se-à tornado habitável para os primeiros organismos que se instalaram nos continentes. No entanto, o papel do

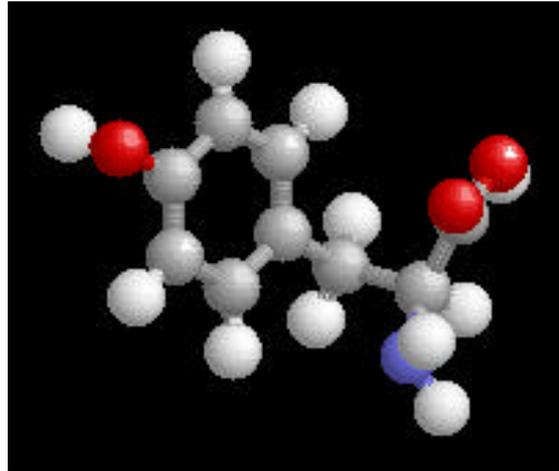
ozono como elemento fundamental para a passagem dos organismos vegetais do meio aquático para o meio terrestre e conseqüentemente a colonização das superfícies continentais não é unanimemente reconhecido por todos os autores. Com efeito, verifica-se que o aumento significativo do teor de oxigénio na atmosfera do nosso planeta se terá situado entre os 2 mil milhões de anos e os 600 milhões de anos, isto é muito antes do aparecimento dos primeiros vestígios conhecidos de plantas vasculares no princípio do período Silúrico (450 mil milhões de anos). Nestas condições, a baixa quantitativa das radiações ultra-violetas que atingiam a superfície terrestre poderia ser anterior ao Câmbrio. Assim, a diminuição da radiação U.V. que atingia a Terra não teria constituído o sinal de partida para a colonização das superfícies continentais, mas antes um dos diversos elementos de um complexo puzzle, em que os factores de natureza interna dos próprios organismos teriam desempenhado papel significativo.

2. A estratégia evolutiva de ocupação do meio aéreo e o aparecimento de novas vias bioquímicas

A passagem dos vegetais do meio aquático para o meio aéreo foi acompanhada por modificações, não apenas a nível morfológico e reprodutor, como, de igual modo, a nível bioquímico. Estas novas vias bioquímicas desenvolveram-se a partir de aminoácidos aromáticos, cuja síntese é comum quer aos microorganismos, quer às plantas. No entanto, apenas alguns grupos vegetais foram capazes de desenvolver etapas bioquímicas ulteriores que, através da desaminação da fenilalanina e da tirosina, possibilitam a síntese

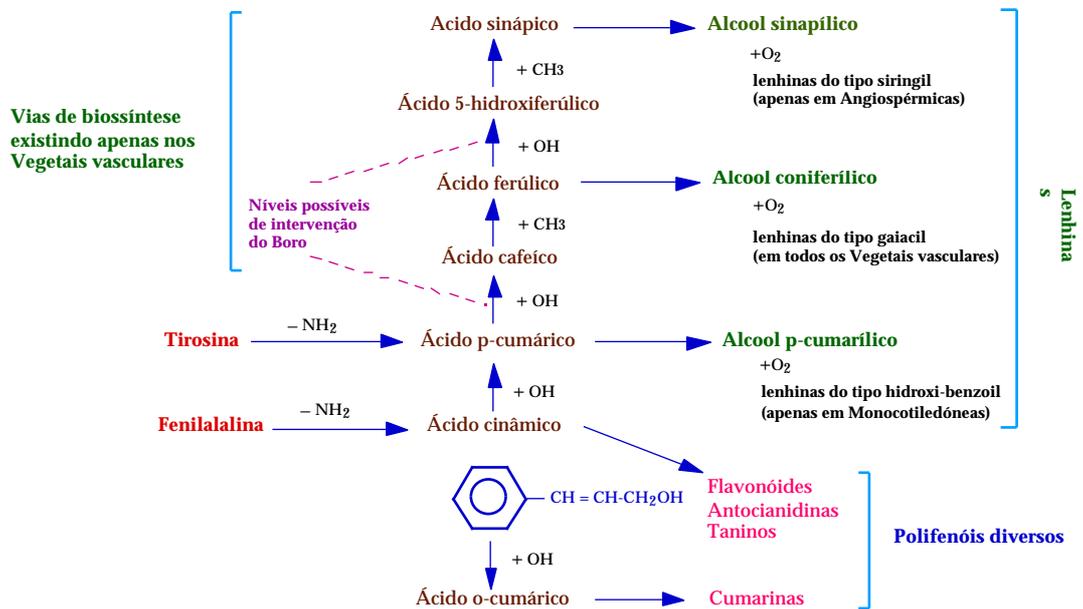


Fenilalanina



Tirosina

de compostos em C₆-C₃, os fenilpropanos, e os seus polímeros, os polifenóis. Os ácidos cinâmico e o p-cumárico, obtidos respectivamente a partir da fenilalanina e da tirosina, constituem o ponto de partida de duas importantes vias de síntese nos vegetais: a dos **polifenóis** e a das **lenhinas**.



