



Briófitas

Prof^a. Daniela R. P. Fernandes

Descrição

O surgimento, caracterização, relações filogenéticas e ecológicas de Anthocerotophyta, Marchantiophyta e Bryophyta, os três Filos que compõem as plantas avasculares.

Propósito

A briologia estuda os primeiros organismos que passaram a ser efetivamente terrestres, as briófitas. Ela é o ponto de partida para analisar toda a diversidade biológica que foi derivada das briófitas. Para isso, é necessário conhecer sobre sua adaptação ao ambiente terrestre, juntamente com seus aspectos biológicos, ecológicos e relações filogenéticas que interligam organismos aquáticos e terrestres.

Objetivos

Módulo 1

Origem e evolução das plantas terrestres

Analisar aspectos sobre a origem e evolução das plantas terrestres.

Módulo 2

Anthocerotophyta (antóceros)

Reconhecer caracteres taxonômicos do filo Anthocerotophyta.

Módulo 3

Marchantiophyta

Distinguir a morfologia dos organismos do filo Marchantiophyta.

Módulo 4

Bryophyta (musgos)

Comparar os táxons das diferentes classes de Bryophyta.

Introdução

Em tempos geológicos remotos, os organismos fotossintetizantes aquáticos foram de grande importância para as mudanças que ocorreram no planeta. Aqueles que passaram a realizar a fotossíntese quebrando a molécula de água e liberando o gás oxigênio como resíduo possibilitaram a

formação de uma atmosfera oxigenada, levando ao desenvolvimento da camada de ozônio. Essa camada fica na estratosfera e protege a superfície da Terra da chegada de grandes montantes de radiação ultravioleta, filtrando-a e atenuando seus efeitos.

Esses dois fatores, associados à redução do vulcanismo, à temperatura e ao efeito estufa, permitiram o início da transição dos organismos fotossintetizantes do ambiente aquático para o terrestre.

Vamos aqui contar um pouco desse processo evolutivo, conhecendo os seus principais participantes. Discutiremos também sobre as características que surgiram nos primeiros seres fotossintetizantes terrestres e que foram retidas em seus grupos atuais correspondentes, permitindo a ocupação do ambiente terrestre.

AVISO: [orientações sobre unidade de medida](#).

Orientações sobre unidade de medida

Em nosso material, unidades de medida e números são escritos juntos (ex.: 25km) por questões de tecnologia e didáticas. No entanto, o Inmetro estabelece que deve existir um espaço entre o número e a unidade (ex.: 25 km). Logo, os relatórios técnicos e demais materiais escritos por você devem seguir o padrão internacional de separação dos números e das unidades.

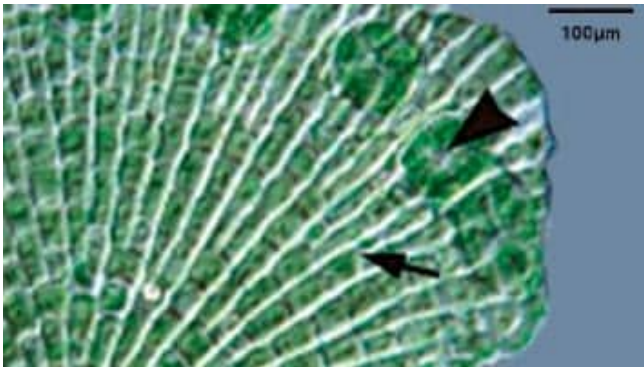


1 - Origem e evolução das plantas terrestres

Ao final deste módulo, você será capaz de analisar aspectos sobre a origem e evolução das plantas terrestres.

Origem e evolução das plantas terrestres

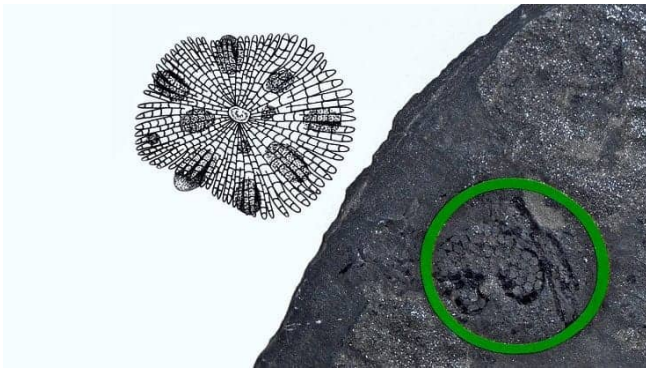
Existem diversos grupos de protistas fotossintetizantes, inclusive as algas verdes. Destacamos duas classes, sendo Charophyceae uma delas e que possui atualmente cinco ordens. Em Coleochaetales, temos o atual gênero *Coleochaete*, encontrado fixado em plantas aquáticas ou em rochas rasamente submersas na água doce.



Coleochaete e seu talo do tipo crotoso, com zigotos indicados pela cabeça de seta e ramificação indicada pela seta.

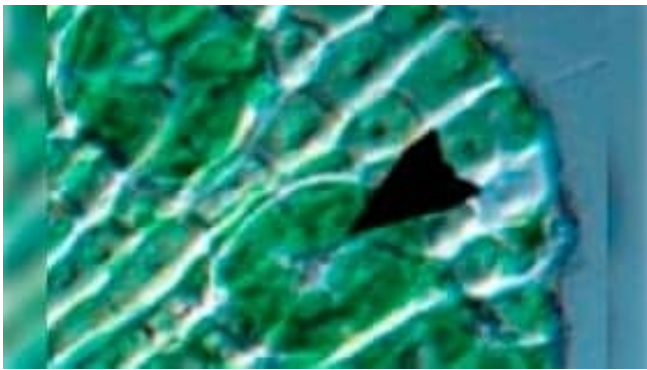
Essa mesma ordem contém um organismo fóssil denominado como *Parka decipiens*. Dentre os atuais, *Coleochaete* é considerado evolutivamente próximo dos vegetais terrestres. Enquanto *P. decipiens* é uma espécie que possivelmente conviveu com algas verdes e as primeiras plantas terrestres e pode representar uma transição entre elas.

Foram encontradas no registro fóssil entre o Siluriano superior e o Devoniano inferior (cerca de 400 milhões de anos) na região da Escócia. Esses registros ficaram impressos em rochas, permitindo saber que mediam de 0,5cm a 7cm de diâmetro. Elas viveram em piscinas rasas de água doce que se formavam periodicamente e que eram sujeitas ao dessecação. Quando a água evaporava, seus esporos eram liberados e posteriormente carregados pela água para colonizarem outras piscinas. Veja na imagem.



Fóssil de *Parka decipiens* em rocha datado do Devoniano, na Escócia.

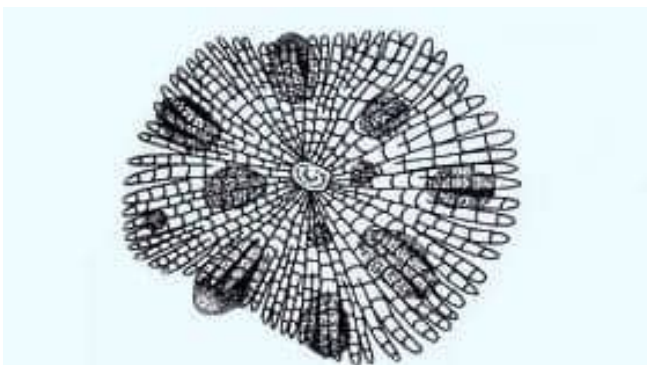
Quando comparamos um *Coleochaete* fértil com uma *Parka decipiens* também fértil, conseguimos facilmente perceber semelhanças morfológicas. Em ambas, o talo tem morfologia crostosa, com duas camadas de células distribuídas de modo radial e que podem se bifurcar. As paredes celulares de ambas são robustas e com camadas.



Coleochaete

São encontradas na superfície das crostas estruturas ovais que são zigotos. O zigoto possui seu envoltório impregnado por uma substância chamada esporopolenina.

×

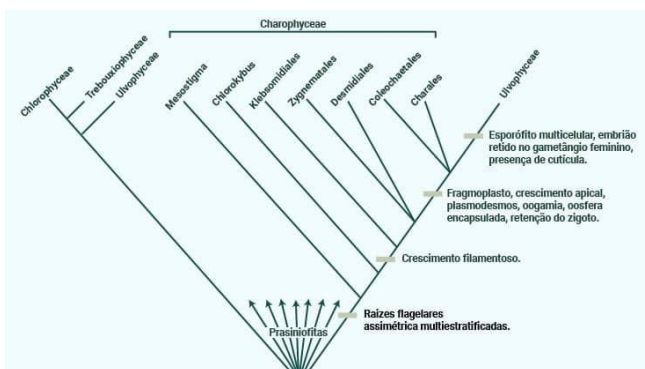


Parka decipiens

São encontradas na superfície das crostas estruturas ovais que são esporângios contendo esporos. Os esporos de *Parka* possuíam parede com várias lamelas de espessura.

Essas são estratégias que auxiliam na manutenção da viabilidade dessas estruturas evitando a dessecação em ambientes secos.

As relações evolutivas entre *Coleochaete*, *Parka* e plantas terrestres ainda não estão totalmente esclarecidas. Entretanto, os estudos que avaliaram informações morfológicas, de ultraestrutura e bioquímicas em conjunto com sequências genética confirmam que existe relação filogenética entre esses organismos, assim como os da ordem Charales.



Algas verdes e Embryophyta – Cladograma com sinapomorfias.

A transição para a terra

Acredita-se que o continente Gondwana tenha sido o centro da radiação das plantas terrestres durante o Ordoviciano, entre 470 e 460 milhões de anos atrás, aproximadamente. Leia a seguir como foi esta transição:

Quando as primeiras plantas iniciaram a transição do ambiente aquático para o terrestre, a superfície do planeta já estava provavelmente colonizada por microrganismos, alguns animais e fungos. Eles foram importantes na formação dos solos por meio da decomposição de matéria orgânica.

No ambiente terrestre de transição ainda existiam períodos em que as plantas ficavam submersas, porém, conforme foram se distanciando de corpos de água, ficavam na dependência da retirada da água do solo, da umidade do ar ou da chuva para ter acesso à água.

Essas condições ambientais selecionaram organismos com características que os propiciava obter água e outras coisas que os protegiam da dessecação, tanto das porções vegetativas quanto reprodutivas. Mutações genéticas foram selecionadas e resultaram em alterações bioquímicas, fisiológicas e, conseqüentemente, estruturais.

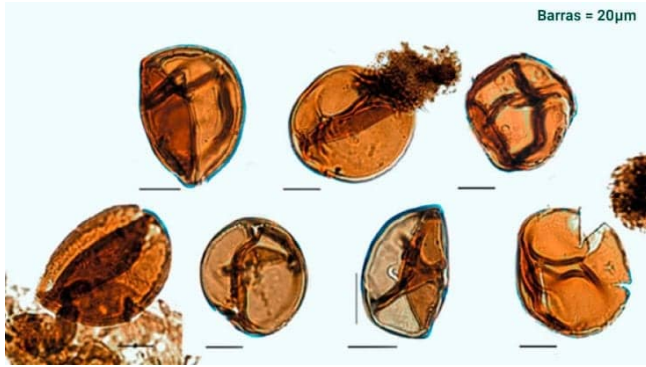
As estruturas de fixação passaram a também absorver água, surgindo assim os rizoides. Os fungos estabeleceram relação simbiótica com os rizoides e, posteriormente, com raízes de modo que aumentavam a capacidade de absorção de água e nutrientes. O plano do corpo principal se elevou, ficando ereto.

Nas primeiras plantas terrestres não havia estruturas que conferissem uma maior rigidez às células, tampouco tecido vascular verdadeiro para a condução de água e seiva elaborada. Por isso, o primeiro grupo de organismos possuía pequeno porte. Algumas plantas basais desenvolveram na superfície uma película protetora, a cutícula, que atenuava a dessecação e a radiação UV.

Com a cutícula, os mecanismos de troca gasosa foram modificados para que isso ocorresse com o ar. Os poros foram os primeiros a aparecer, e sua versão mais complexa e especializada são os estômatos, que têm mecanismos de abertura e fechamento. Para a reprodução, ainda existia uma forte dependência da presença da água para que os elementos de reprodução móveis (anterozoides) pudessem se deslocar. Por isso, o ciclo de vida que foi selecionado possuía uma fase dependente da água para ocorrer (gametófito) e outra que dependia do vento para espalhar suas células reprodutivas (esporófito), promovendo uma melhor adaptação ao novo meio.

Essas células eram os esporos que possuíam em sua parede diversas camadas, inclusive contendo a substância esporopolenina, que previne a dessecação e decomposição. Os registros fósseis que indicam a presença das primeiras plantas terrestres são de criptósporos. Os primeiros datam do Ordoviciano médio e

são muito similares ao que encontramos atualmente em Marchantiophyta, considerado o filo atual mais próximo evolutivamente dos primeiros desbravadores vegetais do ambiente terrestre.



Criptósporos das primeiras plantas terrestres. Fósseis de sítio arqueológico sueco.

Similaridades entre os atuais *Coleochaete* e plantas terrestres (Embryophyta)

Esses organismos fazem parte da linhagem que adquiriu os cloroplastos por endossimbiose primária. Portanto, isso já lhes confere características em comum, ainda mais que ambos são derivados de clorófitas ancestrais. Por isso, *Coleochaete* e Embryophyta possuem:

- Clorofila *a* e *b*;
- carotenoides e xantofilas;
- cloroplasto envolto por duas membranas e com membranas tilacoide empilhadas formando *grana*;
- amido armazenado dentro dos cloroplastos.

Além das paredes celulares possuírem celulose, foi encontrada uma molécula similar à lignina em sua composição. Especula-se que em *Coleochaete* ela tenha uma função antimicrobiana, enquanto nas plantas terrestres formam espessamentos em parede possibilitando maior resistência e aumento na altura.

Existe outro conjunto de características em nível celular que, no curso do processo evolutivo, surgiram em Charophyceae e se perpetuaram em Embryophyta.

