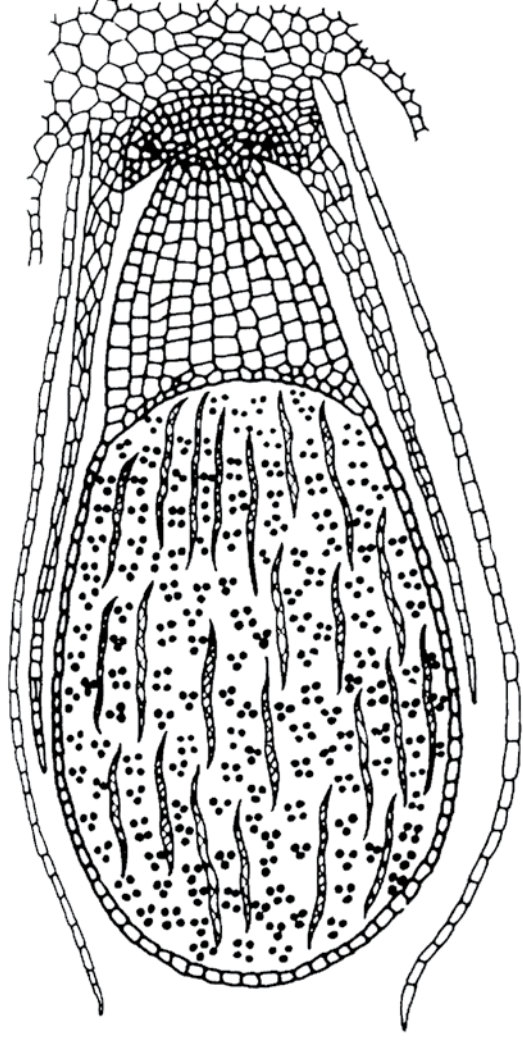


CAPÍTULO 6



Capítulo 6

O sexto capítulo tem por objetivo descrever aspectos da diversidade e da biologia dos organismos que representam a transição do ambiente aquático para o terrestre. Serão abordados diferentes aspectos de sua biologia, enfocando as particularidades dos táxons mais importantes do ponto de vista de suas relações evolutivas.

Características Gerais

Habitat: Principalmente terrestre;

Pigmentos fotossintetizantes: Clorofila a e b: β -caroteno e xantofila (luteína);

Reserva: Amido;

Componentes da parede celular: Celulose e hemicelulose;

Adaptações ao ambiente terrestre: Cutícula, gametângio e esporângios envolvidos por células estéreis;

Reprodução: Ciclo de vida diplobiôntico heteromórfico, com fase gametofítica dominante e esporófito reduzido e dependente ou parcialmente dependente do gametófito;

Organização vegetativa: Apresentam talo achatado com simetria dorsiventral ou com aspecto arbustivo ou folhoso; possuem um eixo principal denominado caulídio, em que se dispõem apêndices com forma de “pequenas folhas” denominadas filídios. O sistema de fixação e absorção está representado por rizoides.

6.1 Filo Bryophyta

Os musgos e as hepáticas, embora morfológicamente distintos, são classificados em um filo denominado Bryophyta. São organismos eucariontes pluricelulares, onde apenas os elementos reprodutivos são unicelulares. Representam cerca de 25.000 espécies distribuídas em três classes (Marchantiopsida, Anthocerotopsida e Bryopsida).

6.1.1 Diversidade e Importância

As briófitas frequentemente crescem em locais úmidos nas florestas temperadas e tropicais ou ao longo das margens de cursos d'água ou terras úmidas. Muitas espécies são encontradas em desertos relativamente secos e várias delas podem formar grandes massas de indivíduos sobre rochas secas e expostas (Figura 6.1), sendo junto com os líquens, importantes colonizadores primários de rochas e

superfícies nuas. Por esse motivo, são plantadas em locais sujeitos à erosão. Alguns representantes dominam o ambiente em detrimento de outras plantas, em grandes áreas ao norte do Círculo Ártico. No Hemisfério Norte, o gênero *Sphagnum* forma grandes depósitos constituindo as turfeiras, que são aproveitadas por sua

capacidade de absorção e retenção de líquidos, sendo utilizadas na horticultura, como absorventes em material cirúrgico ou em derrames de petróleo e como combustíveis no aquecimento de residências. São também importantes em algumas partes do mundo pelas grandes quantidades de carbono que armazenam, desempenhando desse modo, um papel importante no ciclo global de carbono. Não existem representantes marinhos.

Apresentam uma grande plasticidade morfológica, com representantes de até 1 metro de comprimento, como o gênero *Dawsonia*, presente no sudeste da Ásia. Entretanto, esta dimensão é uma exceção, pois grande parte das briófitas são delicadas e de pequenas dimensões. As grandes briófitas já apresentam razoável nível de diferenciação celular, maior do que a apresentada pelas algas e menor do que das plantas vasculares. Em algumas espécies de musgos, como *Polytrichum* e *Dawsonia*, e de hepáticas, como *Hymenophyllum* e *Symphyogyna*, observa-se a presença de grupos de células alongadas na porção central do talo, responsáveis pela condução de água e nutrientes da planta. Algumas células condutoras se aproximam em forma das traqueídes das traqueófitas, mas não se observa a deposição de lignina. Esta analogia é reforçada pelo fato de que as estruturas citadas se desenvolveram independentemente no gametófito das Briófitas e no esporófito das traqueófitas.

Em muitos aspectos, as briófitas são uma transição entre as algas verdes carofíceas e as plantas vasculares, e a passagem evolutiva da água para o ambiente terrestre. Nessa passagem, surgiu a solução para uma variedade de problemas, sendo o mais importante, evitar a dessecação. Gametas protegidos por estruturas multicelulares e a presença da cutícula podem ser citados nesse caso. Briófitas e plantas vasculares compartilham um número de características que as diferenciam das carófitas, que inclui:

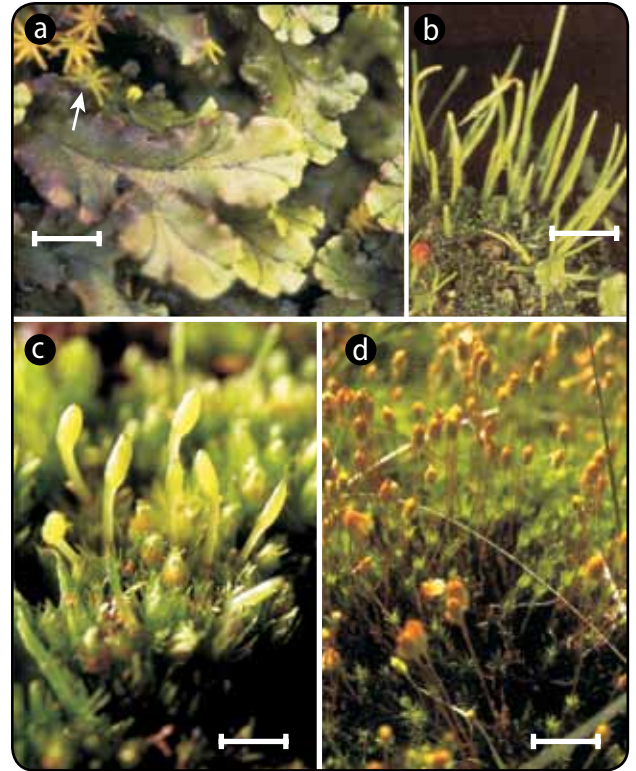


Figura 6.1 – Diversidade morfológica das briófitas: a) gametófito de hepática com estruturas que portam o esporófito (seta); b) gametófito de antóceros com esporófito ereto bem desenvolvido; c) e d) diferentes aspectos de musgos portando esporófitos (escalas: a = 10 mm; b = 10 mm; c = 5 mm; d = 10 mm).