Derivação da via de biossíntese das lenhinas a partir do tronco comum conduzindo aos polifenóis

A. Via dos polifenóis

Uma grande variedade de reacções bioquímicas permite a síntese de compostos polifenólicos, desde as cumarinas em C₆-C₃, até aos taninos de alto grau de polimerização. Estes diversos compostos estão presentes em diversos grupos de organismos, que vão desde os cogumelos até aos cormófitos, passando pelas algas da divisão Charophyta. Estes compostos, de natureza polimérica, são baseados em unidades de fenilpropano, e intervêm em diversos níveis das relações entre um vegetal e o seu ambiente biótico ou abiótico, desempenhando papel muito importante nos diversos mecanismos relacionados com a defesa dos vegetais. Assim, estes compostos estão envolvidos nos seguintes processos biológicos:

1- Contra os ataques parasitários. Um certo número destas substâncias são bacteriostáticas ou fungistáticas, impedindo assim o crescimento de bactérias ou fungos.

2- Contra a acção de animais herbívoros. A digestibilidade das forragens, por exemplo, varia na razão inversa do seu conteúdo em compostos fenólicos.

3- Contra o efeito dos raios ultra-violetas (U.V.) sobre os constituintes celulares. As plantas existentes nas montanhas apresentam, frequentemente, quantidades superiores de polifenóis vacuolares nas células da epiderme, do que as plantas que vivem nas regiões de baixa altitude. Neste contexto, a aquisição de uma protecção contra os U.V., através da presença de polifenóis, teria eventualmente facilitado a conquista do habitat terrestre pelas plantas. No entanto, esse papel é discutível, já que a formação da camada de ozono na alta atmosfera foi essencial na protecção dos organismos contra os U.V. de alta energia, tendo surgido muito antes do aparecimento dos vegetais terrestres.

4- Em processos de comunicação biológica, nomeadamente entre células, entre vegetais ou entre vegetais e animais, através da presença de polifenóis solúveis. No caso das simbioses Leguminosas-*Rhizobium*, verificou-se que a secreção de flavonóides pela planta induzia na bactéria a sequência das reacções necessárias ao estabelecimento da simbiose. Os flavonóides parecem igualmente estar relacionados com o estabelecimento de micorrizas nos vegetais terrestres. De igual modo, a presença de flavonóides em pétalas de flores, desempenha um papel-chave na atracção dos insectos no processo de polinização das angiospérmicas.

B. Via das lenhinas

Os vegetais vasculares caracterizam-se pelo aparecimento de uma via síntese formada a partir dos ácidos cinâmico e p-cumárico, que conduziu à formação dos ácidos ferúlico e sinápico e os respectivos alcóois. A abertura desta via de síntese permitiu a conquista do meio terrestre e duma parte do espaço aéreo. Com efeito, o ácido ferúlico e os seus derivados intervêm na constituição das lenhinas, da suberina e em menor grau na da cutina. Quer a cutina, quer a suberina, têm um papel essencial na protecção dos órgãos aéreos da dessiccação. Por outro lado, a lenhina intervém e é indispensável em diversos processos biológicos dos quais os mais importantes são:

- *assegurar a existência de vias rápidas de circulação da água e dos sais minerais.*
- *conferir a regidez necessária à construção de eixos erectos superiores a vários centímetros de altura.*

As lenhinas do tipo G estão presentes em todos os vegetais e são consideradas as mais primitivas. Nas angiospérmicas são as que se depositam primeiro e constituem a quase totalidade dos polifenóis parietais dos vasos xilémicos, sendo mais abundantes no xilema primário que no secundário. As lenhinas do tipo S estão presentes em maior quantidade nas paredes das fibras e do parênquima, enquanto que as lenhinas do tipo H parecem ter surgido secundariamente apenas nas monocotiledóneas. A diversificação anatómica do xilema corresponde, assim, a uma diversificação química das unidades monoméricas das lenhinas.

A polimerização dos alcóois cinâmicos em lenhina, exige a presença de oxigénio. A hipótese segundo a qual o aparecimento dos vegetais teria sido favorecida pelo aumento sensível do teor em oxigénio na atmosfera dos períodos Ordovícico e Silúrico (o mais antigo vegetal vascular conhecido pertencia ao género *Cooksonia* e surgiu no Silúrico superior) levanta actualmente alguma controvérsia. De facto, o aumento da concentração em oxigénio na atmosfera parece ter surgido muito mais cedo.