- A reprodução sexuada deles é oogâmica, portanto temos um gameta feminino grande e imóvel e um gameta masculino pequeno e flagelado.
- Esses flagelos são em número de dois e inseridos de modo lateral nas células.

- Eles possuem um sistema de ancoramento nas células do tipo com raízes assimétricas que contém bandas de microtúbulos em multicamadas.
- Charophyceae e Embryophyta realizam a mitose aberta, aquela em que o envoltório do núcleo da célula em divisão se desfaz ao longo do processo.
- Também durante a mitose ocorre a formação dos fragmoplastos para a citocinese (divisão do citoplasma) e entre as células são desenvolvidos diminutos canais de comunicação chamados plasmodesmos.

Já em nível molecular, podemos destacar pelo menos uma similaridade entre Charophyceae e as plantas terrestres.

- Ambos possuem íntrons no RNA transportador. Íntrons são partes de um gene que não codificam aminoácidos. Em outras algas, eles não estão presentes.

Agora, veja outras características presentes em *Coleochaete* e Embryophyta.

Grana

Um conjunto de *granum*.

Coleochaete

Em *Coleochaete* ocorre o fenômeno de retenção dos zigotos dentro do gametângio feminino. Esta estrutura é constituída por uma camada de células estéreis que pode auxiliar na nutrição do zigoto que se mantém temporariamente retido e protegido dentro dela. O zigoto será liberado para o ambiente antes de ocorrer a primeira divisão celular após a sua formação.

Embryophyta

Já em Embryophyta, o tecido que envolve o zigoto é oriundo do gametângio feminino, que neste caso se chama arquegônio. Ele é o compartimento que envolve o gameta feminino (oosfera), que após a fecundação se torna zigoto. Embryophyta não só retém o zigoto como também o embrião que é formado a partir das sucessivas mitoses do zigoto. Portanto, o termo Embryophyta se refere às plantas que formam **embrião**.

Como já mencionamos, as paredes dos zigotos de *Coleochaete* possuem esporopolenina, sendo que essa mesma substância está presente no envoltório dos esporos em vegetais terrestres. Em algumas espécies de *Coleochaete* é encontrada lignina na parede celular, além da superfície do talo ser mais resistente, lembrando uma cutícula protetora. A cutícula reduz a perda de água e é encontrada nos vegetais terrestres atuais.

Após o reconhecimento das características compartilhadas por *Coleochaete*, que tolera momentos de seca, e pelas plantas terrestres, vamos caracterizar, em sequência, as plantas avasculares que são os primeiros grupos de Embryophyta.

As plantas avasculares são chamadas informalmente como briófitas. Como elas não possuem sistema vascular com xilema e floema verdadeiros, também não possuem raiz, caule e folhas, mas sim rizoide, caulóide e filóides, pois são estruturas que lembram suas correspondentes vasculares. São constituídas atualmente por três filos:

- Marchantiophyta;
- Anthocerotophyta;
- Bryophyta.

Alguns grupos de plantas avasculares apresentam estômatos. O ciclo de vida desses filos é diplobionte, no qual existem gametófitos, que são a fase dominante e duradoura, e esporófitos a fase efêmera, que realizam meiose esporica. Para ocorrer a formação dos esporófitos é necessário que o anterozoide (gameta masculino) nade na água até encontrar e fecundar a oosfera que está dentro do gametângio feminino (arquegônio). O esporófito emerge de dentro do arquegônio, mas se mantendo ligado e dependente nutricional da planta mãe. Esse esporófito nunca se ramifica e possui um único esporângio, compartimento onde são produzidos os esporos. Estudaremos este ciclo de vida mais a frente, onde veremos seus detalhes ilustrados.

Comentário

As plantas avasculares são encontradas em todos os continentes, desde regiões tropicais até polares como na Antártica, recobrando solo, pedras e cascas de árvores. Apesar de serem terrestres, elas ainda possuem grande dependência da água na reprodução e para a manutenção da água no interior de seus talos. Isso porque poucas espécies apresentam cobertura similar à cutícula e poros ou estômatos com controle de transpiração, portanto perdem água com facilidade.



Projeto internacional árvore da vida - *The Tree of Life Web Project* (ToL)

No vídeo a seguir, a doutora Daniela Fernandes apresenta o projeto *The Tree of Life Web Project* (ToL) que reuniu pesquisadores de todo o mundo com o objetivo de recriar de modo mais fidedigno a árvore filogenética dos organismos atuais.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Os organismos pioneiros na transição para o ambiente terrestre encontraram dificuldades nesse novo ambiente. Sucessivas gerações falharam nesse processo, porém outras obtiveram êxito, pois as características que surgiram nesses organismos ao acaso permitiram a adaptação deles ao ambiente terrestre. Marque a opção correta que correlaciona os desafios que foram enfrentados com suas respectivas adaptações.

Desafios na vida terrestre	Características adaptativas
1 - Absorção de água e fixação.	<input type="checkbox"/> Estômatos
2 - Retenção de água e proteção contra raios UV.	<input type="checkbox"/> Esporopolenina
3 - Manutenção da hidratação nos esporos.	<input type="checkbox"/> Rizoides
4 - Ciclo de vida com menor dependência da água.	<input type="checkbox"/> Cutícula

Desafios na vida terrestre	Características adaptativas
5 - Troca gasosa	() Dispersão dos esporos pelo vento

A 5, 2, 1, 4, 3

B 5, 3, 1, 4, 2

C 2, 3, 4, 1, 5

D 2, 3, 1, 5, 4

E 5, 3, 1, 2, 4

Parabéns! A alternativa E está correta.

A maioria das adaptações que possibilitaram a migração para o ambiente terrestre está relacionada com a redução da dependência da água para a reprodução, manutenção da hidratação em suas células, além de ser necessária estrutura que permita a troca gasosa nos processos da fotossíntese e respiração. Esses organismos fora da água também ficam sujeitos à radiação ultravioleta. Por isso foram selecionadas as seguintes características vinculadas a essas questões:

Estômatos para a realização de trocas gasosas; a substância esporopolenina que dentre outras funções mantém a hidratação dos esporos; rizoides que absorvem a água do substrato e promovem sua fixação nele; cutícula, uma camada protetora contendo lipídios que dificultam a perda de água e filtram parte da radiação UV; no ciclo de vida apenas os gametas masculinos dependem da água para se deslocarem, pois os esporos são dispersos pelo vento.

Questão 2

A Classe Charophyceae possui relação filogenética com as plantas terrestres, o que foi confirmado com base em algumas características encontradas nos gêneros *Coleochaete* e evidenciadas em

Embryophyta. Marque a opção correta que indica essas características.

- I. Cloroplastos envoltos por duas membranas contendo membranas tilacoides empilhadas em grana e portando os pigmentos clorofila *a* e *b*, carotenoides e xantofilas.
- II. Após a fecundação do gameta feminino pelo masculino ocorre a formação do zigoto, que é retido no gametângio feminino.
- III. Os embriões, abrigados na planta feminina, multiplicam-se por mitose originando novos organismos adultos.
- IV. A reprodução é isogâmica na qual os gametas masculinos e femininos são flagelados e contém o ancoramento das raízes flagelares com bandas de microtúbulos em multicamadas.
- V. A presença da substância esporopolenina que busca impedir a dessecação das células ou estruturas que a contém.

A I, II, III

B II, IV, V

C I, III, V

D I, II, V

E I, III, IV

Parabéns! A alternativa D está correta.

Coleochaete e Embryophyta compartilham diversas características como as relacionadas à aquisição de um cloroplasto por endossimbiose primária que derivou na linhagem das clorófitas. Portanto, esses cloroplastos são envolvidos por duas membranas. Membranas tilacoides são empilhadas em grana e contêm como pigmentos clorofila *a* e *b*, carotenoides e xantofilas. Também ocorre a retenção do zigoto no gametângio feminino após a sua formação. Em *Coleochaete*, esse zigoto é posteriormente liberado no ambiente externo para que ocorram as mitoses que formarão um novo organismo. Entretanto,

somente em Embryophyta as mitoses ocorrem no zigoto formando um embrião que continua retido no gametângio feminino.

A substância esporopolenina está presente no zigoto de *Coleochaete* e nos esporos de Embryophyta, reduzindo os efeitos da dessecação desses elementos de reprodução. A reprodução desses organismos é oogâmica, portanto somente o gameta masculino possui flagelos cujas raízes são ancoradas com bandas de microtúbulos em multicamadas.

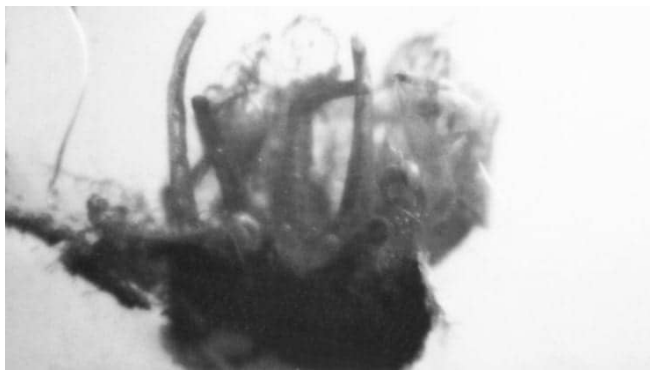


2 - Anthocerotophyta (antóceros)

Ao final deste módulo, você será capaz de reconhecer caracteres taxonômicos do filo Anthocerotophyta.

Filo Anthocerotophyta

Acredita-se que o surgimento dos primeiros organismos do filo Anthocerotophyta ocorreu no início do período Devoniano (365 milhões de anos), porém, até o momento, somente o registro fóssil após o Cretáceo produziu exemplares possíveis de serem confirmados para esse grupo. O fóssil mais completo data do Eoceno-Oligoceno e foi preservado em âmbar.



Fóssil bem conservado de um espécime da família Dendrocerotaceae.

Morfologia vegetativa

Atualmente, existem cerca de 200 espécies descritas, distribuídas em 12 gêneros. É o grupo menos diverso dentre as plantas avasculares. O filo possui duas classes:

Leiosporocerotopsida

Esta classe possui apenas um gênero de ocorrência tropical.

Anthocerotopsida

É a classe mais representativa. Encontrada tanto em regiões tropicais como temperadas.

Esses organismos ainda possuem talo, pois não há tecido vascular verdadeiro, e a absorção de água e nutrientes é realizada por todo o corpo da planta (talo).

Diversas espécies possuem relação de simbiose mutualística com a cianobactéria *Nostoc*, que aumenta a disponibilidade de compostos nitrogenados para essas plantas. Elas se encontram em cavidades que produzem mucilagem. Também existem registros de mutualismo com fungos micorrízicos que auxiliam na absorção de água e nutrientes.

Em ambos os casos, os talos de Anthocerotophyta fornecem açúcares e promovem abrigo para a cianobactéria e para os fungos micorrízicos.

Esses talos têm sua coloração em diferentes tons de verde, às vezes tendendo ao verde-azulado por causa da simbiose com as cianobactérias. A simetria deles é dorsiventral, geralmente formam rosetas, isto é, os talos se dispõem sobrepostos, lembrando uma rosa aberta, como você pode ver nas imagens abaixo.

Essa é a fase gametofítica do ciclo de vida. A coloração, o padrão de sobreposição, os tipos de margem dos talos, presença de ramificações e cavidades, o tamanho do esporófito, além da forma, ornamentação e

coloração de esporos são alguns dos caracteres utilizados na identificação das espécies.

Existem pelo menos três gêneros que ocorrem com frequência no Brasil: *Anthoceros*, *Notothylas* e *Phaeoceros*. Veja a seguir:



Anthoceros

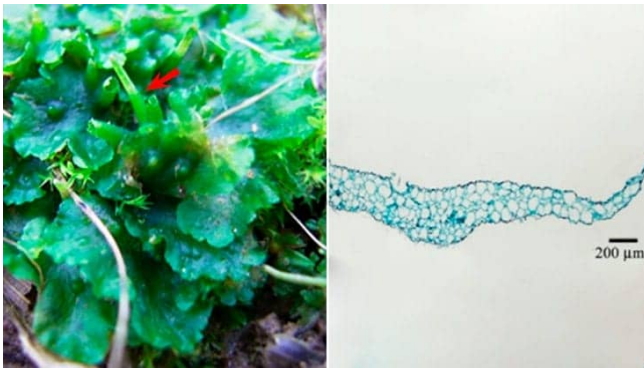


Notothylas



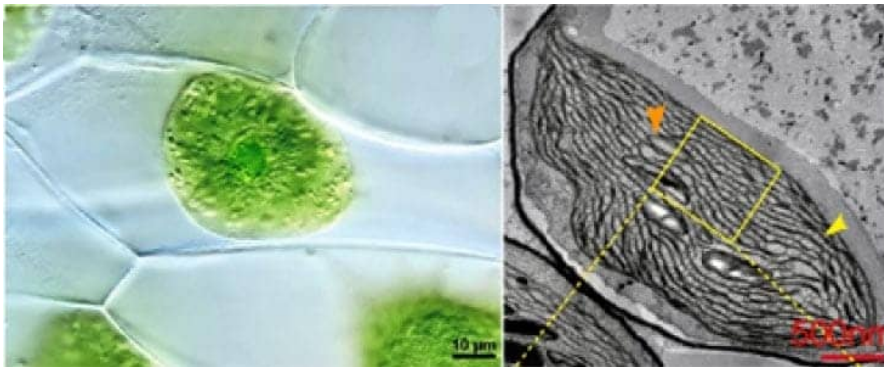
Phaeoceros

Observe nas imagens do gênero *Phaeoceros* a seta indicando o esporófito em desenvolvimento e um corte transversal do gametófito.



Esporófito e gametófito em *Phaeoceros*.

Na maioria dos grupos em Anthocerotophyta, as células fotossintetizantes possuem cloroplastos similares aos encontrados nas algas verdes. Eles têm o mesmo conjunto de pigmentos (Clorofila *a*, *b*; carotenoides e xantofilas), um pirenoide central, membranas tilacoides empilhadas em *grana* (em amarelo), e o armazenamento de amido (em laranja) ocorre dentro do cloroplasto. Entretanto, em cada célula, o usual é conter um único cloroplasto, como observado a seguir.