1. presença de gametângios masculinos e femininos, denominados **anterídeos** e **arquegônio**, respectivamente, com uma camada de células estéreis, como citado anteriormente;
2. retenção do zigoto e do embrião multicelular em desenvolvimento, ou esporófito jovem, dentro do arquegônio ou gametófito feminino;
3. presença de um esporófito multicelular diploide, que resulta em um maior número de meioses e no aumento do número de esporos que podem ser produzidos em seguida ao evento da fecundação;
4. esporângios multicelulares, que consistem na camada de células estéreis e no tecido interno produtor de esporos (esporógeno);
5. esporos, com paredes contendo **esporopolenina**, que resiste à decomposição e à dessecação.

Assim como as algas, as briófitas não apresentam raízes, embora talos maduros possam apresentar rizoides. Em alguns casos podem ocorrer estruturas semelhantes a rizomas, que podem funcionar tanto na absorção de nutrientes como na propagação vegetativa. Um caso extremo é o da hepática *Cryptothallus*, que apresenta o talo totalmente subterrâneo e heterotrófico. O referido talo não apresenta clorofila e vive em associação com fungos micorrízicos.

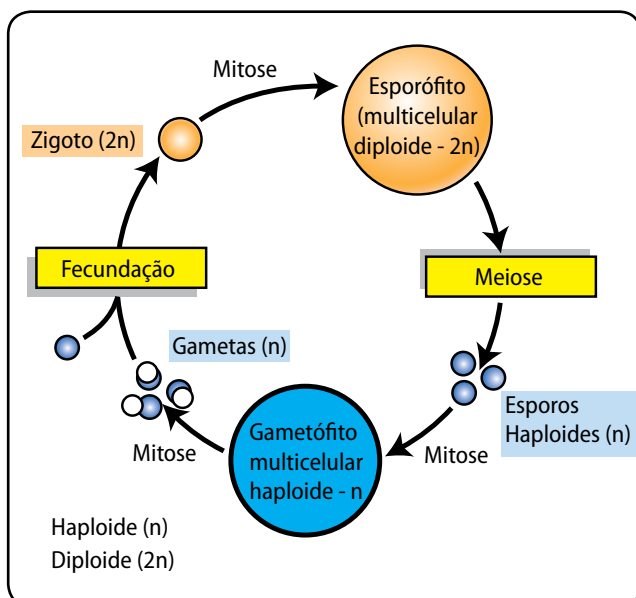
Alguns musgos apresentam também baixa concentração de clorofila podendo ser em parte, saprófagos.

6.1.2 Histórico de vida e morfologia

No histórico de vida das briófitas, a fase esporofítica diploide é dependente da gametofítica haploide (Figura 6.2). A esporofítica é muito simples, constituindo-se basicamente de:

1. uma cápsula, que representa um esporângio terminal;

Figura 6.2 – Esquema com o ciclo de vida das briófitas apresentando em destaque a alternância de gerações haploides e diploides.



2. uma haste, que sustenta a cápsula; e
3. uma porção basal que ancora o esporófito ao gametófito, chamada pé.

Como o esporófito é pelo menos parcialmente parasita do gametófito feminino, a transferência de substâncias do gametófito para o esporófito é realizada pela região do pé. A passagem de substâncias é via apoplástica (através da parede celular), uma vez que não existem plasmodesmos na região de contato entre as duas fases. As células do pé apresentam um elevado potencial de membrana que possibilita a passagem de aminoácidos, por exemplo, do apoplasto para o interior da célula.

A reprodução gamética só pode ocorrer na presença da água, pois os anterozoides flagelados precisam nadar até a célula ovo, localizada no interior do arquegônio, para que ocorra a fecundação. A mobilidade do gameta na natureza é muito limitada, raramente mais que alguns poucos centímetros. Esta característica, inevitavelmente, limita a dispersão genética e as variações dentro de uma população. Dois terços das hepáticas e mais da metade dos musgos são dióicos. Nos casos de plantas monóicas, não existem evidências que a autofecundação seja deletéria. A auto-incompatibilidade já foi demonstrada em laboratório, mas sua existência no campo é conjectural. A dispersão das briófitas é dependente acima de tudo dos esporos, produzidos meioticamente pelo esporófito. Eles apresentam cloroplastos e são revestidos por uma parede com duas camadas, uma interna (intina) e uma externa (exina). A esporolenina, um polímero complexo que protege os esporos da dessecação, é um constituinte da exina. Cada espécie possui um padrão característico de deposição desse polímero. Muitas briófitas representam exceções ao ciclo de vida típico com alternância de gerações. Boa parte das espécies sobrevive a partir da reprodução vegetativa.

6.1.3 Reprodução Vegetativa

Além da reprodução gamética e espórica, já apresentadas no histórico de vida, as briófitas podem apresentar algumas formas de reprodução vegetativa:

1. **Fragmentação:** desenvolvimento de fragmentos do talo em um novo indivíduo;
2. **Gemas (ou propágulos):** estruturas especialmente diferenciadas, com forma definida, que darão origem a um novo indivíduo. As gemas são produzidas dentro de estruturas em forma de taça denominadas conceptáculos;
3. **Aposporia:** desenvolvimento do esporófito em gametófito sem que ocorra a meiose. Normalmente ocorre a partir de um fragmento da seta cuja regeneração origina um gametófito. Pode resultar na formação de organismos poliploides;
4. **Apogamia:** desenvolvimento do gametófito em esporófito sem que haja fecundação. Pode ocorrer não apenas a partir de gametas, mas também de filídios ou do próprio protonema.

6.1.4 Classe Marchantiopsida (Hepáticas)

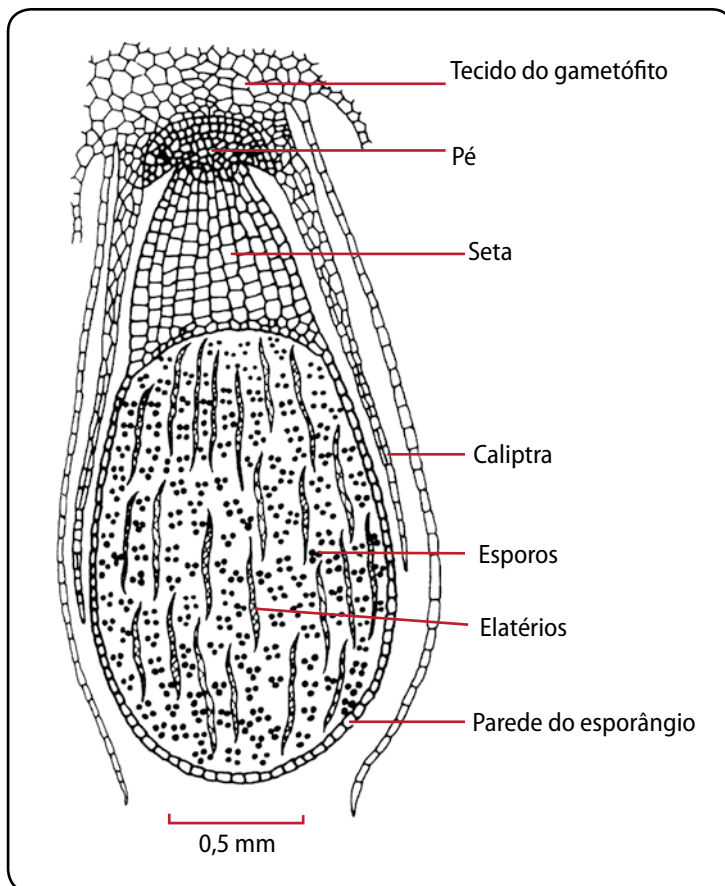


Figura 6.3 – Esquema de um esporófito de hepáticas (RAVEN et al., 2001, p. 389).