O boro, elemento indispensável às plantas vasculares, intervém a nível da biossíntese dos ácidos cafeico e hidroferúlico. Este elemento poderia desempenhar um papel decisivo na orientação das vias de biossíntese seja segundo os derivados fenólicos, seja segundo os outros polifenóis. Verifica-se que o boro é complexado pelos polióis e seus derivados que são as formas de transporte dos açúcares nos fungos e na maioria das algas. Pelo contrário, este elemento apresenta uma fraca afinidade para a sacarose que é a forma principal de circulação dos açúcares nas Chlorophyta. Nestas circunstâncias, o boro estaria livre para desempenhar um papel regulador nesses vegetais. Fenóis e boro

intervêm, igualmente, na reprodução das fanerogâmicas em meio aéreo. A esporopolenina que constitui o invólucro externo, muito resistente, dos grãos de pólen e esporos, contém fenóis, sendo o boro um elemento indispensável à germinação destas estruturas reprodutoras. Assim, a associação entre estes dois compostos químicos seria essencial para a conquista e expansão do meio terrestre dos vegetais vasculares.

3. O desenvolvimento e a estruturação dos tecidos vegetais

Se a célula constitui a unidade básica da vida, a sua existência conjunta com outras células formando grupos com funções comuns, toma a designação de **tecido**. Estes são, na realidade, o suporte orgânico dos vegetais.

Assim, os diferentes órgãos das plantas (p.e. folha e caule) são formados por tecidos de natureza diversa. A sua classificação depende de vários critérios, dos quais se destacam os de natureza ontogénica, bioquímica e funcional. De uma forma geral, os tecidos estão agrupados em dois grandes grupos: **meristemáticos** e **definitivos**, os quais apresentam diversas subdivisões.

A. Tecidos meristemáticos

1. Meristemas apicais
2. Câmbio vascular
3. Câmbio súbero-felodérmico
4. Meristemas intercalares

B. Tecidos definitivos

1. Tecidos de protecção

- Epiderme
- Periderme

2. Tecidos de reserva, suporte e secretores

- Parênquima
- Colênquima
- Esclerênquima
- Tecidos secretores

3. Tecidos condutores

- Xilema
- Floema

A - *Tecidos meristemáticos*

Os meristemas são tecidos em que as células se encontram em intensa actividade mitótica, donde a sua grande capacidade de crescimento. As células meristemáticas apresentam-se pouco diferenciadas ou mesmo indiferenciadas, com um núcleo central bem evidente, citoplasma denso, vacúolos de pequena dimensão e parede celular pouco espessa. Os meristemas aparecem umas vezes como resultado da divisão da célula inicial e tomam, então a designação de **meristemas primários**, ou formam-se a partir de células de tecidos definitivos que retomaram a propriedade de se dividir e são designados **meristemas secundários**.

• *Meristemas apicais*

Estes meristemas podem ser encontrados nas partes terminais das raízes e caules, cujo crescimento resulta do processo de divisão mitótica das células do tecido. A partir de cada meristema apical formam-se três meristemas primários que são: a *protoderme*, o *meristema fundamental* e o *procâmbio*. Estes meristemas primários podem igualmente formar-se a partir das folhas embrionárias e gemas. Os tecidos a que dão origem denominam-se tecidos primários.

• *Câmbio vascular*

No decurso do desenvolvimento primário dos caules e das raízes, o procâmbio (formado por cordões longitudinais meristemáticos) origina células que se diferenciam em elementos dos tecidos vasculares. Nas plantas que apresentam **crescimento secundário**, os cordões procambiais originam um cilindro estreito de células meristemáticas denominado câmbio vascular ou câmbio crivo-lenhoso. Ao contrário das células meristemáticas típicas, as células cambiais apresentam-se bastante vacuolizadas, com numerosos ribossomas e sistema endomembranar bem desenvolvido.

Podemos encontrar neste tipo de meristema dois tipos particulares de células: as **iniciais fusiformes** e as **iniciais dos raios**. As primeiras originam as células-mãe dos elementos xilémicos e floémicos e as segundas transformam-se em parênquima lenhoso, constituinte

dos raios. O estudo da variação sazonal da actividade cambial, consubstanciado nos denominados anéis de crescimento, reveste-se de grande importância no estudo do crescimento dos vegetais vasculares e em particular nos factores de natureza externa e interna que podem alterar a produção vegetal.

- *Câmbio súbero-felodérmico*

Este tecido, assim como o câmbio vascular, forma um cilindro fino percorrente ao longo dos caules e raízes dos vegetais que apresentam crescimento secundário. Localiza-se externamente ao câmbio vascular e é responsável pela formação, para o exterior, das células do tecido suberoso e para o interior do parênquima de reserva, denominado **feloderme** ou **córtex secundário**.

Os tecidos produzidos pelo câmbio vascular e pelo câmbio súbero-felodérmico são designados **tecidos secundários**.