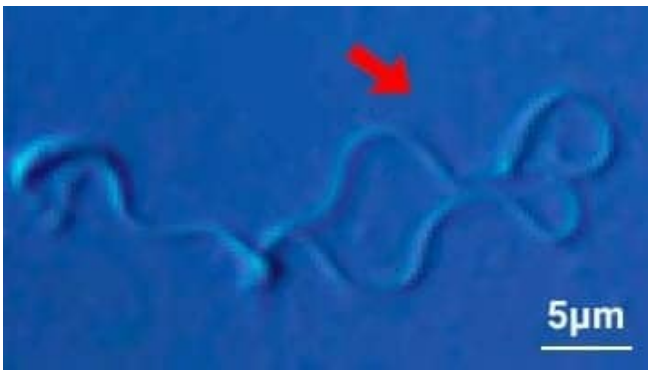


Esporófito e gametófito em *Phaeoceros*.

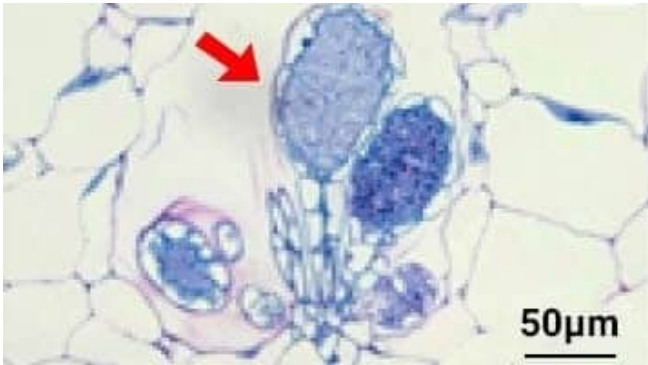
Reprodução e estruturas correlatas

Reprodução sexuada e assexuada

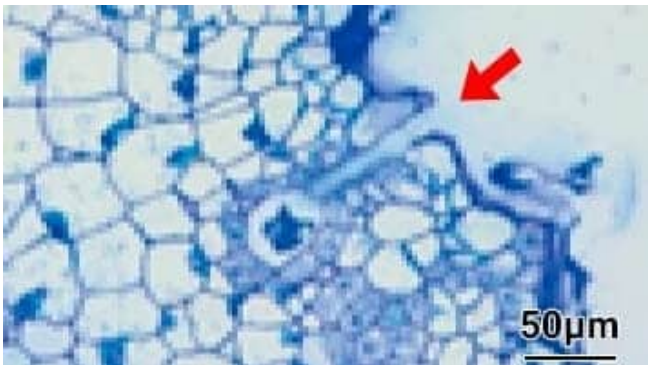
Os gametófitos, quando maduros, podem ser dioicos ou monoicos dependendo da espécie, mas sempre produzindo seus gametas através da mitose. Assim, foram formados diversos anterozoides biflagelados nos anterídios e também uma oosfera em cada arquegônio. Os gametângios (anterídios e arquegônios) estão imersos no talo dos gametófitos e são notados externamente como protuberâncias amarelas. Veja todos esses elementos ilustrados a seguir:



Anterozoides biflagelados



Anterídios



Arquegônio com oosfera.



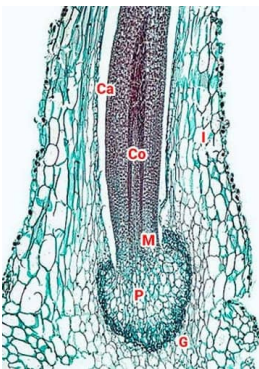
Gametófito com gametângios

Após a fecundação da oosfera pelo anterozoide, inicia-se o desenvolvimento do esporófito que num primeiro momento está protegido por um involúcro (colchete) e depois emerge ficando ereto (seta).



Esporófito em desenvolvimento

O esporófito é clorofilado e, portanto, faz fotossíntese. Ele possui uma novidade evolutiva: estômatos – estrutura responsável por realizar trocas gasosas relacionadas ao processo fotossintético e de respiração celular.



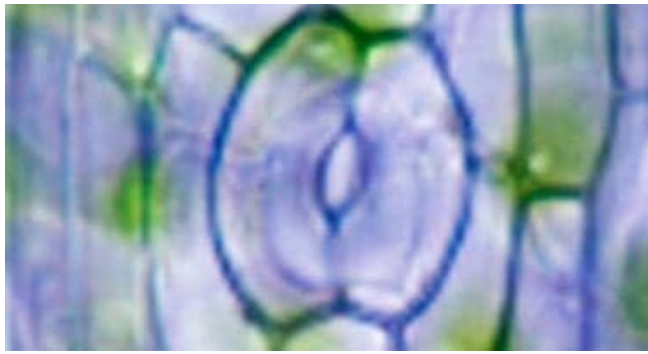
Corte longitudinal do esporófito.

O esporófito é a fase diploide do ciclo e é composto por pé imerso (**P**) no gametófito feminino (**G**), seguido logo acima pelo meristema responsável pelo seu desenvolvimento e diferenciação do diversos tecidos que o compõem (**M**).

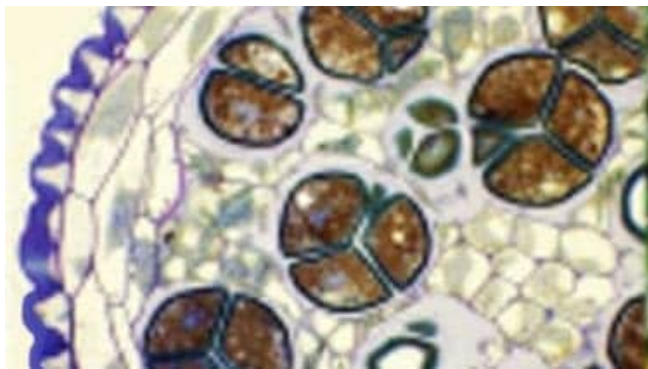
Em Anthocerotophyta, os esporófitos não possuem seta. Portanto, acima do meristema já temos a cápsula longa e cilíndrica (**Ca**).

Os esporófitos possuem no interior da cápsula, na porção central, uma columela, vista aqui em um corte longitudinal (**Co**).

Os esporófitos dependem nutricionalmente dos gametófitos femininos, ficando interligados a eles por toda sua existência, apesar da cápsula ser recoberta por células fotossintetizantes e entremeadas por estômatos.

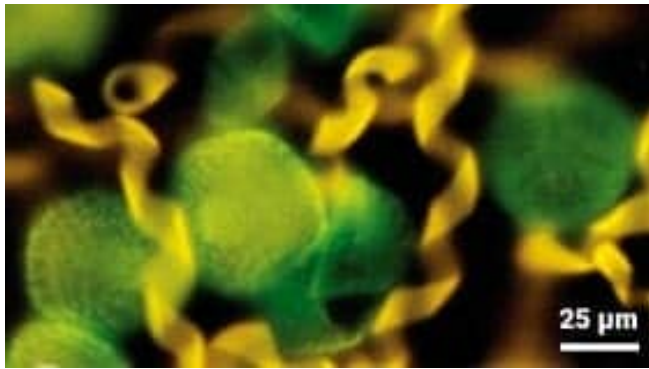


É nessa cápsula (**Co**), citada anteriormente, que existe um tecido que produz os esporos através da meiose, na imagem um corte transversal ao esporófito.



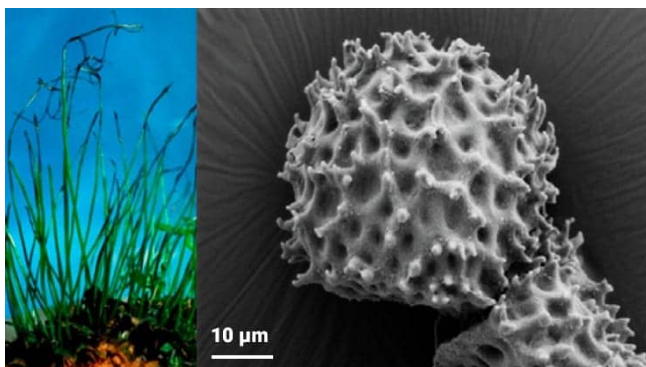
O esporófito vai abrindo aos poucos de cima para baixo por uma ou duas fendas longitudinais como se estivesse descascando uma banana.





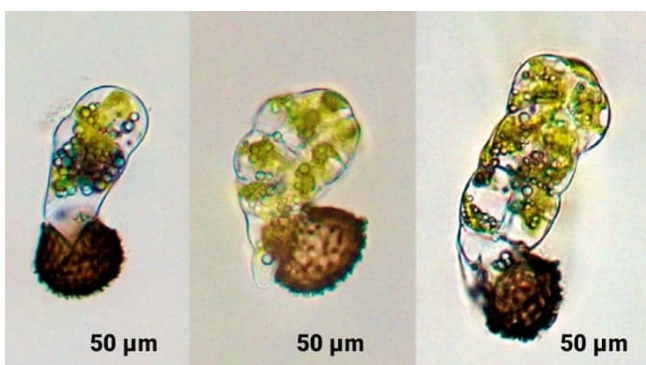
Os esporos são expostos e os pseudoelatórios que os envolvem auxiliam na dispersão. Os pseudoelatórios são estruturas multicelulares em forma de fita.

Após a abertura, a epiderme do esporófito seca e se retorce. A parte mais apical morre, mas como o meristema do esporófito fica próximo à sua base, ele continua se desenvolvendo e produzindo mais esporos, mas por um período determinado até cessar sua atividade e se desintegrar após a abertura completa da cápsula. Os esporos possuem esporopolenina, substância que confere resistência à dessecação e decomposição. Observe a seguir:



À esquerda, esporófito seca e se retorce e, à direita, a esporopolenina.

Ao germinarem, os esporos formam protonemas que, com a multiplicação de suas células, formam uma nova geração de gametófitos haploides.



A reprodução assexuada de Anthocerotophyta ocorre por meio de fragmentação do talo e raramente a partir da formação de gemas em suas bordas.



Aspectos ecológicos das briófitas

Vamos destacar o papel ecológico das briófitas nas comunidades.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Existem relatos de relação simbiótica entre espécies de Anthocerotophyta e cianobactérias, bem como registros de simbiose com fungos micorrízicos. Sobre essas relações, podemos afirmar que:

- A É uma relação de predação, pois as cianobactérias e os fungos lançam enzimas que digerem os talos de Anthocerotophyta e absorvem as substâncias resultantes.
- B É uma relação de comensalismo, pois as cianobactérias e os fungos se abrigam em cavidades dos talos de Anthocerotophyta sem ocorrer nenhum prejuízo ou vantagem.

- C É uma relação de mutualismo, pois as cianobactérias disponibilizam compostos nitrogenados e os fungos facilitam absorção de nutrientes e água pelos talos de Anthocerotophyta. Enquanto os talos disponibilizam açúcares e abrigam cianobactérias e fungos.
- D São duas relações distintas. As cianobactérias se abrigam em cavidades dos talos de Anthocerotophyta sem ocorrer nenhum prejuízo ou vantagem. Enquanto os fungos parasitam os talos de Anthocerotophyta, lançam projeções nas células e absorvem seus açúcares.
- E Uma relação de parasitismo, pois as cianobactérias e os fungos lançam projeções nas células fotossintetizantes dos talos de Anthocerotophyta absorvendo seus açúcares.

Parabéns! A alternativa C está correta.

As relações simbióticas estabelecidas entre cianobactérias e Anthocerotophyta, e fungos e Anthocerotophyta são mutualísticas. As cianobactérias têm a capacidade de fixar nitrogênio atmosférico em compostos químicos que são assimiláveis por outros organismos. Já os fungos micorrízicos aumentam a área de contato entre o os talos de Anthocerotophyta e o solo, assim facilitam e aumentam a capacidade de absorção de nutrientes e água. Os talos fornecem açúcares e abrigam cianobactérias e fungos propiciando um ambiente mais equilibrado e protegido.

Questão 2

As plantas avasculares foram as primeiras a efetivamente colonizar o ambiente terrestre, e o filo Anthocerotophyta é um dos que compõe esse grupo. Marque a opção que contém características que são encontradas em seus talos.

- I. Possui cloroplastos com pirenoides.
- II. Os filoides aparecem em duas a três fileiras e podem ser bilobados.
- III. Seus gametângios estão sempre no ápice dos gametófitos.
- IV. Possui uma columela central e se abre em duas fendas longitudinais para a liberação dos esporos.
- V. A região que liga o pé à columela possui um meristema basal que faz o esporófito continuar a crescer mesmo após o início da liberação dos esporos.

A I, II, III

B I, IV, V

C II, III, V

D II, IV, V

E I, III, V

Parabéns! A alternativa B está correta.

As espécies de Anthocerotophyta são as únicas plantas avasculares que possuem cloroplastos com pirenídes e que apresentam um meristema basal no esporófito. O esporófito é alongado e possui uma columela central que dentre outras funções também auxilia na sustentação. O modo com que o esporófito se abre forma duas fendas longitudinais. As outras características mencionadas não são encontradas em Anthocerotophyta, já que eles não possuem filóides, apenas um talo em forma de roseta.

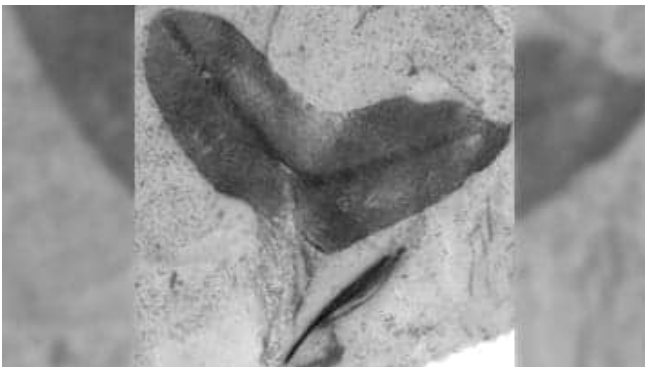


3 - Marchantiophyta

Ao final deste módulo, você será capaz de distinguir a morfologia dos organismos do filo Marchantiophyta.

