

CRESCIMENTO APICAL E MULTIPLICAÇÃO VEGETATIVA  
EM *SYMPHYOGYNA ASPERA* STEPHANI (HEPATICAE).

K. G. HELL



# CRESCIMENTO APICAL E MULTIPLICAÇÃO VEGETATIVA EM *SYMPHYOGYNA ASPERA* Stephani. (HEPATICAE)

K. G. HELL

Departamento de Botânica da Faculdade de Filosofia,  
Ciências e Letras da Universidade de São Paulo.  
Caixa Postal 8105 — São Paulo.

## INTRODUÇÃO

A determinação dos fatores que influenciam o processo de reprodução sexuada nas briófitas, vêm sendo intensivamente estudados nestes últimos anos, com a finalidade de esclarecer o papel que os diversos agentes ambientais e fisiológicos exercem sobre a indução e o desenvolvimento do processo de sexualização. Como decorrência destes estudos, importantes progressos já foram obtidos neste campo (cf. Benson-Evans, 1961). Por outro lado, praticamente nada se sabe a respeito dos possíveis mecanismos reguladores dos inúmeros processos de multiplicação vegetativa que ocorrem nestas mesmas plantas.

Planejamos observar as transformações que os componentes de uma mesma população natural apresentassem durante um período vegetativo completo, afim de detectar a existência ou não de um ou mais agentes relacionáveis com a indução e o desenvolvimento da multiplicação vegetativa. A partir de observações no campo, planejamos as experiências realizadas no laboratório.

## MATERIAL E MÉTODOS

Escolhemos o gênero *SYMPHYOGYNA* devido à extraordinária abundância com que ocorre nos arredores da cidade de São Paulo. A espécie *Symphyogyna aspera* Stephani, foi escolhida por ser uma planta relativamente grande, e porque demonstrou, em observações preliminares, possuir um ciclo biológico bastante regular, tornando a

população bastante homogênea sob êste aspecto. Esta espécie tem ampla distribuição geográfica na América, ocorrendo desde o México até a Argentina (cf. de Menendez, 1961). Cresce preferencialmente sôbre barrancos muito úmidos no interior da mata, e às vêzes é encontrada também sôbre paus podres e pedras.

#### A) Observações de campo —

Analisamos as plantas de uma grande população que cresce em um barranco da chamada "Picada Gardner", na Reserva Florestal do "Parque do Estado", patrimônio do Instituto de Botânica da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo. Amostras, retiradas ao acaso, foram coletadas no início de cada mês sendo analisados, indistintamente, todos os indivíduos de cada amostragem. Analisamos um total de 2937 plantas, durante um período de 13 meses consecutivos, de fevereiro de 1964 a fevereiro de 1965, inclusive. Estas plantas encontram-se guardadas no Herbário do Departamento de Botânica da FFCL USP. (leg. KG Hell, n.º 1045, SP-F.).

As observações foram feitas em plantas vivas, sendo os cortes necessários feitos à mão livre. Os desenhos foram feitos com o auxílio de uma câmara clara.

#### B) Observações em material de Herbário —

Examinamos uma série de exsicatas que nos foram cedidas pelo Museu Sueco de História Natural, de Estocolmo, Suécia. A finalidade destas observações foi a de verificar se os mesmos fenômenos verificados na população em estudo, ocorriam também em outras localidades e em outra época.

#### C) Parte experimental —

As experiências foram realizadas em duas séries sucessivas e independentes, em fevereiro e em março de 1965. As plantas usadas foram separadas dos tapêtes em que cresciam e transplantadas para as placas de Petri e para vasos de cerâmica porosa, sôbre terra proveniente do próprio local de onde cresciam. As placas e os vasos foram colocados em uma estufa de vidro, onde permaneceram sob as condições de temperatura e iluminação reinantes naquele local e naquela época, em São Paulo. Foi testado o comportamento de 150 plan-

tas e de igual número de plantas-contrôle, quanto à relação entre o ápice e as “gemas dormentes” de ramos laterais. Cortamos as plantas em três porções, de tal forma que em apenas uma permanesse a região apical.