- *Meristemas intercalares*

Nem todas as plantas apresentam câmbio vascular e câmbio súbero-felodérmico. É o caso das gramíneas e outras monocotiledóneas. Nestas plantas, estes meristemas são substituídos por meristemas apicais e outros tecidos meristemáticos, designados **meristemas intercalares**. Estes ocorrem na proximidade de estruturas denominadas **nós**, presentes, em intervalos regulares, ao longo do caule. Os meristemas intercalares, assim como os meristemas apicais promovem o crescimento do caule.

B - Tecidos definitivos

Estes tecidos são compostos por células que tiveram origem em meristemas e que evoluíram para um estágio adulto e diferenciado. Estas células apresentam citoplasma pouco denso e periférico com um grande vacúolo central. A forma da célula é alongada e a sua parede é normalmente espessa. No caso dos tecidos serem formados por um só tipo de células tomam a designação de **tecidos simples** e no caso contrário de **tecidos complexos**.

1. Tecidos de protecção ou revestimento

- *Epiderme*

A camada de células mais externa existente num órgão jovem de uma planta designa-se por **epiderme**. Este tecido está em contacto directo com as condições ambientais externas e por isso sujeito a modificações ou alterações particulares. Embora este tecido seja na sua grande maioria constituído por uma só camada de células, há casos em que o seu número é múltiplo, como no caso das raízes aéreas e terrestres das orquídeas, constituindo uma camada multisseriada denominada **velame**.

Muitas células epidérmicas secretam uma substância gorda impermeável - a **cutina** - que forma uma camada protectora na parte externa da parede celular e que toma a designação de **cutícula**. Esta estrutura é a primeira barreira biológica da planta na defesa contra infecções provocadas por agentes patogénicos. Desempenha, de igual modo, importante função na diminuição da perda de água por evaporação. Sobre esta camada cuticular pode existir um revestimento de ceras, designadas epicuticulares, com espessura variável, e que dão ao órgão um aspecto glauco e ceroso. Muitas destas ceras são utilizadas industrialmente.

A epiderme das folhas pode apresentar células especiais, resultantes da modificação de células epiteliais, as quais tomam o nome de **pêlos** ou **tricomias**. Estas estruturas, algumas de natureza glandular, secretam substâncias que podem desempenhar papel protector na planta. De igual modo, a epiderme inferior das folhas apresenta numerosas estruturas - os **estomas** - os quais são constituídos por duas células epidérmicas de morfologia particular denominadas células estomáticas que delimitam uma abertura denominada poro ou ostíolo. Contíguo às células estomáticas, existem outras células, ainda constituintes do complexo estomático, designadas células subsidiárias ou anexas. As células estomáticas apresentam cloroplastos ao contrário do verificado nas outras células epidérmicas. Sob as células estomáticas existe um espaço, mais ou menos complexo, a câmara estomática, que facilita as trocas gasosas entre a planta e a atmosfera. Os estomas são, assim, as estruturas responsáveis pela regulação da transpiração e pelas trocas gasosas entre a planta e o exterior.

- *Periderme*

Nas plantas lenhosas a importância da epiderme diminui ou desaparece, sendo esta substituída pela periderme, formada pelo meristema secundário felogene e pelos tecidos de protecção secundários - **súber** e **feloderme** -. Enquanto as células do súber se

encontram vivas, elas produzem uma substância de natureza lipídica - a **suberina** - que é incorporada nas suas paredes celulares e que confere a estas propriedades de impermeabilidade aos líquidos e gases. A esta camada de células mortas, que apresentam quantidades elevadas de suberina (>40%) nas suas paredes, toma a designação corrente de **cortiça**. Algumas partes do câmbio súbero-felodérmico apresentam uma estruturação menos densa, com células não impregnadas de suberina. Estes espaços ou pequenas bolsas aparecem na superfície da periderme sob a forma de estruturas lenticulares a que se designa **lentículas**. Estas estruturas têm função semelhante à dos estomas presentes na epiderme.

2. Tecidos de reserva, suporte e secretores

• Parênquima

Este tecido vivo é o constituinte mais abundante na maior parte dos órgãos das plantas superiores. Devido a esta característica, estes tecidos são igualmente denominados tecidos fundamentais. As suas células de morfologia isodiamétrica apresentam, em comum, a característica de serem pouco diferenciadas, conterem grandes vacúolos, e terem parede celular pouco espessa. Sob o ponto de vista filogenético este tecido é considerado primitivo, já que é igualmente componente importante da grande maioria das plantas dos grupos vegetais inferiores.

A presença de espaços entre as células deste tecido é facto habitual, mas no entanto, em plantas aquáticas (p.e. jacinto-de-água) estes atingem grandes dimensões, originando um tipo particular de parênquima denominado **aerênquima**. Outros tipos de parênquima podem ser encontrados nas plantas superiores. Assim, os tecidos que possuem intensa actividade fotossintética, em virtude das suas células conterem numerosos cloroplastos, são designados **parênquimas fotossintéticos** ou **clorênquimas**. Este tecido é característico do mesófilo das folhas, mas ocorre de igual modo na periferia de caules jovens. Nas folhas de muitas plantas este parênquima apresenta diferenciação, sendo constituído por um **parênquima clorofilino em paliçada** (página superior) e um **parênquima clorofilino lacunoso** (página inferior).