Surgimento da espécie

Estima-se que as primeiras espécies de Marchantiophyta datam de 470 milhões de anos, portanto, após a migração para o ambiente terrestre.



Metzgeriothallus sharonae, registro fóssil mais antigo de Marchantiophyta.

A espécie *Metzgeriothallus sharonae*, uma hepática talosa, foi encontrada em sítio arqueológico próximo a Nova York e é, até o momento, o fóssil mais antigo de Marchantiophyta encontrado em estratos do meio do Devoniano.

Esse filo é chamado informalmente de hepáticas porque nos sistemas de classificação estruturados por Adolf Engler no final do século XIX esses organismos estavam agrupados na classe Hepaticae. Esse nome remete à forma, lembrando um fígado. Esta classe continha as hepáticas que são talosas.

Morfologia vegetativa

Atualmente, Marchantiophyta possui 6.000 espécies e é dividida em três classes:

Haplomitriopsida

Marchantiopsida

Jungermannniopsida

A primeira possui apenas 15 espécies descritas, nenhuma registrada para o Brasil. Entretanto, as outras duas classes são comumente encontradas no país.

Marchantiopsida contém as hepáticas talosas complexas e Jungermannniopsida abrange as hepáticas talosas simples e hepáticas folhosas (mais que 75% das espécies do Filo). A planta que vemos é sempre a fase gametofítica, já o esporófito (fase esporofítica) é uma pequena projeção que surge do gametófito. O crescimento do gametófito é orientado por uma célula apical, e a partir dela é formado o talo.

As hepáticas talosas complexas e as simples possuem coloração verde intensa, simetria dorsiventral e são talos achatados. Geralmente, crescem paralelamente ao solo; às vezes, a parte apical é mais elevada. A parte dorsal é voltada para a luz. Portanto, suas células mais superficiais possuem os cloroplastos.

Veja esses exemplos:



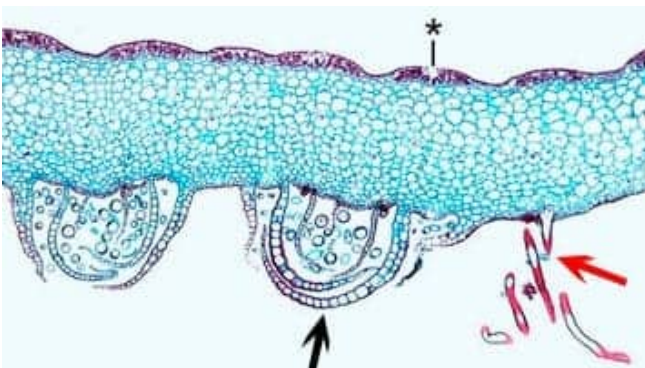
Hepática talosa complexa



Hepática talosa complexa



Hepática talosa simples

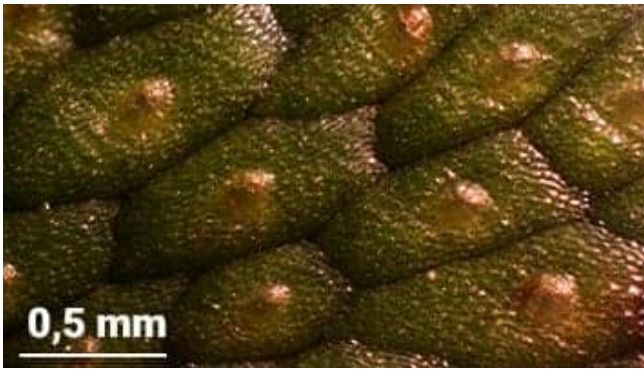


Corte transversal – talosas complexas.

A parte ventral está em contato com o substrato e é de onde são projetados rizoides (seta vermelha) e escamas (seta preta). Os rizoides auxiliam na fixação dos talos e as escamas na retenção da umidade, criando bolsões que retêm água.

Quando vistas em corte transversal, as hepáticas talosas complexas possuem diversas camadas de células.

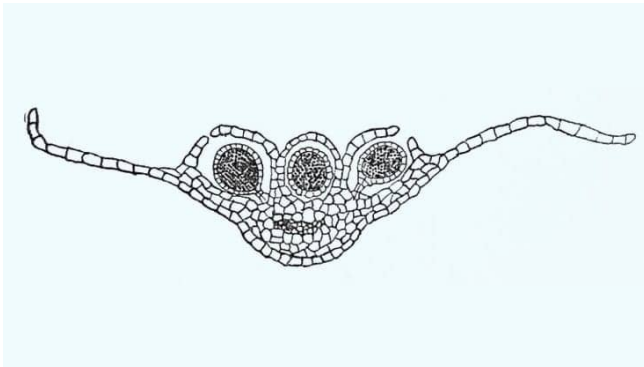
Nas hepáticas talosas complexas são evidenciados poros (asterisco na imagem Corte transversal – talosas complexas) que ligam o ambiente externo às câmaras aeríferas (delimitação em forma de losangos na imagem ao lado) por onde são feitas as trocas gasosas e a transpiração.



Poros e câmaras aeríferas – talosas complexas.

As hepáticas talosas simples, como *Pallavicinia* spp., possuem mais camadas de células na porção central, margeando um primórdio de nervura e apenas uma camada de células nas extremidades do talo.

Observe a imagem a seguir:



Agora vamos conhecer as hepáticas folhosas.

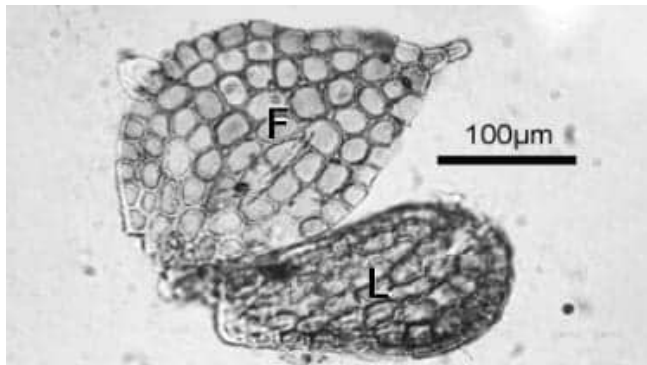
Hepáticas folhosas

As hepáticas folhosas possuem coloração preta, verde escura, verde clara, e simetria bilateral. Costumam ter uma parte do talo paralela ao solo e a parte apical mais elevada. Existe um cauloide de onde partem duas fileiras laterais de filóides distribuídas de modo alternado no cauloide. Veja no exemplo de *Frullania* sp.



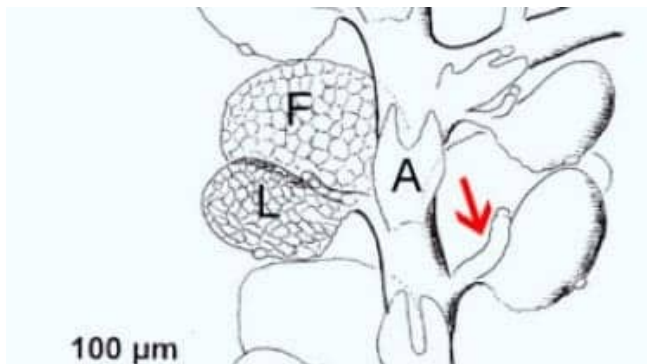
Hepáticas folhosas

Esses filóides (F) têm uma camada de células e podem apresentar projeções chamadas lóbulos (L). Veja neste exemplo de *Frullania* sp.



Hepáticas folhosas

Pode ocorrer uma terceira fileira de filóides pequenos no caulóide voltada para baixo (ventrais) e abrigada pelas anteriores. Este tipo de filóide (F) é chamado de anfigastro (A) e possivelmente tem a função de reter água. Veja neste exemplo de *Frullania* sp., onde os filódios (F) são bilobados, tendo os lóbulos divididos (L e seta)



Existe uma grande variação na morfologia dos filóides. Eles podem ser :



Ovais alongados

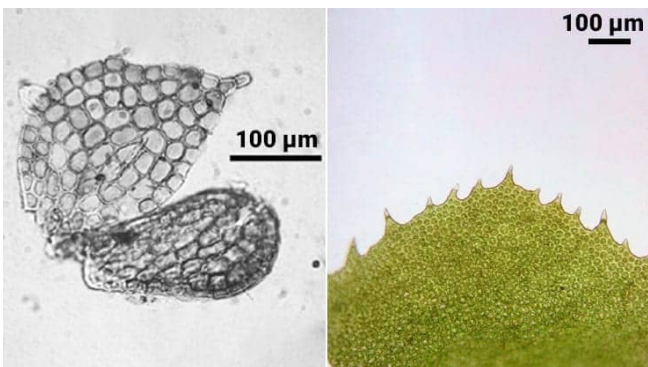


Ovais (a seta indica o lóbulo)



Arredondados

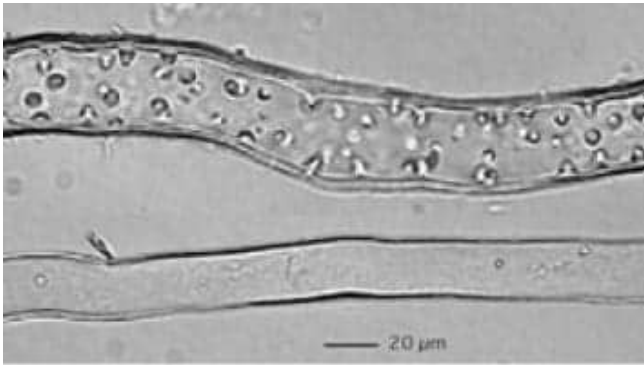
As margens se distinguem entre inteira (imagem à esquerda), denteada (imagem à direita) e irregular.



Distintas morfologias de filoide.

Existem gêneros nos quais os filoides possuem projeções que são os lóbulos, outros são bilobados, portanto, lóbulos divididos. O anfigastro, quando presente, também possui diversidade morfológica, de

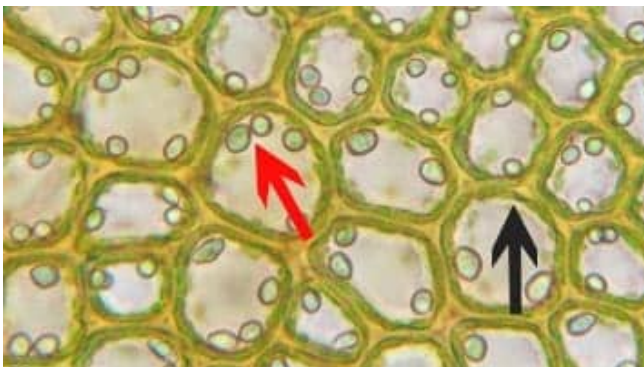
tamanho reduzido ou não, aparecendo inteiriço, bipartido ou até tripartido, dependendo da espécie.



Hepáticas - Rizoide unicelular.

Em todas as classes de Marchantiophyta, encontramos rizoides unicelulares, isto é, não há septos ao longo dele dividindo-o em células.

Estes grupos também apresentam oleocorpos, que são estruturas acumuladoras de compostos constituídos por anéis aromáticos como, por exemplo, os terpenos, lipídeos. Eles ficam no citoplasma de células tanto de gametófitos quanto de esporófitos e estão presentes na maioria das espécies deste grupo.



Hepáticas – Oleocorpos – seta vermelha, Cloroplasto – seta preta.

Reprodução e estruturas correlatas

Reprodução sexuada

Em Marchantiophyta, podem existir talos:

- Dioicos - arquegônios e anterídios em indivíduos distintos;
- Monoicos - arquegônios e anterídios no mesmo indivíduo.

Evidenciamos diferentes estruturas que são formadas no gametófito para abrigar os anterídios e arquegônios.

Em Marchantiopsida (talosas complexas), esses gametângios são encontrados em estruturas elevadas. Veja na sequência:



Os arquegonióforos lembram um guarda-chuva sem o tecido, somente com as varetas.

Eles portam diversos arquegônios envolvido por camada de células estéreis (colchete), e cada um destes contém uma oosfera (seta) como pode ser visto em corte transversal dessa estrutura.

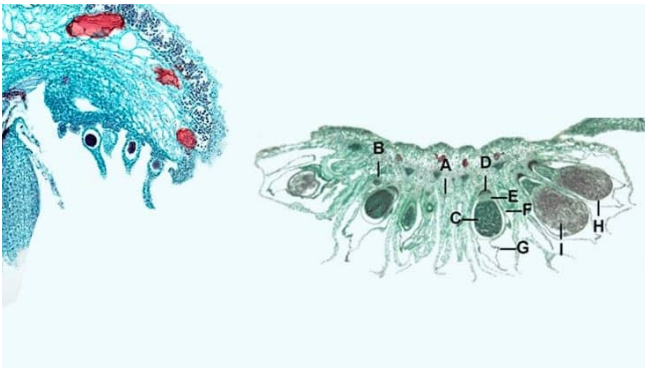


Com a fusão entre anterozoide e oosfera (A), emerge um esporófito diploide (B, C, F diferentes estágios) que se encontra fixado ao arquegonióforo e se desenvolve para baixo, pois seu pé está fixado na face debaixo da “haste do guarda-chuva”.

Haste do guarda-chuva

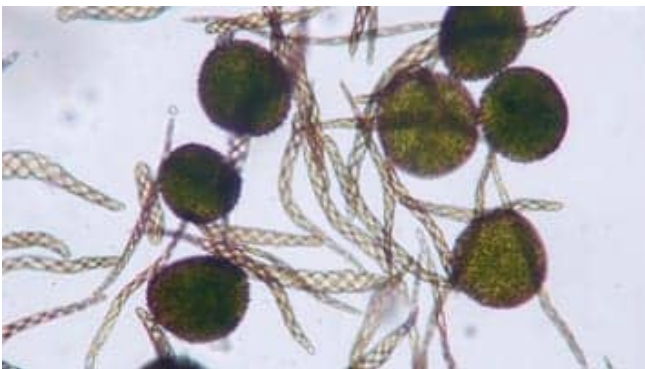
Esporófito fixado debaixo da “haste do guarda-chuva”.