Procuramos verificar:

- a) se com êste tratamento surgem os ramos ventrais, e em caso positivo, como, quando e onde.
- b) se há alguma relação entre a forma da planta, antes do tratamento (número de hastes, bifurcações), a idade ou o sexo, e as modificações observadas.
- c) se ocorrem outras modificações nas plantas tratadas.

Esta experiência foi feita com 5 lotes de 30 plantas cada, divididos conforme sexo e número de hastes.

## RESULTADOS

### A) *Observações de campo* —

a) *Aspecto da planta.* As plantas desenvolvem-se prostradas, muito emaranhadas umas com as outras, formando em conjunto, densos tapêtes. Os rizóides existentes na base de um curto rizoma fixam a planta ao substrato; às vêzes os rizóides se desenvolvem em extensões maiores, não respeitando apenas o rizoma. A partir dêste, a planta cresce, no início ligeiramente ascendente e depois paralela ao substrato e ligeiramente afastada dele. O ápice às vêzes toca o substrato, e quando isto acontece, nesse ponto formam-se rizóides. A porção mediana apresenta uma nervura, conspícua, pluriestratificada, que se resolve gradualmente, em ambos os lados, nas alas uniestratificadas. A nervura mediana encerra no seu interior, um ou mais feixes de células prosenquimáticas (Fig. 18). As alas são inteiras, partidas ou lobadas. Quando lobadas, os lobos são arredondados, atingindo a reentrância, mais da metade da distância da borda à nervura. Freqüentemente o mesmo talo tem porções partidas e lobadas, dando ao conjunto um aspecto bastante assimétrico. As bordas são lisas, isto é, sem dentes. Existem numerosas papilas mucilagíniferas nas margens das alas. Em tôdas as amostragens, em qualquer época do

ano, encontramos tanto plantas com uma só região apical (Fig. 2), como plantas bifurcadas, com mais de uma região apical (Fig. 3). Podemos ter apenas uma bifurcação, e então, a planta terá duas hastes terminais — com as respectivas regiões apicais (Fig. 3); duas bifurcações, com três a quatro hastes terminais (Fig. 4 e 5); três ou mais bifurcações com cinco ou mais hastes terminais (Fig. 16). Cada haste terminal possui sua própria célula apical. Em alguns meses do ano, ocorrem plantas que são constituídas praticamente pela combinação de dois dos tipos descritos acima (Fig. 16). Algumas plantas apresentam ramos ventrais (inovações ventrais ou ramos adventícios), que se originam a partir do lado ventral da nervura mediana. Estes ramos crescem por algum tempo ligados à planta que os originou, porém, de um modo geral, logo se separam, constituindo cada uma, um indivíduo independente (Fig. 6). As plantas são de sexos separados. As masculinas são sempre menores que as femininas, e apresentam os anterídios dispostos sobre a nervura mediana dorsal. Os anterídios ficam densamente agrupados e cada um é recoberto por uma pequena escama. As plantas femininas possuem os arquegônios agrupados, dispostos sobre a nervura mediana dorsal. Cada grupo de arquegônios é protegido por uma escama de bordos franjados. Os grupos de arquegônios dispõem-se, geralmente, nas bifurcações terminais do talo, ou sobre as hastes terminais. Forma-se apenas um esporogônio de cada grupo de arquegônios. O esporogônio é grande com uma seta longa (Fig. 10). Leva cerca de quatro meses para se desenvolver e durante este período fica encerrado em uma grande caliptra carnosa. Quando maduro, a seta atravessa a caliptra e eleva a cápsula, que logo em seguida liberta os esporos.

b) *Distribuição dos sexos.* No período analisado, encontramos a distribuição esquematizada na Figura 1. Foram observadas duas “gerações” de plantas sexuadas e uma (ou duas, às vezes), de plantas em crescimento vegetativo. No período estudado, verificamos que:

I — As plantas femininas apresentam os seguintes estágios de desenvolvimento: de fevereiro a abril — estágio jovem; de abril a julho — com esporogônio incluso na caliptra; de julho a novembro — esporogônios iniciados com arquegônios maduros; de dezembro a fevereiro — com indivíduos vegetativos.