Em muitos órgãos, este tecido diferencia-se no sentido da acumulação de substâncias de reserva de natureza diversa (amido, sacarose, lípidos, etc.). É o caso dos rizomas,

tubérculos, polpa de frutos carnosos, etc, de numerosas plantas. A este tipo particular de tecido denomina-se **parênquima de reserva**.

Algumas células parenquimatosas apresentam paredes celulares com protuberâncias internas e plasmalema muito sinuoso envolvido em intensa actividade de transporte de substâncias com o exterior. Estas células que desempenham papel importante na translocação de solutos entre células adjacentes tomam a designação de **células de transferência**. A sua presença é bastante comum em associação com células xilémicas e floémicas.

- *Colênquima*

É constituído por células vivas, distinguindo-se das células do parênquima pela presença de paredes celulares muito espessas e ricas em celulose e substâncias pécticas. Este tecido, que é tipicamente de suporte, localiza-se imediatamente abaixo da epiderme dos órgãos em crescimento ou de órgãos diferenciados de natureza herbácea que apresentam crescimento secundário pouco saliente. É, igualmente, importante realçar que o tipo de suporte flexível característico deste tecido é fundamentalmente adaptado aos órgãos em crescimento, pelo que quando sujeito a tensões, este tecido distende-se, mas não retoma a sua posição inicial quando cessa essa força de tracção.

- *Esclerênquima*

As células deste tecido apresentam paredes celulares espessas e normalmente impregnadas de lenhina. Quando totalmente diferenciado apresenta, normalmente, células mortas e desempenha funções de suporte. Para diversos autores este tecido apresenta dois tipos particulares de estruturas: os **escleritos** e as **fibras**. Genericamente, os escleritos são células que se caracterizam pela sua pequena dimensão, embora possam existir formas alongadas, e que possuem numerosas pontuações. As fibras, pelo contrário, apresentam normalmente maior alongamento e possuem um número menor de pontuações. A riqueza desta estrutura na planta reveste-se de grande interesse comercial, nomeadamente na indústria têxtil. As fibras caracterizam-se, igualmente, pela presença de uma pequena cavidade central designada lúmen. Qualquer destas estruturas (escleritos e fibras) pode estar presente em associação com outros tecidos de diversos órgãos (folhas, raízes, caules e frutos).

- *Tecidos secretores*

Os tecidos secretores ou individualmente as células secretoras libertam substâncias que foram produzidas pelos seus protoplasmas e que podem permanecer no citoplasma e vacúolos ou ser lançadas para o exterior, nomeadamente em espaços intercelulares ou expulsas para a superfície da planta. Muitas dessas substâncias são constituídas por produtos não necessários e a eliminar pela planta, mas outras são vitais para o desenvolvimento e funções vegetais. Estão neste caso as hormonas.

Os tecidos secretores podem ser de natureza diversa e ocorrer em diferentes partes da planta. Em muitos casos, as estruturas secretoras são pêlos ou tricomas secretores que ocorrem na epiderme de diversas plantas. De igual modo, neste tecido (epiderme) podem aparecer estruturas mais complexas denominadas **glândulas**. Existem outras estruturas externas com funções secretoras particulares, como os **nectários** (presentes nas flores e que segregam o néctar), **hidátodos** (responsáveis pela saída de água no estado líquido - gutação -), **glândulas salinas** (segregam cloreto de sódio, embora também possam secretar outros sais e mucilagens) e **superfícies estigmáticas** (responsáveis pela secreção do exsudado estigmático).

3. Tecidos condutores

A independência do esporófito relativamente ao gametófito tornou-se possível graças ao desenvolvimento de tecidos especiais e adequados aos processos de condução ascendente e descendente de elementos minerais e orgânicos na planta. No entanto, a origem deste sistema continua por esclarecer podendo, talvez, encontrar-se essa origem em exemplares da divisão Anthocerothophyta, através da existência de homologias entre a columela do esporófito antocerotal e o cilindro vascular de pteridófitos primitivos.

As plantas vasculares apresentam dois tipos distintos de tecidos condutores: o **xilema** e o **floema**. Genericamente, o primeiro, constituído por diversas células, entre as quais, numa fase final de diferenciação, células mortas de paredes lenhificadas, e é o responsável pela condução ascendente da água e substâncias minerais nela dissolvidas, podendo, por vezes, exercer funções mecânicas ou funcionar como tecido de reserva. O floema, por outro lado, é formado por células vivas de paredes celulósicas e é responsável pela translocação das substâncias orgânicas sintetizadas ou transformadas. Muitas destas substâncias são o resultado do metabolismo fotossintético.