Apesar da grande diversidade das hepáticas (cerca de 300 gêneros e 10.000 espécies), não existem dúvidas de que elas representam um grupo natural, monofilético. Além da simetria dorsiventral, a presença de corpúsculos de óleo no citoplasma frequentemente de morfologia complexa, auxilia a delimitar o grupo. A presença deste óleo possivelmente representa uma estratégia para inibir a ação de insetos herbívoros. Algumas hepáticas produzem bactericidas que podem apresentar valor comercial elevado.

O gametófito possui aspecto lobado, fixo ao substrato por meio de rizoides unicelulares, e os anterídios e arquegônios são superficiais (Figura 6.3). O protonema é reduzido, constituído por poucas células, conside-

rado por alguns autores como ausente. Este grupo representa as briófitas com esporófito mais simples. A cápsula (esporângio) não apresenta tecidos estéreis em seu interior e seu amadurecimento ocorre antes do alongamento da seta, o inverso do observado nos musgos. A dispersão dos esporos é auxiliada por elatérios, células mortas que ocorrem entre esporos, apresentando paredes com reforço em espiral que, através de movimentos higroscópicos, arremessam os esporos à distância. Os elatérios têm origem também a partir de células-mãe dos esporos (Figura 6.4).

Esta classe apresenta sete ordens, das quais descreveremos as duas, Marchantiales e Jungermanniales.

6.1.5 Ordem Marchantiales

As Marchantiales são exclusivamente taloides. Embora a estrutura externa seja simples, internamente apresentam a organização mais complexa dentre as hepáticas. O talo do gênero *Marchantia* apresenta ramificação dicotômica, simetria dorsiventral, com uma nervura central conspícua e a superfície dividida em áreas hexagonais visíveis a olho nu. Em vista mais detalhada, pode-se verificar no centro desta área hexagonal, a existência de um poro que, em corte transversal, é visto como uma abertura de uma câmara de ar contendo tecido fotossintético. O poro, assim como o estômato das plantas superiores, permite a aeração do talo com um mínimo de perda de água, embora não seja capaz de modificar significativamente seu grau de abertura (Figura 6.5 A e B).

Abaixo do tecido clorofiliano, ocorre um tecido parequimatoso de células grandes sem cloroplasto. Nesse parênquima encontram-se também dois tipos de grupos de células: umas avermelhadas coradas com antocianina e outras que contêm óleo. A porção inferior do talo apresenta escamas e rizoides unicelulares. O crescimento do talo é sensível ao fotoperíodo, sendo que cessa em dias longos.

O gênero *Preissia* destaca-se pelo fato de possuir poros mais complexos, que em condições de baixa umidade reduzem consideravelmente a abertura. Em alguns representantes da ordem,

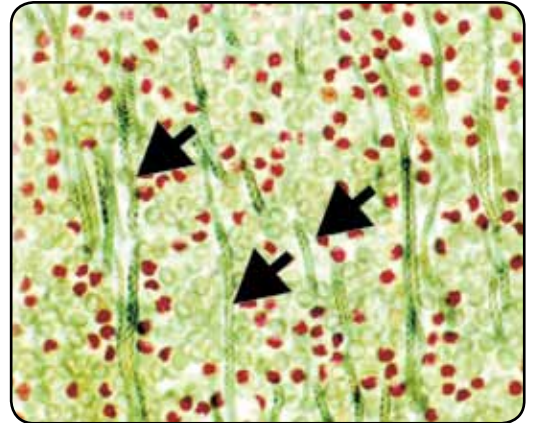


Figura 6.4 – Elatérios (células verdes alongadas) e esporos (células esféricas verdes e vermelhas) de hepáticas (RAVEN et al., 2001).

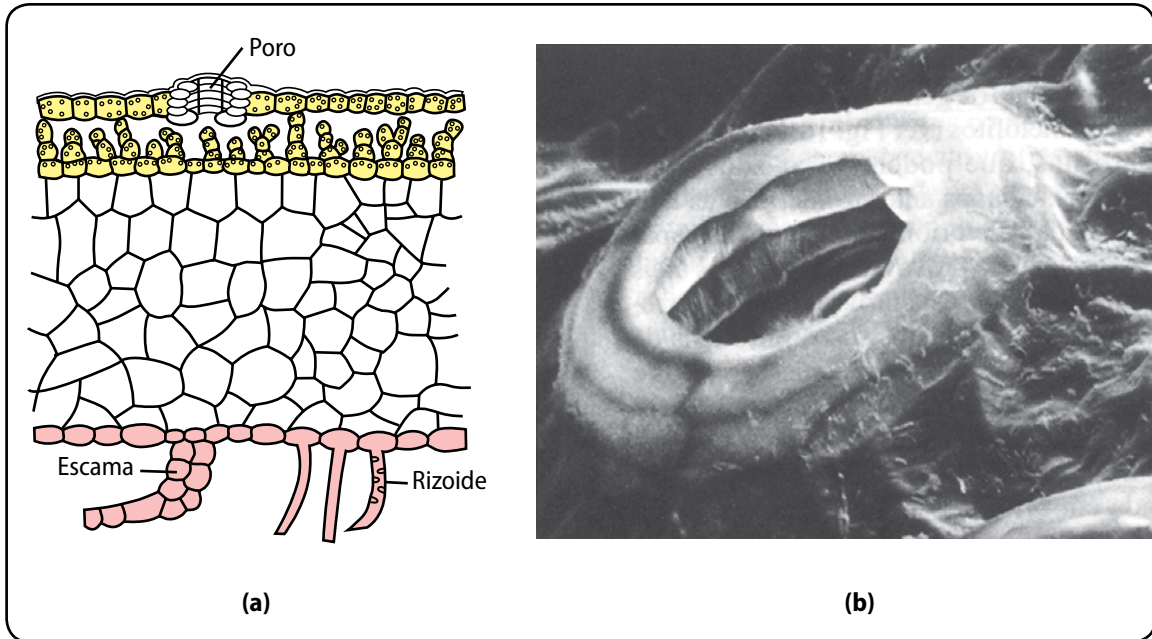


Figura 6.5 – Poros da superfície de *Marchantia*, uma hepática taloide. A - Desenho esquemático; B - Microscopia eletrônica de varredura. (RAVEN et al., 2001).

observam-se na região do parênquima células diferenciadas para a condução de substâncias sintetizadas, destacando-se a presença de plasmodesmos e desmotúbulos.