Fusão entre anterozoide à esquerda e oosfera à direita (A)

O esporófito é formado por um pé (D), seta curta (E), cápsula (C). Com a maturidade (F), os esporófitos produzem esporos através da meiose espórica e eles são liberados com o auxílio de elatérios. Veja imagem anterior.



Elatérios e esporos.

Os elatérios são estruturas unicelulares lembrando fitas que, quando úmidas, estão envolvendo os esporos e ao secarem se retorcem e dispersam os esporos para fora da cápsula. Ao germinarem, os esporos originam protonemas e com as sucessivas divisões celulares se desenvolvem novos gametófitos.

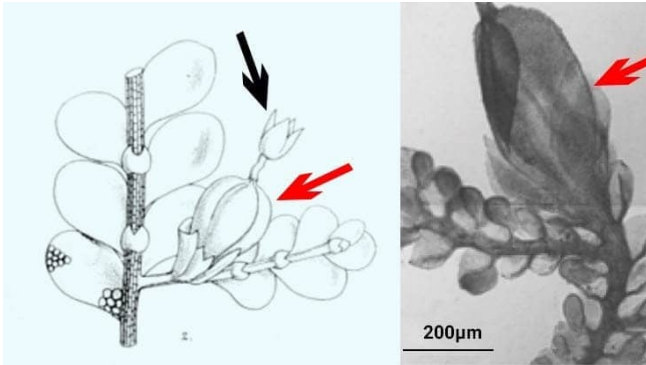
Em Jungermanniopsida, as talosas simples possuem de 6 a 8 arquegônios, veja os detalhes na imagem a seguir. Os arquegônios podem estar reunidos em uma estrutura chamada **ginoécio** ou em periantos (seta branca), e os **anterídios** em androécios, ambas estão localizadas ao longo da nervura central do talo.

Os esporófitos possuem pé imerso dentro do perianto, seta alongada (seta preta) e cápsula geralmente globosa (seta vermelha), sem estômatos, abre-se por quatro fendas longitudinais. Os esporos são dispersos pelos elatérios após a abertura da cápsula.



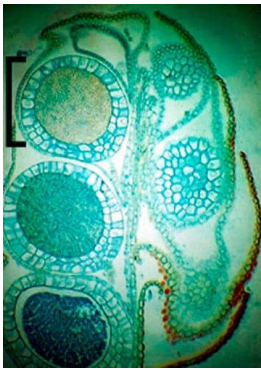
Pellia sp. com cápsula (seta vermelha), seta alongada (seta preta) e perianto (seta branca) evidenciados.

Nas hepáticas folhosas, os arquegônios estão protegidos pelo **perianto** (setas vermelhas) e seta alongada (seta preta). Veja a seguir:

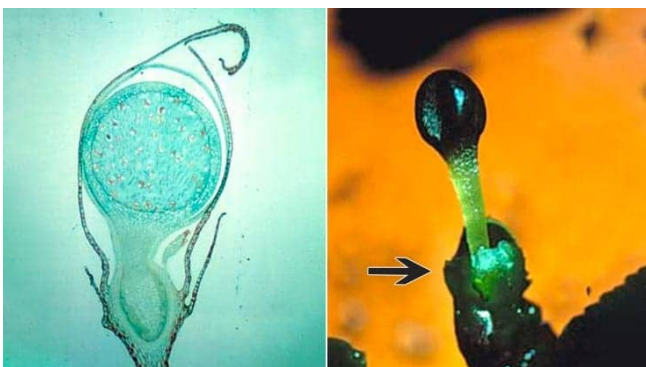


Lejeunia sp. à esquerda e *Frullania* sp. à direita.

Geralmente, os arquegônios são apicais no talo e os anterídios (destacados com colchete na imagem ao lado) estão em androécios, se distribuem no caulóide, podendo intercalar com os anfigastos.

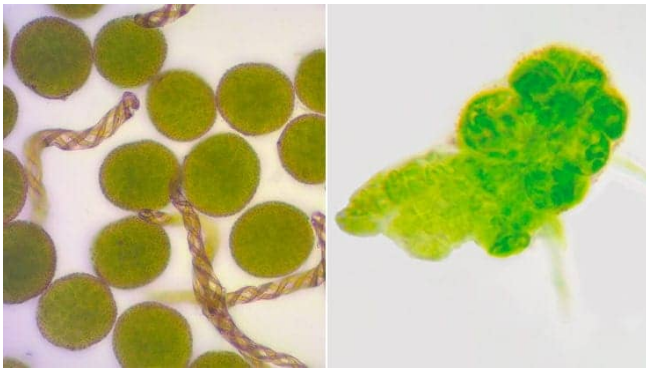


Após a fecundação da oosfera, tem início o desenvolvimento de um esporófito (imagem abaixo, à esquerda) que possui pé (P), seta longa (S) e cápsula (C) arredondada, além de estar imerso dentro do perianto (imagem abaixo, à direita).



Estruturas envolvidas na reprodução sexuada de hepáticas folhosas.

Ao se tornar maduro, o esporângio tem sua cápsula aberta, geralmente em quatro fendas longitudinais, liberando seus esporos com o auxílio de elatérios (imagem abaixo, à esquerda). A germinação dos esporos resulta inicialmente na formação de um protonema taloso (imagem abaixo, à direita) que, com as contínuas mitoses, formará um gametófito maduro.



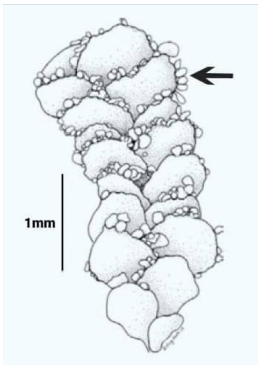
Estruturas envolvidas na reprodução sexuada de hepáticas folhosas.

Reprodução assexuada

Nas hepáticas talosas complexas (Marchantiopsida) são encontradas com frequência conceptáculos (imagem abaixo, à esquerda) dentro dos quais são produzidas gemas (abaixo, à direita).



Reprodução assexuada – conceptáculos e gemas.



Gemas indicadas pela seta.

Nas hepáticas talosas simples e folhosas (Jungermannopsida) ocorre a formação de gemas próximo aos ápices dos talos, nas axilas das ramificações, nas inserções ou na borda dos filoides. Fragmentos dos filoides também podem regenerar um gametófito por completo.

A produção de gemas é promovida por mitoses. Portanto, os organismos que se regeneram a partir delas são geneticamente idênticos à planta que os gerou.



Alimentação e uso medicinal de Marchantiophyta no mundo

O vídeo a seguir apresenta algumas possibilidades de uso medicinal e alimentício de espécies de Marchantiophyta.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

Marchantiophyta é dividida em duas classes: Marchantiopsida e Jungermanniopsida. Em cada uma delas existem características nos gametófitos que nos permitem classificá-los. Indique qual das alternativas se refere à descrição abaixo.

Gametófito, cujo talo é achatado, com simetria dorsiventral, geralmente formando bifurcações e apresenta, na superfície ventral, rizoides unicelulares e escamas. Em corte transversal, observam-se diversas camadas de células, algumas sem pigmentos, mas a mais superficial, voltada para a face dorsal, apresenta cloroplastos. Entremeadas a esta camada de células fotossintéticas estão poros que se abrem para pequenas câmaras nas quais ocorrem as trocas gasosas. Os gametângios estão em estruturas elevadas chamadas arquegonióforo e anteridióforo. Superficialmente ao talo são encontrados conceptáculos contendo gemas que realizam a reprodução assexuada.

A Marchantiopsida – é uma talosa complexa.

- B Marchantiopsida – é uma talosa simples.
- C Jungermanniopsida – é uma folhosa com simetria bilateral.
- D Jungermanniopsida – é uma talosa complexa.
- E Jungermanniopsida – é folhosa com simetria bilateral.

Parabéns! A alternativa A está correta.

A descrição menciona características típicas de uma talosa complexa e elas pertencem à classe Marchantiopsida. Podemos destacar como características marcantes as diversas camadas de células, os poros na camada superficial e os gametângios elevados por arquegonióforos e anteridióforos.

As talosas simples estão inseridas na classe Jungermanniopsida e possuem apenas uma camada de células exceto na região da nervura e tão pouco possuem gametângios elevados. Em Jungermanniopsida folhosa, além possuírem filóides em vez de um talo inteiro, também têm simetria bilateral e não dorsiventral como consta na descrição.

Questão 2

A reprodução sexuada em Marchantiophyta, assim como em outras plantas avasculares, apresenta um ciclo de vida diplobionte, no qual se alternam gametófitos haploides e esporófitos diploides. Entretanto, existem estruturas vinculadas à reprodução que são típicas deste filo. Marque a opção que as indica.

- A Cápsula se abre por torção e junto com o vento potencializa a dispersão de esporos.
- B Cápsula se abre por quatro fendas longitudinais e presença de elatérios para a dispersão de esporos.

- C Cápsula se abre por duas fendas longitudinais e esporos dispersos pela água.
- D Cápsula se abre por quatro fendas longitudinais e os esporos são dispersos apenas com a ajuda do vento.
- E Cápsula se abre por duas fendas longitudinais e presença de elatérios para a dispersão de esporos.

Parabéns! A alternativa B está correta.

O padrão básico de abertura da cápsula em Marchantiopsida é através de quatro fendas longitudinais. Dentro da cápsula e enrolados nos esporos estão os elatérios. Estrutura unicelular em forma de fita que ao se desenrolar dispersa os esporos. O vento auxilia na dispersão, mas não é o único elemento nesse processo. Já a água possui relevância na dispersão dos gametas masculinos, que são flagelados. Os padrões de abertura por torção e por duas fendas longitudinais não ocorrem neste filo.



4 - Bryophyta (musgos)

Ao final deste módulo, você será capaz de comparar os táxons das diferentes classes de Bryophyta.

Surgimento de Bryophyta

Pressupõe-se que os primeiros indivíduos do filo Bryophyta tenham surgido no Ordoviciano com base em estudos de biologia molecular associados à morfologia de diversos grupos taxonômicos fósseis.



Fóssil de *Muscites plumatus* (Bryophyta) datado do Carbonífero inferior.

O fóssil mais antigo confirmado como Bryophyta data do Carbonífero inferior, porém existem outros mais antigos do Devoniano que faltam ser validados.

Até o momento, o registro fóssil deste filo é menos completo que o encontrado para o filo Marchantiophyta.

Morfologia geral

Bryophyta é o grupo mais diverso dentre as plantas avasculares. Possui, aproximadamente, 12.000 espécies descritas, distribuídas em oito classes, sendo as mais conhecidas:



Andreaeopsida



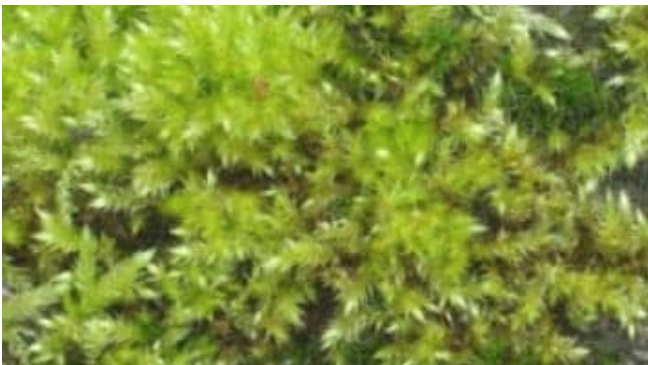
Takakiopsida



Sphagnopsida



Polytrichopsida



Bryopsida

Das oito classes, apenas Takakiopsida não ocorre no Brasil.

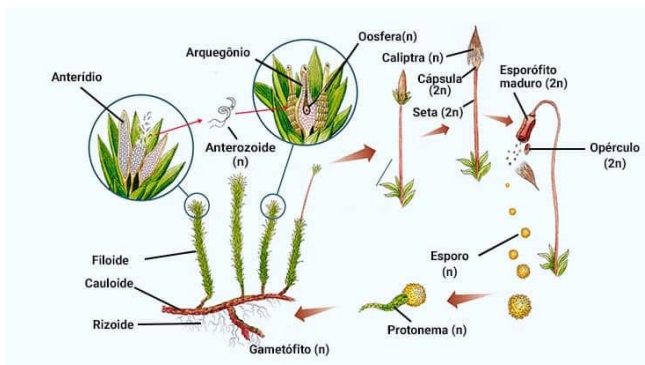
A morfologia geral dos gametófitos de Bryophyta apresenta rizoide para a fixação no substrato, caulóide de onde partem os filóides, sendo ambos fotossintetizantes. Os filóides estão dispostos radialmente no

cauloide. Os gametângios masculinos e femininos podem ser formados na mesma planta ou em plantas diferentes. Já o esporófito se desenvolve a partir do ápice do gametófito, emergindo após a fecundação da oosfera dentro do arquegônio e permanecendo ligado ao gametófito por toda a sua existência. Ele continua sendo dependente nutricionalmente do gametófito, apesar de ter capacidade fotossintetizante e possuir estômatos, sendo isso uma exceção para Andreaeopsida e Takakiopsida, que são grupos mais basais.

Saiba mais

O esporófito diploide é composto por um pé que fica imerso no arquegônio, seta que eleva a cápsula ainda imatura. Posteriormente, ela produzirá seus esporos através da meiose. Dentro da cápsula existe uma estrutura central que é a columela. É um tecido estéril que ajuda a sustentar a cápsula, sem que ela colapse. Esse compartimento de esporos possui outras estruturas. Em ordem, do mais interno para o externo, temos dentes do peristômio (fileiras múltiplas de 16 dentes) que auxiliam na expulsão dos esporos. Esta região é fechada por um opérculo que é protegido por uma caliptra que é haploide, diferentemente de todas as outras estruturas do esporófito que são diploides, pois ela é um resquício do arquegônio. Essas estruturas pertencentes à cápsula podem estar presentes ou ausentes nas classes que veremos a seguir e elas auxiliam identificação taxonômica.