- *Xilema*

O **xilema** é um tecido complexo que apresenta três importantes funções na planta: **1)** condução de água e solutos; **2)** suporte mecânico de toda ou parte da planta; **3)** armazenamento de água e nutrientes. Devido a esta multiplicidade de funções, este tecido dispõe de diversos tipos de células distribuídas por dois principais grupos: **células condutoras** e **não condutoras**. Estas últimas, estão representadas por células de **esclerênquima**, associadas a funções de suporte mecânico, e por células de **parênquima lenhoso** envolvidas em funções de reserva. Os elementos condutores do xilema são representados por dois tipos de células de esclerênquima denominadas **traqueídeos** e os **constituintes dos vasos lenhosos**, que no seu conjunto tomam a designação de **elementos traqueais**. Existem diversos tipos de traqueídeos, sendo os mais comuns, o anelado, o espiralado, o escalariforme, reticulado e o pontuado. Os dois primeiros são característicos de órgãos que estão em diferenciação e estão agrupados num tipo particular de xilema (o primeiro que se diferencia) que é o **protoxilema**. Após ter cessado o alongamento forma-se um outro tipo de xilema denominado **metaxilema**. Por vezes, há também a presença de **vasos lenhosos** formados por células dispostas em fiadas longitudinais, em que as paredes do topo são perfuradas, o que não se verifica nos traqueídeos. Em ambos os casos ocorre a morte das células quando estas se encontram totalmente diferenciadas. Tanto os traqueídeos como os constituintes dos vasos lenhosos têm a sua origem em células do parênquima derivadas do procâmbio ou do câmbio vascular. Os traqueídeos são considerados elementos fundamentais do tecido xilémico e resultam da maturação de uma única célula embrionária, tendo estado na base da evolução dos constituintes dos vasos lenhosos. Estas estruturas são de facto marcantes a nível das plantas com flor e estão intimamente associadas à evolução deste grupo vegetal.

A condução da água através dos elementos traqueais é afectada por dois problemas importantes: **1)** a capacidade da água para entrar e sair destas estruturas e **2)** a capacidade destas estruturas para evitarem o colapso. Para entrada e saída da água da célula, as paredes celulares devem ser o mais fino possível, ou então apresentarem perfurações. No entanto, para resistir ao colapso das paredes celulares dos elementos traqueais, estas devem ser espessas e rígidas com poucas ou nenhuma interrupções. Assim, do compromisso entre estas duas características resultaram os dois tipos de células distintas constituintes dos elementos traqueais.

- *Floema*

A partir do momento em que as primeiras plantas terrestres adquiriram hábito erecto, verificou-se a separação física entre os tecidos responsáveis pela condução de água e nutrientes inorgânicos, dos tecidos cuja responsabilidade era a fotossíntese. Isto correspondeu à diferenciação na planta em duas zonas distintas: uma **subterrânea, não fotossintética, heterotrófica**, e uma outra **aérea, fotossintética e autotrófica**, responsável pela produção dos compostos orgânicos que permitem a sobrevivência da parte subterrânea. Associado à manutenção e sobrevivência desta parte da planta, encontra-se o **floema**, um tecido responsável pela translocação dos nutrientes orgânicos, em particular açúcares produzidos no processo fotossintético, para as partes heterotróficas da planta. Para que a parte aérea possa desenvolver correctamente a fotossíntese é necessário, entre outros aspectos, a presença de água e substâncias inorgânicas, que são fornecidas pela parte subterrânea e transportadas à distância pelo xilema.

O desenvolvimento do tecido floémico não está apenas associado à nutrição das zonas heterotróficas da planta. Este tecido desempenha um papel crucial no crescimento rápido das zonas meristemáticas, fundamental para o desenvolvimento da planta. De igual modo, e consoante a época do ano, a planta pode translocar e concentrar através do floema, açúcares para diversas partes em desenvolvimento, como estruturas reprodutoras ou tecidos de reserva. A velocidade de translocação destes produtos varia entre os 10 e 100 cm/h, podendo ser superior aos 300 cm/h em algumas curcubitáceas. Por isso, o movimento destes compostos no floema é muito dinâmico e sempre controlado de forma activa pela planta, ao contrário do que sucede com o movimento da água, em que a planta tem muita pouca capacidade de controlo. Isto reflecte-se na própria manutenção e longevidade destas células. Assim, enquanto os elementos traqueais podem funcionar durante meses ou mesmo anos, elementos condutores do floema apenas se mantêm funcionais durante dias ou semanas. Significa isto, que estas células devem ser substituídas com frequência para exercerem a sua função de forma eficaz neste tecido.