6.1.6 Reprodução

Em *Marchantia*, a reprodução gamética é induzida pelo aumento do fotoperíodo. Os gametas masculinos e femininos são produzidos em estruturas elevadas sob a forma de guarda-chuva, denominadas **anteridióforos** e **arquegonióforos**, respectivamente (Figura 6.6). As referidas estruturas são homólogas a ramificações do talo, demonstrado pela presença de rizoides na porção abaxial do talo e pela presença de câmaras fotossintéticas na estrutura superior, ou chapéu, do gametangióforo.

Os gametângios femininos se originam na porção superior do chapéu. Devido a um maior crescimento do tecido superior desta estrutura, os arquegônios são gradualmente posicionados na porção ventral do chapéu. Já o anteridióforo posiciona os anterídios na porção adaxial, ou superior. Cada anterídio se forma em uma cripta aberta por um poro, formando anterozoides biflagelados.

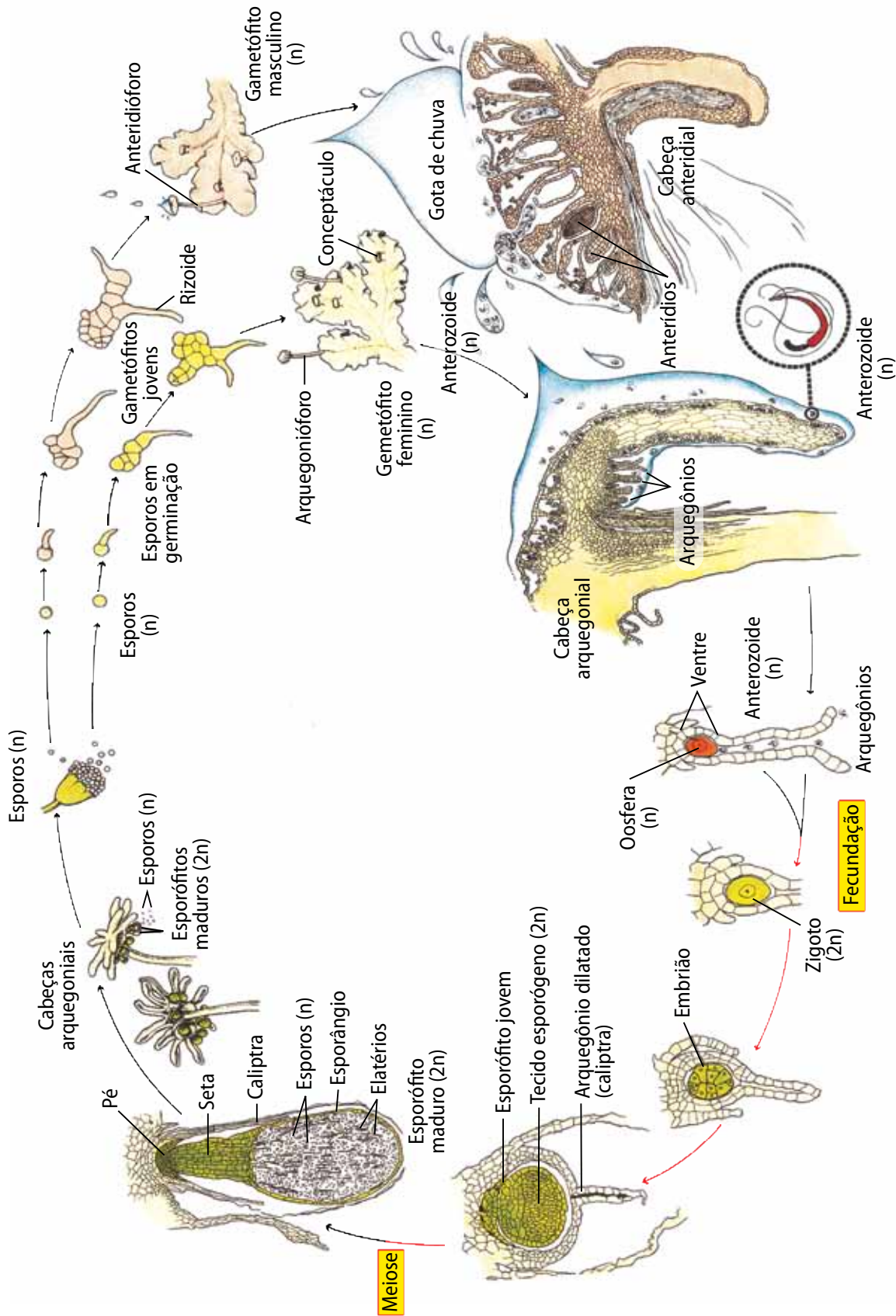


Figura 6.6 – Ciclo de vida de *Marchantia*. Assim como outras hepáticas, o referido gênero apresenta alternância de gerações, com a fase esporofítica dominante. Note que neste caso específico o gametófito forma uma estrutura que porta os gametângios, denominada gametangióforo. É sob os gametangióforos dos gametófitos femininos que, após a fecundação, se desenvolvem os esporófitos. (Modificado de RAVEN et al., 2001).

Considerando a necessidade de um filme de água para a fecundação, acredita-se que os gametângios amadurecem e a fecundação ocorre antes do alongamento do gametangióforo.

Após a fecundação, forma-se o esporófito composto por um pé, uma seta curta e uma cápsula. As células do arquegônio formam a caliptra, que auxilia na proteção da cápsula, e é envolta por um tecido que recebe o nome de pseudoperianto. Após várias divisões mitóticas, formam-se no interior do esporângio células-mãe do esporo, que sofrem meiose. Algumas células na cápsula se diferenciam para a formação de elatérios. Estas células apresentam espessamentos de celulose que produzem contorção e, conseqüentemente, um movimento rotacional à medida que a célula vai secando. Os esporos germinam rapidamente dando origem a um filamento semelhante a algas filamentosas.

A presença de gametangióforos em *Marchantia* é uma exceção, pois a presença das estruturas sexuadas em criptas na superfície do talo é o mais comum. Em alguns grupos, o esporófito não apresenta nem seta ou pé, e é composto exclusivamente por um saco de esporos (cápsula ou esporângio).

Além da fragmentação, a reprodução vegetativa em *Marchantiales* se dá pela produção de gemas que se localizam em receptáculos com forma de uma taça na porção superior do talo. A produção de gemas é estimulada por dias curtos.

6.1.7 Ordem Jungermanniales

As Jungermanniales são encontradas geralmente em matas, sobre troncos de árvores, pedras, solo úmido, formando manchas ou tapetes. O gametófito das Jungermanniales é achatado dorsiventralmente, com a face ventral fixada ao substrato por meio de rizóides unicelulares. O gametófito é ramificado e está diferenciado em rizóides, caulídios e filídios dispostos em duas fileiras. Uma terceira fileira de filídios ventrais pode ocorrer: os anfigastros.

Os filídios são imbricados e podem desenvolver lóbulos com a margem enrolada sobre si mesma formando tubos ou bolsas. O imbricamento dos filídios juntamente com os recortes e dobradu-

ras dos mesmos cria espaços capilares que retêm a água, retardando o dessecamento. Os filídios são constituídos por uma camada de células sem pseudo-nervura, apresentando paredes com espessamento típico. Cada célula apresenta vários cloroplastos discoides e podem apresentar corpos oleosos de formato característico e diferenciado para cada espécie.