Após serem liberados, os esporos germinam em filamentos unisseriados, que são os protonemas. A multiplicação de suas células dará origem a um novo gametófito. Na imagem abaixo mostramos o ciclo de vida em Bryophyta. Assim como em Anthocerotophyta e Marchantiophyta, o ciclo é do tipo diplobionte e nele ocorre a alternância entre gametófitos haploides e esporófitos diploides. A reprodução assexuada pode ocorrer por fragmentação, formação de gemas, inclusive nos protonemas e formação de propágulos a partir dos filóides.



Ciclo de vida de Bryophyta.

Andreaeopsida

Existem aproximadamente 100 espécies descritas para essa classe. Geralmente, seus indivíduos são encontrados em regiões montanhosas e frias, desenvolvendo-se sobre pedras. Possuem como características marcantes em seus gametófitos: os rizoides multicelulares, filóides com costa, que é uma

nervura, mas com células sem espessamento de lignina. A lâmina desses filoides apresenta apenas uma camada de células, têm coloração escura vinda de pigmentos que os protegem do excesso de incidência luminosa.

Curiosidade

Diferentemente da maioria dos musgos, possuem grande tolerância a períodos de seca.

O formato da cápsula do esporófito após abertura é único. Ocorre por meio de quatro fendas longitudinais que não se completam e, portanto, as valvas que são formadas com a abertura permanecem conectadas no ápice, lembrando uma lanterna chinesa. Uma pequena columela central impede que a cápsula colapse após a sua abertura. Não existem dentes do peristômio nem opérculo.

Observe a imagem abaixo:



Formato da cápsula do esporófito.

Takakiopsida

Suas duas únicas espécies estão descritas para Ásia e América do Norte. Possuem morfologia bem distinta das classes com maior diversidade. Os gametófitos têm coloração verde clara e se desenvolvem em superfícies como rochas, solo rico em matéria orgânica, e se distribuem desde o nível do mar até regiões de grandes altitudes como o Himalaia. O caulóide possui em média um centímetro de comprimento e os filoides estão distribuídos nele de forma irregular. Os filoides são estreitos e alongados podendo ser divididos em duas ou mais partes com 1mm de comprimento cada.

Suas células possuem apenas quatro cromossomos, sendo um dos menores encontrados em plantas terrestres. Quando madura, a cápsula do esporófito tem uma abertura por uma única fenda em espiral e é desprovida de dentes do peristômio e de opérculo.

Sphagnopsida

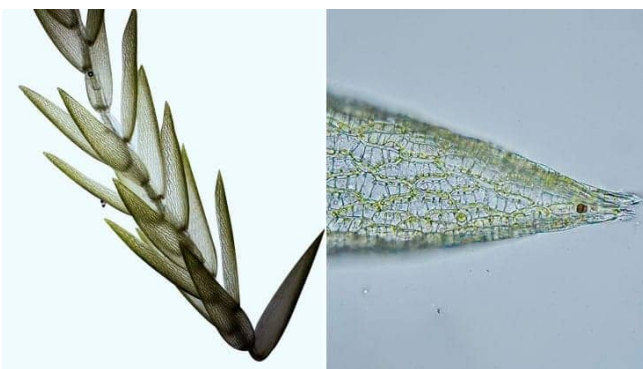
Existem 440 espécies descritas que são encontradas em regiões tropicais, temperadas e até em proximidades do Ártico. Vivem em substratos ácidos com alta atividade microbiana e, por isso, essas plantas possuem alto teor de taninos para evitar sua decomposição. O gênero mais representativo é *Sphagnum*, cujos gametófitos podem apresentar variações de cores, desde tons de verde, marrom até vermelho.

Veja os exemplos de diferentes colorações de *Sphagnum* a seguir:



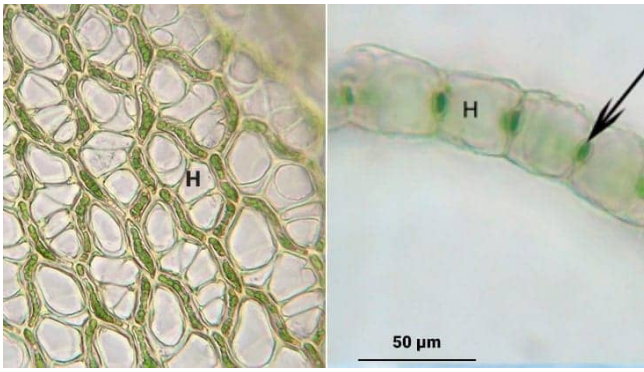
Essa variação ocorre em função da intensidade luminosa. Quanto mais intensa, mais vermelhos ficam por causa do aumento do teor de carotenoides que atuam como protetores de eventuais danos pelo excesso de luz. Esse gênero é encontrado em todas as regiões do país. Portanto, tolera temperaturas tropicais e subtropicais.

Analisando seus gametófitos, vemos abaixo que possuem filoides afilados e sem costa.



Gametófito de *Sphagnum* com células em detalhe.

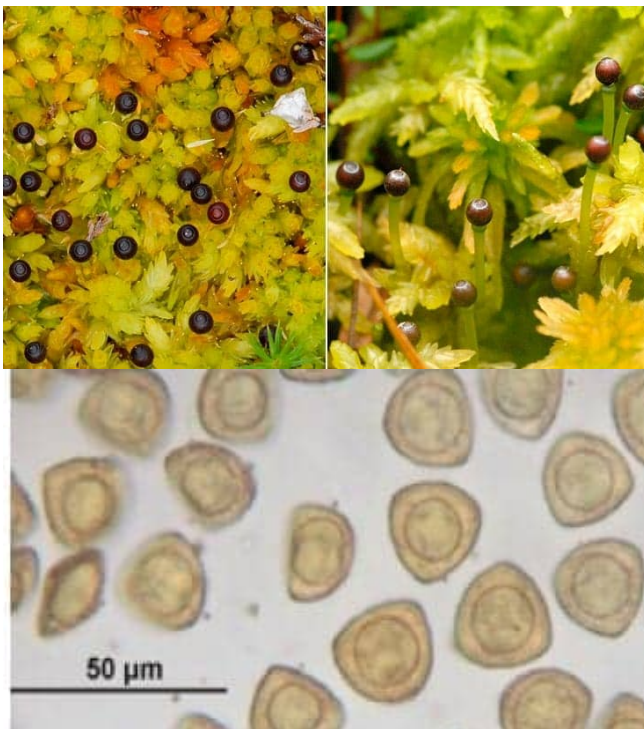
Nos filoides, existem células hialinas, que mostramos nas imagens a seguir. As células hialinas (H) não possuem citoplasma e, portanto, estão mortas. Elas têm a função de absorverem água e isso ocorre através dos poros que elas contêm. Essas células se alternam com os clorocistos que são fotossintetizantes (seta). Em corte transversal, é possível ter ideia do grande volume que essas células hialinas ocupam nos filoides (imagem abaixo, à direita).



Células especiais do gametófito de *Sphagnum*.

O esporófito de *Sphagnum* é diferente do padrão que costumamos a ver na maioria das espécies de Bryophyta. A ligação entre o gametófito e o esporófito não é feita por uma seta diploide, e sim por um **pseudopódio** que é constituído por tecido haploide oriundo do gametófito. Entre o pseudopódio e a cápsula está o pé, que parece um pequeno colar.

A cápsula é redonda, enegrecida e não possui dentes do peristômio para auxiliar na dispersão, nem caliptra, apenas existe um **opérculo** fazendo o fechamento. Veja os exemplos abaixo:



Esporos do tipo trilete.

A abertura para a dispersão dos esporos que são do tipo **trilete** ocorre com um aumento de pressão interna na cápsula, impulsionando a abertura do opérculo por **explosão**.

Esta é uma planta com importância econômica e usos tradicionais. Elas são retiradas das turfeiras que chegam a ocupar algo próximo de 1% da superfície do planeta. São utilizadas principalmente em locais frios para combater os efeitos da baixa temperatura, sendo queimadas e gerando calor, ou utilizada como isolante térmico.



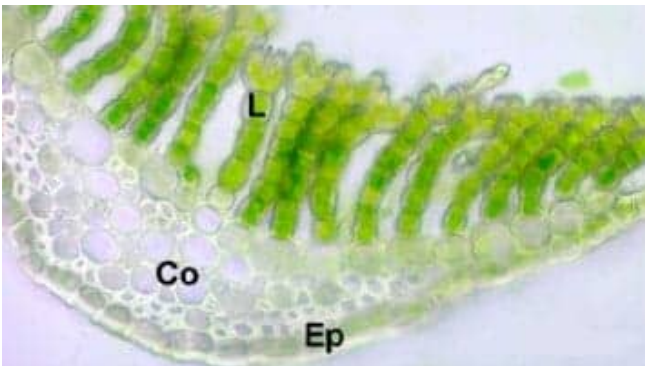
Turfeiras.

Polytrichopsida

Esta classe contém 200 espécies que estão distribuídas em todas as regiões do mundo, isto é, polares, temperadas e tropicais. *Polytrichum commune* é uma espécie cosmopolita. No geral, seus indivíduos medem de 2cm a 10cm de comprimento, porém espécies do gênero *Dawsonia* podem alcançar 60cm e são encontradas apenas na Nova Zelândia e Austrália. Veja os exemplos abaixo:



Neles evidenciamos em corte transversal: o córtex (Co), a epiderme (Ep) e uma série de células fotossintéticas distribuídas em **lamelas** (L) paralelas. Algumas espécies podem possuir costa.



Corte transversal do filoide

As lamelas também podem auxiliar na retenção da umidade por reduzir a troca gasosa via superfície. O caulóide possui sistema vascular rudimentar, pois ainda não existem células com espessamentos de lignina.



Corte transversal do caulóide

Esse sistema vascular é composto por **hidroides** (H) e **leptoides** (L), que conduzem água e seiva elaborada, respectivamente.

O tipo celular **hidroide** possui apenas suas paredes carecendo do citoplasma e, portanto, são células mortas, já o tipo **leptoide** é constituído por células com citoplasma, mas com núcleos degenerados. Em ambas, suas paredes superiores e inferiores possuem inclinações e poros. Lembram os elementos traqueais e os elementos crivados das plantas vasculares.

Quando os gametófitos ficam férteis, é possível distinguir qual está produzindo gametas masculinos e qual produz os femininos. Nesse caso, temos plantas dioicas.



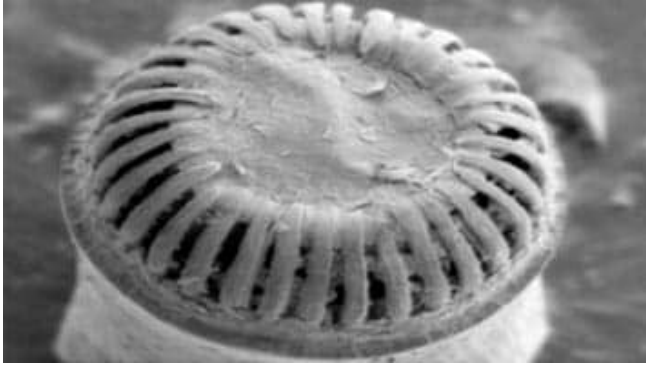
Gametófito feminino



Gametófito masculino

Seus esporófitos são compostos por **pé**, **seta** e **cápsula**. Esta última é constituída por **dentes do peristômio do tipo nematodonto**, no qual o peristoma é formado por células mortas e inteiras com suas paredes

espassadas de modo uniforme. Essa característica auxilia na distinção entre Polytrichopsida e Bryopsida. Os dentes são encontrados em fileiras múltiplas de 16, sendo 64 dentes o limite máximo.



Dentes do peristômio do tipo nematodonto em Polytrichopsida.



A região do peristômio é fechada por um **opérculo** que é recoberto pela **caliptra**. A cápsula ainda possui **estômatos** na sua camada externa e internamente a **columela** forma uma coluna central.

Bryopsida

É a classe mais diversa, contendo 11.500 espécies, o que representa 95% das espécies de Bryophyta. São encontradas em quase todas as regiões do mundo, inclusive em desertos, como é o caso das espécies:

Trichostomum perligulatum

Encontrada no Deserto de Chihuahuan, Novo México – EUA.

Orthotrichum shevockii

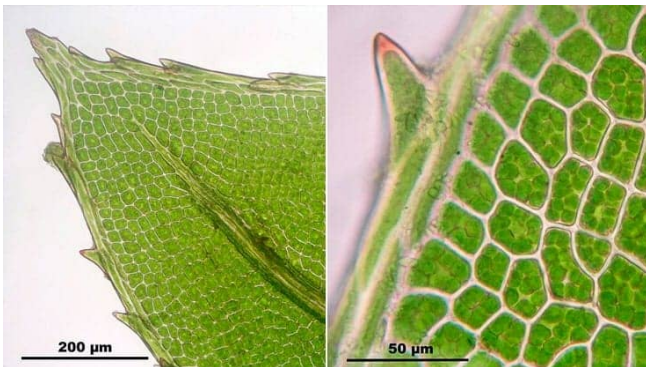
Encontrada no Deserto de Mojave, Califórnia – EUA.



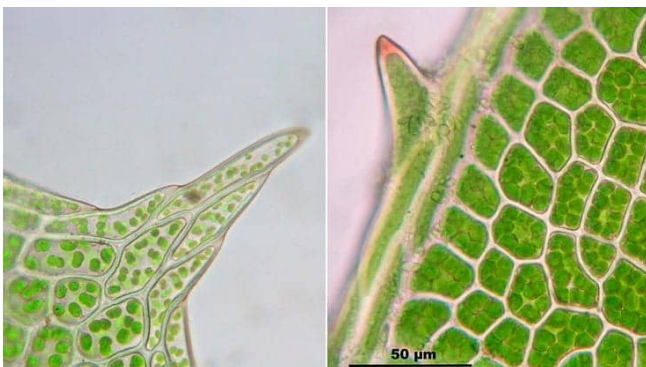
Mnium.