II — As plantas masculinas: de fevereiro a março — formação de anterídios na região apical; de março a setembro — o ápice volta a crescer vegetativamente; de outubro a fevereiro — formação de anterídios pela região apical.

III — As plantas estéreis são encontradas de junho a janeiro.

A distribuição dos sexos, em valores totais de todas as amostras tiradas, deu-nos 1606 plantas femininas, 379 masculinas e 952 estéreis. A relação entre os sexos revelou ser de 4,23 plantas femininas para cada planta masculina.

Verificamos a fase do ciclo de vida das plantas depositadas no Museu Sueco de História Natural, coletadas entre 1873 e 1902, na região Leste e Sul do Brasil. Os resultados foram os seguintes:

MINAS GERAIS — Serra de Caldas, ad margines rivuli. leg. Hj. Mosén, 25/8/1873, (S-PA): *plantas femininas com esporogônios e plantas estéreis*. Serra de Caldas, ad ligua putrida in locis humidis in silva, leg. Hj. Mosén, 15/9/1873, (S-PA): *Masculinos adultos e femininos estéreis*.

RIO DE JANEIRO — Corcovado, ad saxa rivuli Maracana, leg. Hj. Mosén, 17/7/1873, (S-PA): *plantas estéreis ao lado de femininas adultas*. Corcovado, in saxa, leg. P. Dusén, 12/12/1901, (S-PA): *plantas masculinas e femininas jovens*. Itatiaia, leg. P. Dusén, 19/5/1902, (S-PA): *plantas femininas adultas*. Itatiaia, in silvosa c. 2200 msm, 4/6/1902, (S-PA): *plantas femininas adultas*.

SÃO PAULO — Santos, Sitio Sorocaba, in ripa rivuli umbrosi ad terram, leg. Hj. Mosén, 5/12/1874, (S-PA): leg. Hj. Mosén, 5/12/1874, (S-PA): *masculina e femininas jovens*. Campinas, in . . . (ilegível) . . . rivuli umbrosi, 25/6/1875, (S-PA): *plantas femininas com esporogônio maduro, com cápsulas abertas*.

Alto da Serra, 900 msm, ad arbore putridos, leg. V. Schiffner, 28/5/1901, (S-PA): *masculinas e femininas adultas*. Bertioga prope Santos, 5-25 m. Ad saxa, leg. V. Schiffner, /6/1901, (S-PA): *femininas adultas e plantas estéreis*.

RIO GRANDE DO SUL — Ex. colonia Sto. Angelo, ad terram saxaque circa torrentem silva primacva, leg. C. A. M. Lindman, 10/2/1893, (S-PA): *plantas femininas jovens*.

c) — *Crescimento sem sexualização*. O crescimento apical é contínuo. A planta estéril cresce e se bifurca um certo número de vêzes (usualmente três no máximo), e pode atingir um certo tamanho limite sem que tenha ocorrido a formação de órgãos sexuais (Fig. 7, 8). Êste fenômeno foi observado em plantas coletadas nos meses de julho e agôsto. Nestas plantas observa-se um gradual estreitamento da haste terminal (ou das hastes, se fôr o caso), de tal forma que às vêzes quase que desaparecem as alas, ficando o talo reduzido só à nervura mediana. Esta porção cresce em direção ao substrato e constitui o que chamamos de *estolão apical*. Quando êste atinge o substrato, surgem rizoides no ponto de contacto (Fig. 9), e logo em seguida ou um pouco mais tarde, toma o sentido ascendente e volta e formar alas (Fig. 11). Mais cedo ou mais tarde, na região onde o estolão apical se curvou em direção ao substrato, produz-se uma ruptura que separa a parte velha da parte nova; êste rompimento chamamos de *truncamento* (Fig. 12). Como existem plantas com mais de uma haste apical, podem se diferenciar várias plantas a partir de uma só. O estolão apical, na sua nova localização, contitue o que chamamos de rizoma ao descrever acima o aspecto vegetativo. A porção da planta que devido ao truncamento ficou sem a célula apical, acaba por degenerar. A nova planta continua seu crescimento e eventualmente, torna-se fértil; caso contrário, repetirá o processo. As plantas que seguem êste esquema constituem o que designamos como "geração vegetativa".