Os gametângios masculinos e femininos se desenvolvem, como regra geral, no ápice do eixo principal ou ramos e estão envoltos por um conjunto de filídios modificados, as “brácteas”. É importante lembrar que, neste caso, o termo bráctea está sendo utilizado para uma estrutura análoga à observada nas angiospermas mas com estrutura e origem diferentes, pois estamos tratando da fase haploide. O esporófito está constituído por pé, seta e cápsula, podendo a seta estar ausente.

6.1.8 Evolução

Marchantia parece apresentar o nível mais elevado de organização de todos os gametófitos talóides. Entretanto, experimentos de cultura e hibridização em laboratório têm mostrado que a partir de *Marchantia* pode-se produzir, por supressão de características, uma grande variedade de formas que muito se assemelham à variedade de gêneros existentes no grupo.

6.1.8.1 Classe Anthocerotopsida

Esta classe contém uma única ordem, Anthocerotales, que apresenta 4 gêneros e 300 espécies. Anteriormente, esta ordem foi posicionada em Marchantiopsida, mas foi colocada em uma classe própria pelas características peculiares do esporófito.

- **Ordem Anthocerotales**

O gametófito de *Anthoceros* (Figura 6.7), gênero que tipifica a ordem, assemelha-se a alguns representantes folhosos de Marchantiopsida. Entre os aspectos observados no grupo, alguns representantes apresentam uma cavidade interna típica com mucilagem onde se



Figura 6.7 – Gametófito taloso de *Anthoceros*.
Fotógrafo: Bruce Fuhrer (www.anbg.gov.au/.../anthoceros-101.jpg).

Para ir mais longe

Reveja nos capítulos anteriores as particularidades das cianobactérias em relação à fixação do nitrogênio.

pode encontrar uma cianobactéria, *Nostoc*, um gênero conhecido como fixador de nitrogênio. Em muitas espécies, ocorre um único cloroplasto por célula apresentando um típico pirenóide, característica comum em algumas algas verdes. A porção inferior de muitas espécies apresenta poros delimitados por duas células, estrutura semelhante a estômatos, chamadas de pseudoestômato (Figura 6.8).

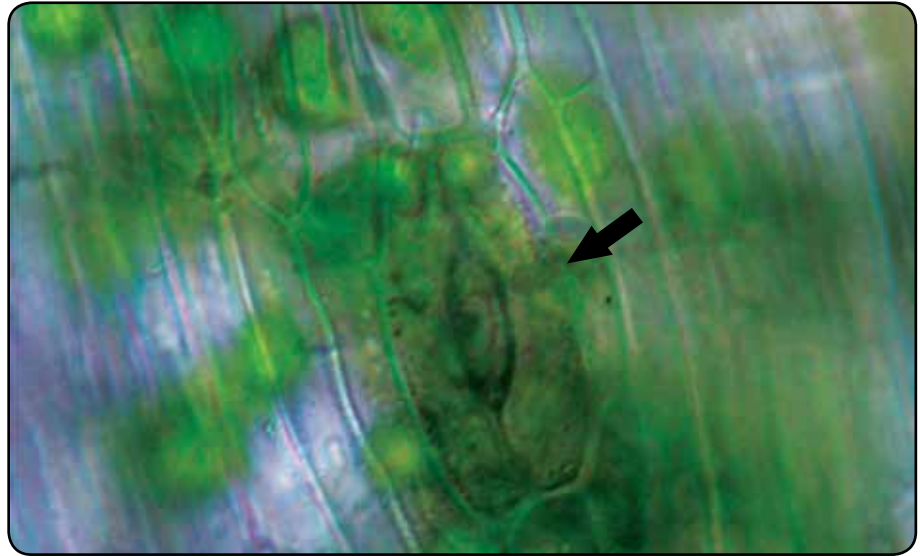


Figura 6.8 – Pseudoestômato observado na superfície do esporófito de *Anthoceros* (Laboratório de Anatomia Vegetal/CCB/UFSC).

- **Reprodução**

Em *Anthoceros*, assim com em *Marchantia*, a formação dos órgãos sexuais é regulada pelo fotoperíodo. Entretanto, aqui a gametogênese é estimulada pela diminuição do comprimento dos dias. Assim, a fertilização ocorre no inverno.

Anterídios são produzidos na face superior do talo, onde se reúnem em grupos até a liberação dos anterozoides. O arquegônio surge na superfície, sendo sua parede contínua com a parede do talo. Após a fecundação, desenvolve-se um esporófito cilíndrico com um pé lobado, seguido por uma porção meristemática. Este meristema diferencia na porção central da cápsula cilíndrica uma columela, e nas laterais inicia-se a diferenciação de esporângios entre os quais são produzidos pseudo-elatérios (não apresentam espessamento). Quando os esporos estão maduros, a cápsula se abre longitudinalmente. Como o meristema é basal e produz a cápsula

continuamente, um único esporófito permanece liberando esporos por um longo período. Estes esporos apresentam espessamentos conspícuos e parede ornamentada. O esporófito de *Anthoceros* se assemelha ao dos musgos por apresentar estômatos na cápsula e por serem fotossintetizantes pelo menos em parte (Figura 6.9).

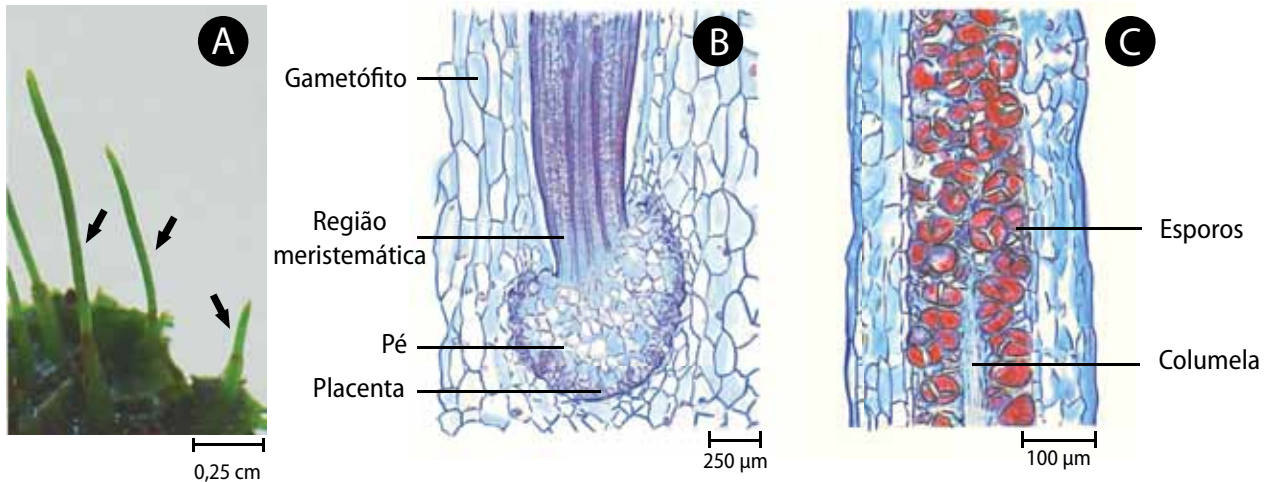


Figura 6.9 – (A) Imagem de esporófitos de *Anthoceros*; (B) corte transversal do esporófito, mostrando seu pé inserido no tecido do gametófito; (C) região apical do esporófito com a produção contínua de esporos (RAVEN et al., 2001).