No Brasil, encontramos facilmente exemplares do gênero *Mnium*. Como o próprio nome já sugere, ele possui diminutos gametófitos cujos cauloides possuem até dois centímetros de comprimento.

Os filoides têm bordas dentilhadas e na porção central encontra-se a costa que pode se alongar até a ponta ou ser interrompida antes. Veja nos exemplos a seguir:



É possível observar diferenças na forma das células, as da lâmina são diferentes das que ficam nas bordas e das que compõem o ápice do filoide. Os exemplos seguem abaixo:



Observe o filoide em corte transversal:

Destacando a região da costa com os hidroides e leptoides (seta). Essas células de condução também são encontradas internamente no caulóide.



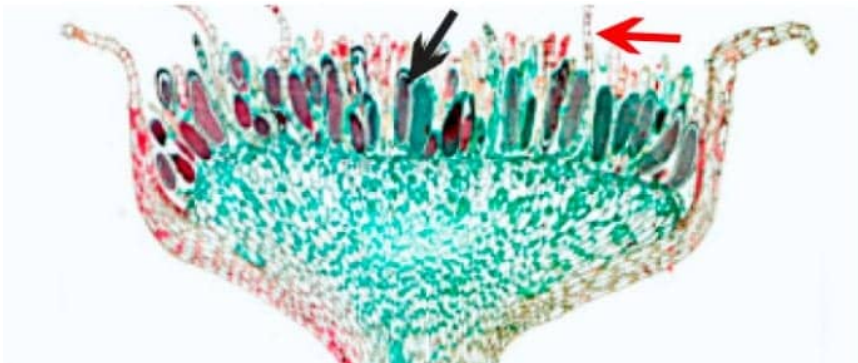
Mnium.

Os gametângios de ambos os sexos estão concentrados no ápice dos gametófitos. Chamamos esse agrupamento de:

Cabeça anteridial



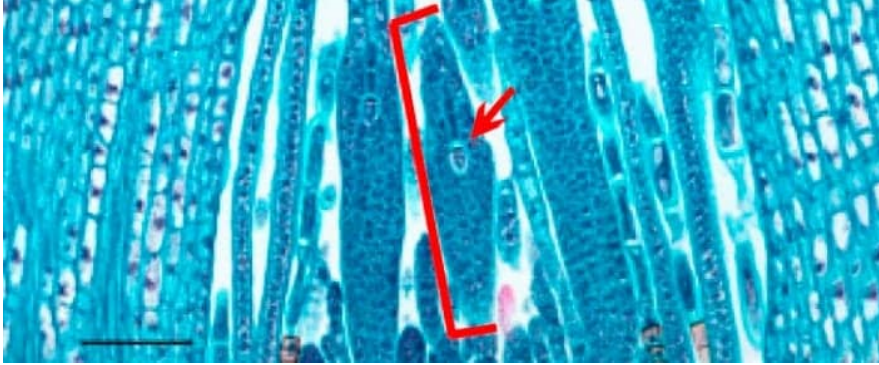
Composta por anterídios (seta preta) e por **paráfises** (seta vermelha), que auxilia a manter gotas de água junto dos anterídios.



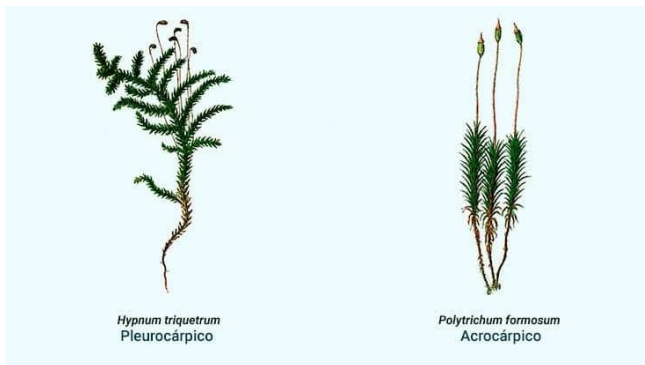
Cabeça arquegonial



Também existe a cabeça arquegonial, constituída por paráfises e arqueônios (colchete) que portam oosferas (seta).



Nas espécies de *Mnium*, a cabeça arquegonial está no ápice dos gametófitos e quando ocorre a fecundação o esporófito se desenvolve neste ápice, sendo, portanto, um musgo **acrocárpico**. Outro exemplo desse posicionamento do esporófito acontece em espécies de *Polytrichum* (Polypodiopsida). Entretanto, em outros gêneros como *Hypnum*, que apresenta ramificações, a cabeça arquegonial pode estar posicionada ao longo do caulóide ou no ápice de ramos curtos, sendo assim um musgo **pleurocárpico**.



Variações do posicionamento do esporófito em relação ao gametófito.



Neste exemplo e em algumas espécies, a cápsula se mostra ereta.



Em outras, como no gênero *Mnium*, pode estar recurvada.

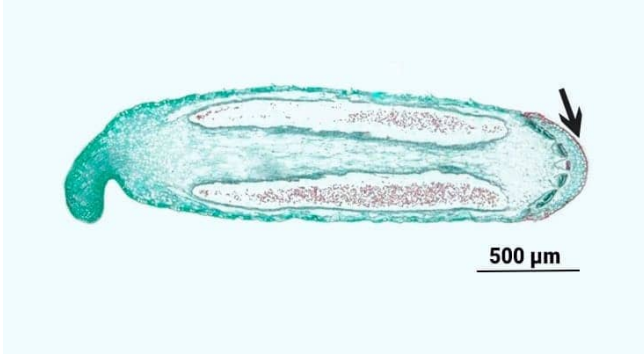
As cápsulas, opérculos e caliptras também apresentam grande variação morfológica. Existem cápsulas com formato arredondado como em *Bartramia pomiformis* composta por um pequeno opérculo protegido por caliptra.



Existem cápsulas estreitas e afiladas com opérculo e caliptra acompanhando este formato.

No gênero *Mnium*, também é possível notar variações na forma da cápsula, mas principalmente no opérculo (Op), em *Mnium marginatum*, ele é alongado e protuberante, enquanto em *Mnium hornum* é curto e arredondado (seta preta).

Observe as imagens:



O esporófito de Bryopsida detém como principal característica na delimitação do grupo a presença de **dentes do peristômio do tipo artrodonto**. Isso significa que as paredes laterais dos dentes estão erodidas e têm espessamentos irregulares, conferindo um formato triangular a eles.



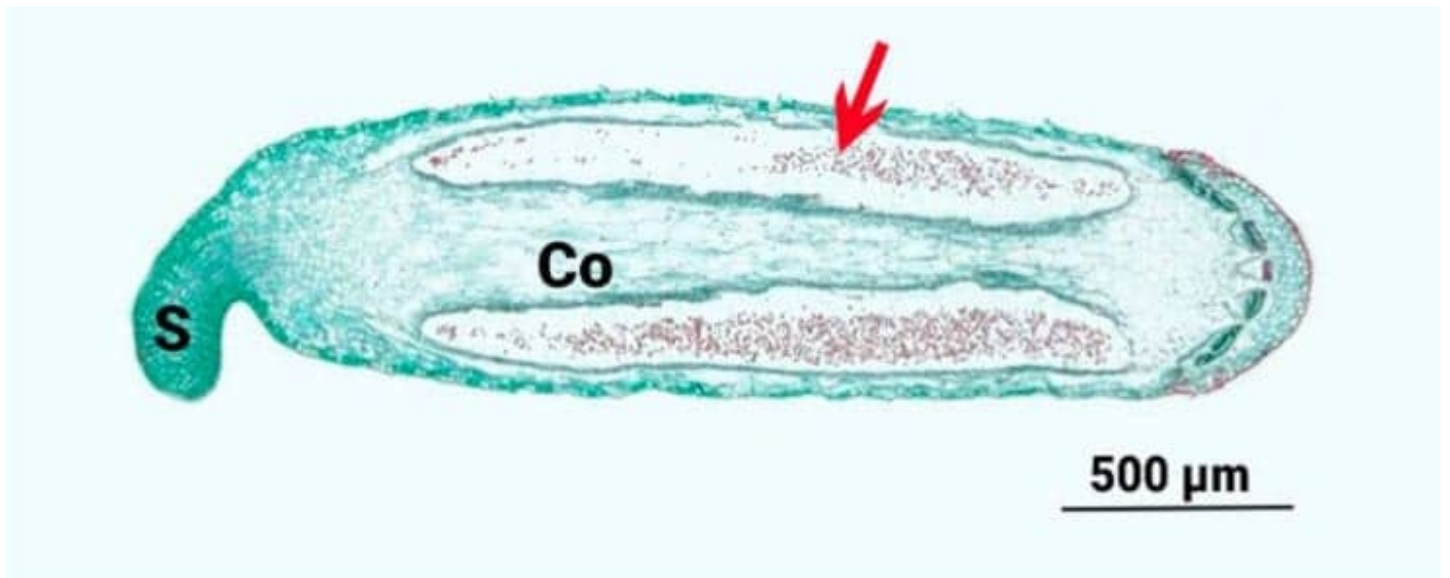
Dentes do peristômio em *Mnium*.

Esses dentes podem estar dispostos em uma camada contendo 16 deles ou com duas camadas totalizando 32.

Os dentes do peristômio ficam expostos após a queda do opérculo e liberação dos esporos que podem ser clorofilados. Internamente, na cápsula, existe uma columela (Co) que sustenta a estrutura e está alinhada com a seta (S). Veja nas imagens a seguir:

Corte longitudinal

Corte longitudinal da cápsula com esporos clorofilados (seta vermelha).



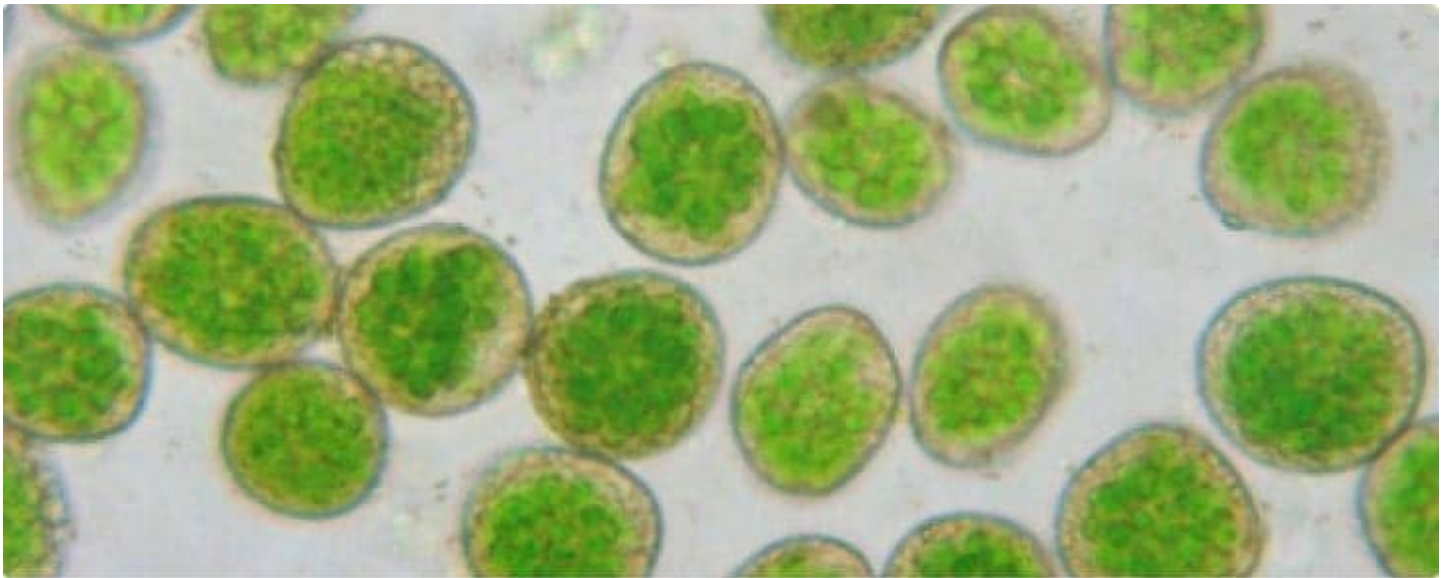
Corte transversal

Corte transversal da cápsula.



Esporos

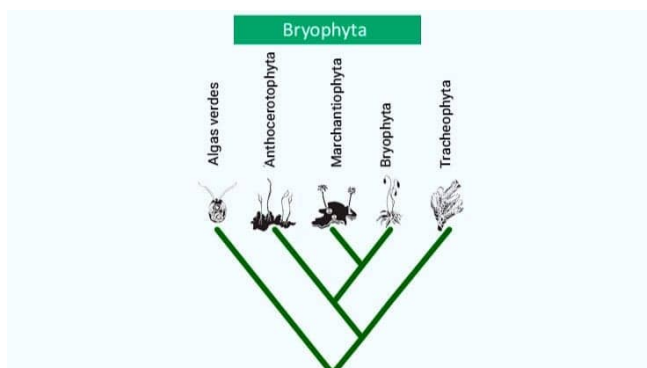
Esporos clorofilados em detalhe.



Filogenia e importância ecológica dos filos de briófitas

O surgimento e evolução das plantas avasculares ainda é um tema controverso na ciência. Sabe-se que se originaram das algas verdes, mas ainda existem dúvidas sobre as relações evolutivas entre Anthocerotophyta, Marchantiophyta e Bryophyta, e entre plantas avasculares e vasculares, porém estudos mais recentes estão indicando a possibilidade destes filos formarem um grupo monofilético.

Nesse caso, Anthocerotophyta teria sido a primeira linhagem a se derivar e Marchantiophyta e Bryophyta seriam grupos irmãos. Assim, todas as plantas avasculares teriam um ancestral em comum com plantas vasculares sem sementes (Tracheophyta).



Relações filogenéticas entre algas verdes, plantas avasculares e vasculares.

Vamos conhecer quanto à importância ecológica:

- As briófitas auxiliam na redução de processos erosivos em encostas.