O **floema** é um tecido cuja constituição é mais complexa do que a do xilema, sendo formado por células de parênquima ou por células de parênquima e esclerênquima. As células de esclerênquima são representadas por fibras e mais raramente por esclereídeos. Quanto ao parênquima existem dois tipos: condutor e não condutor. Este último representado por células de reserva ou células secretoras. O parênquima condutor é formado nas angiospérmicas por: **1) elementos crivosos**, que são células funcionalmente adaptadas à translocação de substâncias orgânicas e estão dispostas em fiadas longitudinais constituindo os **tubos crivosos**. **2)** Associados a estes tubos crivosos

encontramos as **células companheiras**, derivadas das mesmas células-mães dos elementos crivosos e funcionalmente ligadas a estes. **3)** Além destas células, encontramos ainda outras constituindo um **parênquima de reserva**.

Nas gimnospérmicas, as células adaptadas à função de transporte - **células crivosas** - são mais primitivas que os elementos crivosos característicos das angiospérmicas e não se dispõem em fiadas longitudinais. Associadas a estas células existem as **células albuminosas** com funções idênticas à das células companheiras das angiospérmicas.

Nas plantas que apresentam crescimento secundário, estes dois tecidos encontram-se diferenciados em novas estruturas que constituem o **xilema** e o **floema secundários**.

4. O aparecimento e evolução dos primeiros ecossistemas terrestres

A vida na Terra apareceu há cerca de 3,5 mil milhões de anos. De início confinada ao meio aquático, ela colonizou as terras emersas no final do Precâmbrico, há cerca de 700 milhões de anos. Esta passagem do meio aquático para o meio terrestre foi uma importante etapa no processo evolutivo dos organismos, sendo os vegetais os primeiros a colonizar o meio terrestre, possibilitando, assim, o estabelecimento das condições para o aparecimento e desenvolvimento da vida animal. Contrariamente à ideia largamente difundida, os primeiros ecossistemas parecem ter sido muito diferentes dos que actualmente existem.

As condições específicas existentes no meio terrestre, em particular as que determinam a rápida perda de água por parte das células, bem como o acesso aos nutrientes essenciais ao desenvolvimento dos organismos, foram das principais barreiras que os primeiros seres tiveram que ultrapassar, para se poderem instalar nesse novo meio. Esta transição afecta todos os processos vitais e, como tal, terá sido lenta. Assim, ter-se-á consubstanciado através da evolução de mecanismos quer fisiológicos, quer estruturais, quer comportamentais ou muitas vezes, uma combinação de todos eles, sempre no sentido da conservação da água.

Os microorganismos terão invadido a terra durante o **Precâmbrico**. Estima-se que nessa época a concentração de oxigénio fosse um décimo da actual e que as temperaturas fossem muito superiores às que hoje conhecemos.

No **Ordovícico**, algas e briófitos deverão ter-se desenvolvido e formado um coberto vegetal no solo. Em depósitos datados de há 465-470 milhões de anos, foram recolhidos os primeiros testemunhos de vida na terra, tetrásporos, que provavelmente terão pertencido a hepáticas. É possível ainda que alguns invertebrados tenham então colonizado a terra, embora não existam quaisquer registos fósseis.

Em solos do final do **Silúrico**, foram encontrados os primeiros fósseis de plantas vasculares completos, pertencendo, na maioria à divisão Rhyniophyta (exs. géneros *Cooksonia* e *Rhynia*) com talos erectos, sem folhas, e apresentando esporângios terminais. Todos estes registos são de sedimentos marinhos, pelo que terão vivido em zonas semelhantes aos salgados actuais ou em pequenas ilhas. Estas primeiras plantas, embora não muito altas, fariam alguma sombra, reteriam humidade e levariam à acumulação de detritos orgânicos entre elas. Os primeiros organismos terrestres terão, assim, determinado a formação de um solo orgânico (humus). Os anelídeos, que terão aparecido no Ordovícico, revolvem o solo, misturando as diferentes camadas com os seus próprios produtos de desassimilação, enriquecendo-o em nitratos e fosfatos, que ficariam à disposição de plantas mais exigentes. Tudo isto conduziu a um ambiente propício à vida.

Durante o **Devónico**, massas continentais ao nível do equador e massas maiores do polo Sul convergiram para formar um continente único, Pangaea, no final do Devónico. Embora não se saiba a influência das alterações climáticas, na evolução dos organismos terrestres, pode-se especular um pouco. O facto da América do Norte e da Europa estarem divididas em diferentes massas, com pequenas variações longitudinais terá favorecido a instalação e complexação crescente dos ecossistemas. A aproximação dos continentes terá determinado o aumento das áreas baixas das margens continentais e portanto favorecido o aumento da diversidade. Estavam criadas as condições para a expansão da vida terrestre. Durante este período ocorreu um extenso desenvolvimento da vegetação terrestre e de filos animais. Praticamente todas as adaptações importantes das plantas vasculares estavam realizadas. Esta expansão do mundo vegetal terá mudado as condições locais e criado nichos para o desenvolvimento animal. Os artrópodes (insectos, diplópodos, aracnídeos, crustáceos, etc) sofreram uma evolução explosiva. É ainda possível que pequenos anfíbios tenham colonizado as zonas húmidas, alimentando-se de artrópodes. Os vestígios fósseis são frequentes, verificando-se um predomínio de predadores e alguns detritívoros, não havendo quaisquer indícios de herbívoros. Esta separação entre o mundo vegetal e o mundo animal, que se terá prolongado até ao fim do Carbónico inferior, pode ser explicada pela estrutura da molécula de lenhina, presente