• Evolução

As Anthocerotales podem ser posicionadas intermediariamente entre as algas – por apresentarem pirenóides em cloroplastos – e as plantas superiores – pela presença de estômatos e crescimento contínuo do esporófito. Além das semelhanças dos cloroplastos de Anthocerotales com os das algas verdes, deve-se destacar que alguns esporófitos chegam a apresentar a formação de um pé com expansões semelhantes a rizoides. Assim, após a morte do gametófito, o esporófito continua vivo se assemelhando as plantas monopodiais mais simples. Entretanto, evidências indicam que apresentam posição basal entre as briófitas e que devem estar de fato mais relacionadas às algas (Figura 6.10). Infelizmente, existe carência de registro fóssil para esclarecer melhor a posição do referido grupo.

Para ir mais longe

Pesquise o significado de monopódio e discuta a pertinência do argumento levantado.

6.1.8.2 Classe Bryopsida (musgos)

Os musgos representam a classe mais diversa com distribuição mais ampla de todas as Briófitas, com 700 gêneros e 14.000 espé-

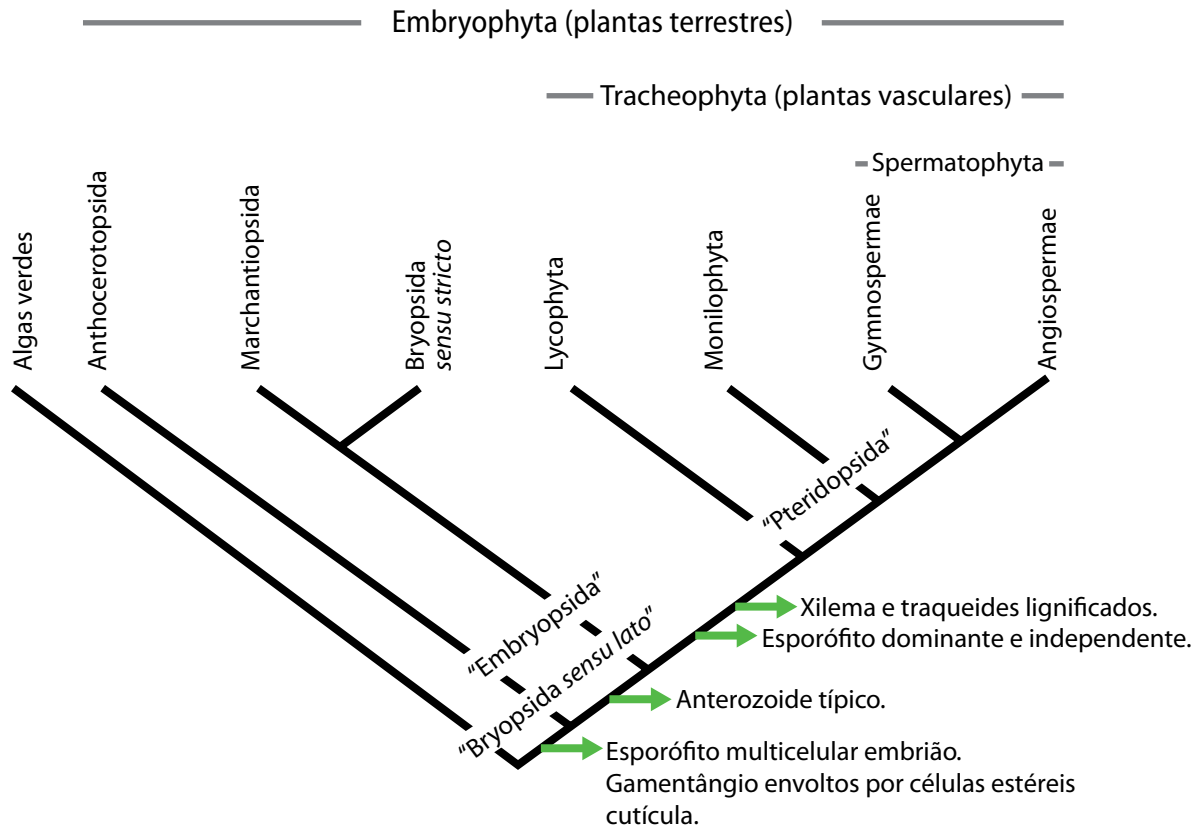


Figura 6.10 – Representação esquemática da filogenia das plantas terrestres, destacando-se a posição basal das Anthocerotopsida em relação às demais Briófitas. Ressalta-se também a posição das briófitas em relação às demais plantas terrestres, sendo estas ancestrais diretas das plantas vasculares (JUDD et al., 2002).

cies. São organismos que vivem nos mais variados ambientes, sendo que algumas espécies se destacam por sobreviver em ambientes urbanos extremamente poluídos. As diferenças dos musgos em comparação às outras briófitas são encontradas tanto nos gametófitos quanto nos esporófitos. Os gametófitos são sempre arborescentes de simetria radial e os rizoides são multicelulares. O esporófito cresce por uma célula apical, sendo que a cápsula apresenta um mecanismo de abertura complexo que atua na dispersão de esporos. Os elatérios não estão presentes e os esporos apresentam vários cloroplastos por célula. As três ordens descritas, Sphagnales, Andreaeales e Bryales, diferem principalmente pela natureza do protonema e na estrutura da cápsula. Existem ainda diferenças ultraestruturais entre os anterozoides que também apresentam significado taxonômico.

Utilizaremos a ordem Bryales, que apresenta um maior número de espécies, para ilustrar a referida classe.

- **Ordem Bryales**

A referida ordem consta de cerca de 600 gêneros, os quais apresentam morfologia e ciclos de vida semelhantes. Apresentam gêneros que ocorrem em ambientes úmidos, mas também exemplos que sobrevivem em ambientes áridos ou ainda algumas espécies subaquáticas. Alguns musgos são destacadamente tolerantes a metais pesados e em algumas áreas servem com bioindicadores.

A forma mais familiar dos musgos é o gametófito adulto. Este se desenvolve a partir de um protonema, que pode ser caracterizado como uma estrutura filamentosa ramificada semelhante a uma alga verde. O gametófito maduro é composto de um eixo principal crescendo por uma célula apical, com expansões semelhantes a folhas com disposição em espiral. Frequentemente, essas “folhas” são monoestratificadas e podem apresentar uma nítida nervura central. Em alguns casos, apresentam maior complexidade, como a diferenciação de lamelas por onde o ar circula e onde estão localizados os cloroplastos. Estas estruturas são importantes para a definição de características taxonômicas.