- O crescimento entrelaçado e a formação de tapetes ajuda a reter o solo, prevenindo desmoronamentos.
- Muitas espécies são indicadoras de poluição tanto do ar quanto do solo e água, pois elas se sensibilizam na presença de poluentes que podem ser metais pesados, mesmo em baixas concentrações. Elas têm suas taxas de crescimento reduzidas e em casos mais agudos ocorre a morte.
- As briófitas também são indicadoras de pH do solo, algumas espécies têm preferência por substratos ácidos, enquanto outras precisam de um maior requerimento de cálcio e, portanto, têm afinidades por solos básicos.
- Para a recuperação de áreas florestais degradadas, as briófitas são as primeiras a colonizar a região, preparando o solo para o desenvolvimento de plantas de maior porte.
- A presença das briófitas favorece a germinação de sementes, e a relação simbiótica que elas possuem com cianobactérias e fungos micorrízicos potencializa a disponibilidade de nutrientes não só para elas próprias, mas também para toda a comunidade vegetal que ali se estabelece.

Na sequência, temos um quadro comparativo das principais características que auxiliam na distinção dos Filos das plantas avasculares.

Característica	Anthocerotophyta	Marchantiophyta	Bryophyta
Forma do gametófito	Taloso, simetria dorsiventral	Taloso simples ou composto com simetria dorsiventral, ou folhoso com simetria bilateral	Folhoso com simetria radial
Organelas especiais	Cloroplasto com pirenoides	Oleocorpos sempre presentes	Pequenos Oleocorpos, ou ausentes
Rizoides	Hialinos e unicelular	Hialinos e unicelular	Marrom e multicelular
Posição dos gametângios	Imersos no talo e espalhados	Agrupamentos apicais (folhosos) ou na superfície dorsal (talosos)	Agrupamentos apicais (acrocárpico) ou ao

Característica	Anthocerotophyta	Marchantiophyta	Bryophyta
			longo do caulóide (pleurocárpico)
Crescimento do esporófito	Crescimento contínuo a partir de um meristema basal	Apical	Apical
Estômato	Presente no gametófito e esporófito	Presente no gametófito e esporófito, mas nos talosos complexos existem apenas poros	Presente na cápsula do esporófito
Seta	Ausente	Hialina e se alonga apenas quando vai ocorrer a liberação dos esporos	Fotossintetizante e emerge do gametófito antes da maturação dos esporos
Caliptra	Ausente	Rompe-se e fragmentos são mantidos próximos à base da seta	Rompe-se e se mantém no ápice da cápsula
Cápsula	Não é diferenciada em outras estruturas, tem forma de chifre e tem várias camadas de células	Varia desde não diferenciada, esférica, alongada com uma ou mais camadas de células e sempre com espessamentos transversais	Diferenciada em opérculo, dentes do peristômio e no compartimento cápsula
Células estéreis na cápsula	Columela e pseudoelatórios	Elatérios com espessamentos espiralados	Columela

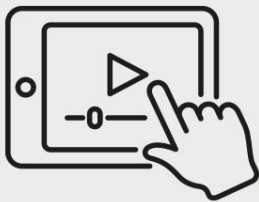
Característica	Anthocerotophyta	Marchantiophyta	Bryophyta
Abertura da cápsula	Duas aberturas longitudinais	Quatro aberturas longitudinais	Existem variações - Abertura transversal por meio de opérculo e dentes do peristômio em Bryopsida e Polytrichopsida; Aberturas transversais em Takakiopsida e Andreaeopsida (4); Transversal com opérculo, mas sem peristômio em Sphagnopsida



Importância econômica e uso tradicional de *Sphagnum*

O vídeo apresenta algumas possibilidades de uso do musgo *Sphagnum* sob diversos aspectos.

Para assistir a um vídeo sobre o assunto, acesse a versão online deste conteúdo.



Falta pouco para atingir seus objetivos.

Vamos praticar alguns conceitos?

Questão 1

De acordo com informações sobre a morfologia dos gametófitos e esporófitos, determine a classe a qual o organismo pertence. Correlacione as colunas e escolha a opção correta.

Classe	Caracteres morfológicos
1) Andreaeopsida	() Hialocistos e clorocistos
2) Takakiopsida	() Filoides com lamelas fotossintéticas
3) Sphagnopsida	() Opérculo e dentes do peristômio artrodonto
4) Polytrichopsida	() Cauloide diminuto e filoides distribuídos irregularmente
5) Bryopsida	() Abertura de cápsula por fendas longitudinais

A 3, 4, 1, 2, 5

B 3, 4, 5, 1, 2

C 3, 5, 4, 2, 1

D 3, 4, 5, 2, 1

E 4, 3, 5, 2, 1

Parabéns! A alternativa D está correta.

Hialocistos e clorocistos são células típicas dos filoides de Sphagnopsida. Filoides com lamelas fotossintéticas são encontradas somente em Polytrichopsida. A abertura da cápsula do esporófito por opérculo e contendo dentes do peristômio artrodonto é um caracter exclusivo de Bryopsida. Todas as Classes possuem filoides distribuídos de modo radial e regular nos cauloides, menos Takakiopsida, que tem distribuição irregular. Andreaeopsida confirma sua posição basal no Filo Bryophyta por apresentar abertura de cápsula por fendas longitudinais.

Questão 2

Marta gosta muito de musgos e quer ter uma coleção em sua casa, mas não sabe como mantê-las vivas e saudáveis. Escolheu exemplares de Andreaeopsida e Sphagnopsida que ela mesma coletou para iniciar essa coleção e quer que eles fiquem com coloração amarronzada e verde, respectivamente. Das opções a seguir, qual seria mais adequada para que ela alcance seus objetivos.

- A Mantê-las juntas no escuro e temperatura de 25°C.
- B Manter Andreaeopsida com alta intensidade luminosa e temperatura de 15°C e Sphagnopsida com baixa intensidade luminosa e temperatura de 25°C.
- C Mantê-las juntas com alta intensidade luminosa e temperatura de 25°C.
- D Mantê-las no escuro, temperatura de 15°C.
- E Manter Andreaeopsida com baixa intensidade luminosa e temperatura de 15°C e Sphagnopsida com alta intensidade luminosa e temperatura de 25°C.

Parabéns! A alternativa B está correta.

É preciso cultivá-las separadamente, principalmente por causa da intensidade luminosa. *Andreaeopsida* está habituada a alta intensidade luminosa e temperatura baixa 15°C em regiões montanhosas, já *Sphagnopsida* para ficar verde precisa ficar em baixa luminosidade e tem tolerância de temperaturas tropicais a subtropicais, portanto, entre 30°C e 15°C. Caso a intensidade luminosa de *Sphagnopsida* seja alta, ela se tornará vermelha. Nenhum organismo fotossintetizante deve ser cultivado no escuro.

Considerações finais

Voltamos no tempo até um passado muito remoto onde pudemos observar como era o nosso planeta quando os primeiros vegetais iniciaram a colonização terrestre. Diversas adaptações morfológicas, reprodutivas e bioquímicas ocorreram para que houvesse êxito. Uma delas é comum a todos os vegetais terrestres que é a capacidade de reter o embrião abrigado no gametângio feminino, sendo esta a característica de maior destaque em Embryophyta.

Vimos que as primeiras plantas terrestres estão divididas em três filos, Anthocerotophyta, Marchantiophyta e Bryophyta. Eles são desprovidos de sistema vascular com espessamentos de lignina e, por isso, são chamados de plantas avasculares. Em Anthocerotophyta existem apenas gametófitos talosos e seus esporófitos são alongados, desprovidos de seta e se abrem por meio de uma a duas fendas longitudinais. Pseudoelatórios auxiliam na dispersão dos esporos. Marchantiophyta pode apresentar gametófitos folhosos com simetria bilateral, talosos complexos e talosos simples. Seus esporófitos são compostos por pé, seta e cápsula e esta se abre por quatro fendas longitudinais. A dispersão dos esporos é potencializada pelos elatórios.

O filo Bryophyta, o mais diverso, possui gametófito folhoso com filóides dispostos radialmente. Seus esporófitos possuem pé, seta e cápsula, sendo que *Sphagnopsida*, *Polytrichopsida* e *Bryopsida* apresentam opérculo fechando a cápsula. Essas duas últimas Classes ainda contêm dentes do peristômio abaixo do opérculo e uma calíptra o envolvendo.

As relações filogenéticas entre os filos de plantas avasculares, e entre as plantas avasculares e vasculares ainda não estão bem estabelecidas. Entretanto, estudos recentes têm indicado que provavelmente as plantas avasculares formam um grupo monofilético e que existiu um ancestral em comum entre plantas avasculares e vasculares.

Apesar de diminutas, as briófitas têm importante papel ecológico na conservação e recuperação de áreas degradadas, pois são as primeiras a colonizarem estes ambientes, propiciando a germinação de sementes e auxiliando na disponibilização de nutrientes para a comunidade vegetal que for se estabelecer.



Podcast

Neste podcast, você vai refletir sobre as implicações da pouca percepção que as pessoas têm sobre as plantas que as cercam.

Para ouvir o *áudio*, acesse a versão online deste conteúdo.



Referências

ASAKAWA, Y.; LUDWICZUK, A.; NAGASHIMA, F. **Phytochemical and biological studies of bryophytes**. *Phytochemistry*, 91, 2013, p. 52-80.

BELL, N. *et al.* **The diversity of the Polytrichopsida – a review**. *Bryophyte Diversity and Evolution* v. 43, n. 1, 98–111.

CAMPBELL, D. H.; WILLIAMS, F. **A morphological study of some members of genus *Pallavicinia***. California: Stanford University, 1914.

CARGILL, D. C. (2016). **Rare and peculiar hornworts: *Notothylas orbicularis* and *N. javanica* (*Notothyladaceae*), new genus and species records for Australia**. *Pythotaxa*, v. 275, n. 1, 16 set. 2016.

DELWICHE, C. F. *et al.* **Phylogeny of the Genus *Coleochaete* (Coleochaetales, Charophyta) and Related Taxa Inferred by Analysis of the Chloroplast Gene *rbcL1***. *Journal of Phycology*, 38(2), pp. 394-403, (2002).

FRANGEDAKIS, E. *et al.* **The hornworts: morphology, evolution, and development**. *New Phytologist*, v. 229, 735-754 p., 2021.

FRAHM, J. **The First Record of a Fossil Hornwort (Anthocerotophyta) from Dominican Amber**. *The Bryologist*, 108(1), 2005, p. 139-141.

HERNICK, L. V. A.; LANDING, E.; BARTOWSKI, K. E. **Earth's oldest liverworts – *Metzgeriothallus sharonae* sp. nov.** from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology*,

v. 148, n. 2-4, p. 154-162, 2008.

PENJOR, P.; CHANTANAORRAPINT, S.; MEESAWAT, U. **Morphological and anatomical features of cosmopolitan hornwort: *Phaeoceros carolinianus*** (Michx.) Prosk. 13. p. 769-779, 2016.

PUTTICK, M. N. *et al.* **The Interrelationships of Land Plants and the Nature of the Ancestral Embryophyte.** Current Biology, v. 28, n. 5, 2018, p.733-745.

PÓCS, T. **Chapter Thirteen:** Bryophytes from the Fiji Islands, IV. The genus *Frullania* Raddi (Jungermanniopsida), I., with description of *F. vivipara* Pócs, spec. nov. Fieldiana Botany, n. 47, nov. 2008, p. 147-158.

RAVEN, P. H.; EICHHORN, S. E.; EVERT, R. F. **Biologia Vegetal.** 8ª ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 876 p., 2014.

RUBINSTEIN, C.; VAJDA, V. **Baltica cradle of early land plants?** Oldest record of trilete spores and diverse cryptospore assemblages; evidence from Ordovician successions of Sweden. Gff -Uppsala-. v. 141, n.3, 2019.

RUKLANI, S. N.; VILLARREAL, J. C.; RUBASINGHE, S. **Two New Records of Sri Lankan Hornworts, *Notothylas javanica* (Notothyladaceae) and *Megaceros flagellaris* (Dendrocerotaceae).** Cryptogamie Bryologie 37(4): 435-444, 2016.

SILVA-E-COSTA, J. C. *et al.* **Spore germination, early development and some notes on the effects of in vitro culture medium on *Frullania ericoides* (Nees) Mont.** (Frullaniaceae, Marchantiophyta). Acta Botanica Brasilica, v. 31, n. 1, p. 19-28, 2017.

THOMAS, B. **A Probable Moss from the Lower Carboniferous of the Forest of Dean, Gloucestershire.** Annals of Botany, v. 36, p. 152-161, 1972.

TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L.; KRINGS, M. **Paleobotany:** The Biology and Evolution of Fossil Plants, Second Edition. Academic Press, San Diego, CA, 1230 p., 2009.

VANDERPOORTEN, A.; GOFFINET, B. **Introduction to Bryophyte Biology.** Cambridge: Cambridge University Press, 2009, 303p.

VILLARREAL, A. *et al.* **A synthesis of hornwort diversity:** Patterns, causes and future work. Phytotaxa 9(1):150-166, set. 2010.

VON KONRAT, M., *et al.* ***Frullania chevalieri* (Jubulaceae) in New Zealand, with a Reassessment of *Schusterella*.** The Bryologist, 109(2), 141-156, 2006.

Explore +

- O desenvolvimento de uma Marchantiophyta talosa complexa, inclusive com conceptáculos e arquegonióforos, pode ser visto no vídeo *Growth of liverwort (Marchantia polymorpha)*, no canal DOE Joint Genome Institute, no YouTube.
- No vídeo *Liverwort timelapse: Fossombronia longiseta capsule dehiscence, six days in thirty seconds*, é possível ver o desenvolvimento do esporófito de uma espécie folhosa de Marchantiophyta, a *Fossombronia longiseta*. Nele, vemos em 30 segundos o que levou seis dias para acontecer na natureza.
- Veja mais de perto como acontece o desenvolvimento de gametófitos e esporófitos no Filo Bryophyta, assistindo ao vídeo *Moss Life Cycle Under The Microscope*, do canal Sci- Inspi, no YouTube.