apenas nas plantas vasculares. A síntese deste composto, já referida anteriormente, a partir de precursores fenólicos, conduz à produção de derivados tóxicos. Dado que as plantas não têm capacidade para os excretar, são acumulados. A toxicidade destes produtos secundários e o fraco valor nutritivo das partes vegetativas dos vegetais, deve ter impedido, durante muito tempo, o aparecimento de animais herbívoros.

No **Carbónico**, as condições tropicais terão propiciado o desenvolvimento de florestas, agora não só de pteridófitos, mas também de gimnospérmicas, nomeadamente coníferas. Verificou-se uma extraordinária expansão dos artrópodes e dos vertebrados. Os ecossistemas do Carbónico seriam, assim, em muitos aspectos semelhantes aos actuais. Os primeiros herbívoros (artrópodes e vertebrados) terão surgido através da utilização de duas estratégias. Por um lado, ter-se-ão servido de mutualistas microbianos, protistas e fungos e por outro lado, ter-se-ão adaptado a consumir as partes mais efémeras das plantas.

No **Triásico** não surgiram novos grupos terrestres, tendo no **Jurássico** e **Cretácico** aparecido os últimos grupos que formam os ecossistemas actuais: gastrópodes terrestres, aves, mamíferos e angiospérmicas, as quais passam, então, a dominar o mundo vegetal.

A vida terrestre parece ter tido, assim, duas grandes fases de expansão. Uma primeira fase de expansão dos ecossistemas terrestres correspondente ao Devónico e Carbónico e uma segunda fase de desenvolvimento das angiospérmicas e estabelecimento dos modernos ecossistemas, no Cretácico.

5. Referências bibliográficas

BOLD, H.C. , ALEXOPOULOS, C.Y. e DELEVORYAS, T. - “Morphology of plants and fungi”, 5th ed. . Harper e Row (ed.), New York, 1987.

CHALONER, W.G. e MACDONALD, P. - “Plants invade the land”, The Royal Scottish Museum (ed.), Edinburgh, 1980.

FREDERICK, S.E., GRUBER, P.J. e TOLBERT, N.E. - “The occurrence of glycolate dehydrogenase and glycolate oxidase in green plants. An evolutionary survey”. *Plant Physiol.*, 52 : 318-323, 1973.

- KEETON, W.T. e GOULD, J.L. - "Biological science", 5th. ed. . Norton and Company (ed.), New York, 1993.
- GRAHAM, L.E. - "Coleochaete and the origin of land plants". *Amer. J. Bot.*, 71 (4): 603-604, 1984.
- JENSEN, W.A. e SALISBURY, F.B. - "Botany: an ecological approach". Wadsworth (ed.), Belmont (California), 1972.
- LEMOIGNE, Y. - "Plantes d'hier et d'aujourd'hui". *Science et Vie*, nº 173 : 44-54, 1990.
- LITTLE, C. - "The terrestrial invasion. An ecophysiological approach to the origin of land animals", Cambridge University Press (ed.), Cambridge, 1990.
- MAUSETH, J.D. - "Plant anatomy". The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc. (ed.), Menlo Park (California), 1988.
- MOREIRA, I. - "Histologia vegetal". Didáctica (ed.), Lisboa, 1983.
- ROBERT, D. e CATESSON, A.M. - "Biologie Végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes - Organization végétative", tomo II. Doin Éditeurs, Paris, 1990.
- ROBERT, D. e ROLAND, J.-C. - "Biologie végétale. Caractéristiques et stratégie évolutive des plantes - Organization cellulaire", vol. I, Doin Éditeurs, Paris, 1989.
- SCHOPF, J.W. - "Microfossils of the early Archean apex chert: new evidence of the antiquity of life". *Science*, **260** (5108): 640-646, 1993.
- SHEAR, W.A. - "Les premiers écosystèmes terrestres", *La Recherche*, **23** (248): 1258-1267, 1992.
- SMITH, G. - "Botânica criptogâmica", vol. II. Fundação Calouste Gulbenkian (ed.), Lisboa, 1970.
- THOMAS, B.A. e SPICER, R.A. - "The evolution and paleobiology of land plants". Croom Helm (ed.), London, 1987.

WATSON, E.V. - "The structure and life of bryophytes". Hutchinson (ed.), London, 1978.