Anatomicamente, este grupo já apresenta maior complexidade em alguns grupos com a ocorrência de “traqueídes” (sem lignificação) e uma zonação das estruturas relacionadas ao transporte. Observa-se a presença de um feixe central de células de paredes finas, mortas e vazias que quando maduras são chamadas de hidroides, capazes de conduzir água e solutos. Em alguns casos, os hidroides são encontrados juntamente com estereides, células vivas de paredes espessas. Circundando os hidroides ocorre uma zona de células alongadas chamadas leptoides que apresentam uma parede terminal com uma calose perfurada por plasmodesmos. Estas células normalmente não apresentam núcleo, mas o protoplasma persiste. Acredita-se que os leptoides possuem uma função parecida com a do floema das plantas vasculares. Apesar dos leptoides serem encontrados apenas em um gênero, os hidroides são mais comuns. Entretanto, ainda existe transporte substancial via apoplasto em alguns musgos, ou mesmo por capilaridade, externamente. Em alguns casos as células da face abaxial das folhas perdem seu conteúdo e poros são formados, provendo um sistema de canais de condução superficial (Figura 6.11).

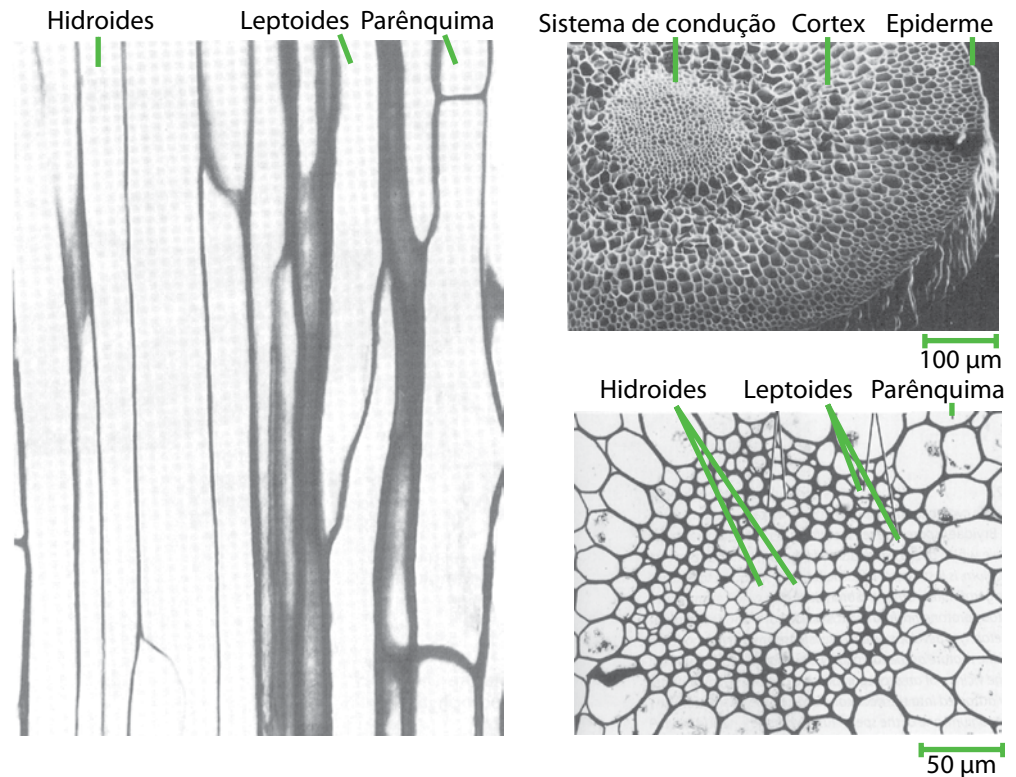


Figura 6.11 – Sistemas de condução de musgos (RAVEN et al., 2001).

• Reprodução

As Bryales apresentam todos os tipos possíveis de arranjos de arquegônio e anterídio. Existem espécies dioicas ou monoicas, e no caso das monoicas os gametângios podem ocorrer misturados (sinoicas) ou separadamente. Estes estão sempre intercalados por paráfises (células vegetativas) e envoltos por “folhas” (periqué- tio- feminino; perigônio- masculino). Existe uma correlação do tipo de crescimento com a posição das estruturas reprodutivas nas plantas. Naquelas em que estes órgãos ocorrem no ápice, o crescimento é simpodial (lateral) e são denominadas musgos acro- carpos. Aqueles que apresentam a disposição lateral dos órgãos de reprodução são denominados pleurocarpos. A gametogênese é afetada pelo fotoperíodo e pela temperatura, sendo estes fatores responsáveis pelos ciclos anuais observados em representantes de regiões temperadas. Sob condição extrema, a reprodução sexuada cede lugar para a vegetativa.

O esporófito das Bryales, tradicionalmente representado em li- vros didáticos ilustrando a alternância em Bryophyta, apresenta

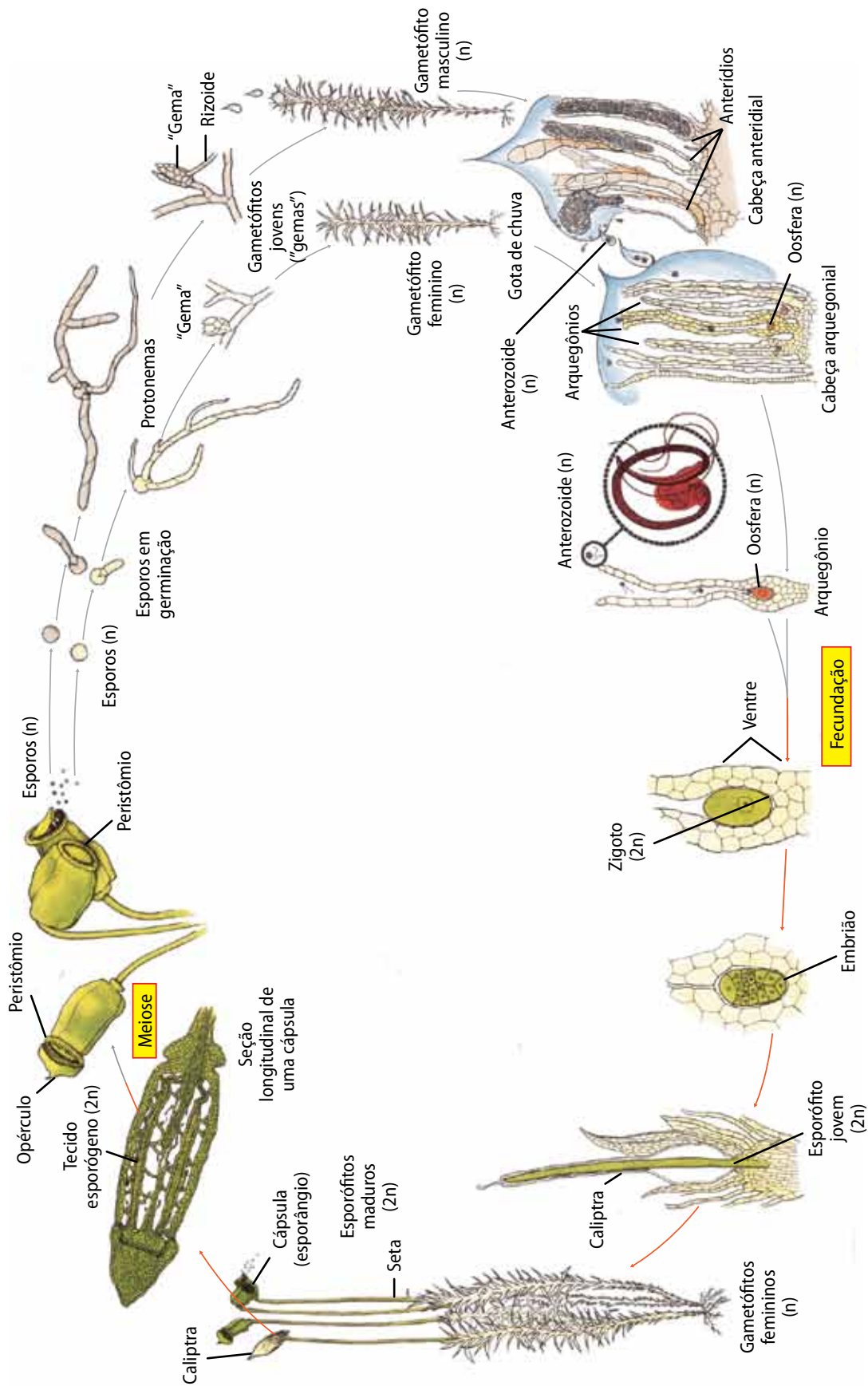


Figura 6.12 – Ciclo de vida de musgos (Modificado de RAVEN et al., 2001).

uma seta que, ao contrário das hepáticas, se alonga antes da maturação da cápsula. A seta pode ter hidróides, mas nunca leptóides. Do arquegônio se forma a caliptra, que recobre a cápsula onde estômatos e tecido fotossintético podem ser encontrados. A cápsula se diferencia em um cilindro com uma columela central que cede lugar aos esporos quando estão maduros. Na abertura da cápsula, observa-se o opérculo e estruturas relacionadas à dispersão, os dentes do peristômio. Estas estruturas apresentam movimento higroscópico. O número ou a presença destas estruturas são importantes características taxonômicas. A germinação dos esporos é rápida, dando origem ao protonema que tem duração variada (Figura 6.12).

A propagação vegetativa desempenha um papel importante na manutenção de muitas populações. A fragmentação do talo ou a produção de gemas são estratégias utilizadas para esse tipo de reprodução.

- **Evolução**

As Bryopsida representam o grupo com organismos mais complexos e próximos das plantas vasculares dentre as Bryophyta. Entretanto, a falta de registro fóssil ainda dificulta o esclarecimento das verdadeiras relações entre os diferentes grupos.

6.1.9 Considerações finais

As briófitas são facilmente arranjadas em uma posição intermediária entre as algas e as plantas terrestres mais complexas. Dentre as algas, as Chlorophyta são as que mais se aproximam das briófitas, pois apresentam o mesmo tipo de pigmentos fotossintéticos, de parede celular e de substância de reserva. As Charophyceae, além das semelhanças moleculares, apresentam oogamia com células estéreis envolvendo a célula ovo, representando um possível ancestral do arquegônio. Além disso, este grupo, assim como as briófitas, apresenta a enzima glicolato oxidase e uma estrutura semelhante dos flagelos das células gaméticas masculinas.

De qualquer forma, é evidente que as briófitas são consideravelmente mais organizadas que as clorófitas. Isto fica evidente quando observamos seu hábito terrestre, talo diferenciado, alternância de gerações regular e produção de esporos aéreos. Devido à ausência

de registros mais confiáveis, só se pode especular como as briófitas tiveram origem a partir de um ancestral algáceo. Uma hepática talosa pode ter derivado a partir de uma forma heterotricosa que passou a ser parenquimatosa (tendência observada em *Coleochaete*). O ciclo de vida heteromórfico não foi novidade, uma vez que ele é comum nas clorófitas; entretanto, a produção de esporos imóveis com proteção contra a dessecação foi um passo importante na conquista do ambiente terrestre.

Apesar das evidências fósseis indicarem que musgos e hepáticas tiveram histórias evolutivas independentes a partir de um ancestral arquegoniado, estudos do DNA mitocondrial indicaram que as hepáticas apresentam uma posição basal na evolução dos vegetais terrestres.

É igualmente difícil estimar, a partir das briófitas, o ancestral das plantas vasculares. O que se reconhece é que de fato as briófitas formam um grupo isolado das traqueófitas por apresentarem:

1. Dominância da fase haploide durante a alternância de gerações;
2. Necessidade de água para a reprodução gamética;
3. Intercomunicação química entre as plantas devido ao tamanho diminuto e o contato íntimo das plantas das diferentes populações via feromônios, por exemplo;
4. Ocupação de microhabitats devido à ausência de raízes e o tamanho diminuto, característica que foi indispensável para o pioneirismo da conquista do ambiente terrestre possibilitando o surgimento e a evolução das demais formas que colonizam os diferentes continentes.

Do ponto de vista evolutivo, as briófitas atuais são pouco diferentes de seus ancestrais, demonstrando o fato de estarem aptas a sobreviver em ambientes que sofreram pouca alteração em uma escala de tempo geológica.

Resumo

Briófitas são representadas por organismos eucariontes pluricelulares habitam ambientes terrestres úmidos e possuem como pigmentos clorofila a e b, β -caroteno e xantofila (luteína), e como substância de reserva amido. Considerados como espécies de transição entre o ambiente aquático e terrestre, possuem algumas adaptações, como cutícula e uma camada de células estéreis protegendo estruturas reprodutivas. Seu ciclo de vida é diplobiônico heteromórfico, com gametófito dominante e esporófito reduzido. Seu talo é dorsiventral, e são compostos por rizoides, caulídio e filídios. Junto com os líquens, são importantes colonizadores primários. Podem ainda ser utilizadas na horticultura, graças a sua capacidade de absorção de líquidos, ou como absorventes em material cirúrgico e derramamentos de petróleo. Desempenham papel importante no ciclo do carbono. Algumas espécies apresentam células condutoras que se assemelham com as traqueídes, porém sem deposição de lignina. Possuem características comuns com as plantas vasculares, como:

- a) presença de anterídeos e arquegônio;
- b) zigoto retido dentro do gametófito feminino;
- c) Presença de esporófito diploide;
- d) Presença de esporângios multicelulares;
- e) presença de esporos com esporopolenina. Em algumas espécies, podem ocorrer estruturas semelhantes aos rizomas, enquanto que outras podem apresentar baixa concentração de clorofila, podendo ser em parte saprófagas.

O esporófito é composto por pé, haste e esporângio terminal, e a transferência de substâncias do gametófito feminino para o esporófito é realizada pelo pé. A reprodução gamética só acontece na presença de água, uma vez que os anterozoides são flagelados. A dispersão é dependente dos esporos. As briófitas ainda podem se reproduzir através da fragmentação, da produção de propágulos, por aposporia e apogamia. As briófitas são representadas pelas classes Marchantiopsida (Hepáticas), Anthocerotopsida e Bryopsida (musgos).

Referências

BELL, P. R.; HEMSLEY A. R. *Green plants: their origin and diversity*. 2. ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2000.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STEVENS, P. F. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. 2. ed. Sunderland, UK: Sinauer Associates, 2002.

OLIVEIRA, E. C. *Introdução à biologia vegetal*. 2. ed. São Paulo: Edusp, 2003.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. *Biologia vegetal*. 6. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

SCHOFIELD, W. B. *Introduction to bryology*. New York, USA: Mac Millan, 1985.