d) — *Crescimento apical com sexualização*. As plantas, uma vez atingido um certo grau de desenvolvimento e em determinada



época do ano, iniciam a formação de órgãos sexuais, conforme verificamos em plantas coletadas a partir de outubro. Nas plantas masculinas a sexualização retarda o crescimento apical. Uma vez cessada a fase sexuada, algumas hastes terminais voltam a desenvolver-se vegetativamente, como se observou em coletas feitas a partir de março (Fig. 14, 15). Depois de crescer assim por certo tempo, nota-se que várias plantas começam a formar estolões apicais (Fig. 14), e, após o truncamento, desenvolvem-se novas plantas, agora em crescimento vegetativo. As plantas masculinas com o ápice truncado degeneram rapidamente.

Nas plantas femininas também há considerável redução no crescimento apical, diminuindo também as bifurcações. Nestas plantas, poderá ou não haver fecundação. Ocorrendo fecundação, desenvolve-se o esporogônio sobre a haste correspondente. Afim de verificar a relação entre a presença do esporogônio e o crescimento apical, estudamos plantas coletadas em julho e agosto. Contamos 531 hastes (e não plantas totais, uma vez que na mesma planta existem hastes desenvolvidas e hastes não desenvolvidas, hastes com esporogônio e hastes sem esporogônio), como se vê nas Figuras 13 e 17. Os resultados foram os seguintes: 253 hastes (47,64%) apresentavam esporogônio; nestas últimas, 34 (13,43%) apresentavam crescimento apical e 219 (86,56%) não apresentavam crescimento apical. Por outro lado, entre as 278 (52,35%) hastes sem esporogônio, um total de 179 (64,38%) apresentavam crescimento apical e 99 (35,61%) não apresentavam crescimento apical. Verificamos ainda que as hastes que apresentavam um crescimento apical, formavam estolão apical, originando assim, novas plantas. As plantas femininas com hastes truncadas, com esporogônio, não degeneram, mas permanecem vivas enquanto o esporogônio termina o seu desenvolvimento. Nos meses em que era mais intensa a formação de hastes com crescimento apical e conseqüente formação de estolões, contamos o número total de hastes apicais apresentadas pelas plantas de cada sexo, afim de determinar quantas hastes, pelo menos potencialmente poderiam entrar no processo. Em 395 plantas femininas coletadas em maio, junho e julho, contamos um total de 1378 hastes apicais, ou seja, 348,86 hastes apicais para cada 100 plantas. Em 110 plantas masculinas coletadas em março e maio, contamos um total de 287 hastes apicais, ou seja,

260,90 hastes para cada 100 plantas. Comparando as plantas entre si, vemos que em cada 100 plantas, as femininas têm 87,96 hastes apicais a mais do que as masculinas.

e) — *Os ramos ventrais*. São encontrados com distribuição irregular entre os indivíduos da população. Procuramos verificar se a oscilação percebida em sua freqüência era devida ao fato de que se destacam logo da planta de origem, ou se as inovações apresentam uma época determinada para surgirem na vida da planta. Analisamos as freqüências encontradas em cada mês, para cada sexo, em separado, e em relação ao tipo morfológico da planta (número de hastes, número de bifurcações). Verificamos que não há uma relação entre o tipo da planta e os ramos ventrais, não importando quantas hastes ou quantas bifurcações a planta tenha. As inovações são mais freqüentes nas plantas estéreis que nas sexuadas. Nestas últimas, nota-se nitidamente um gradual aumento na freqüência, de março a junho nas masculinas e de julho a novembro nas femininas (cf. Tabela I). Notamos que o aumento na freqüência das inovações coincide com o fim do ciclo biológico da planta, isto é, imediatamente antes do início da sua degeneração. Procuramos em seguida relacionar o crescimento apical com a formação de ramos ventrais. Verificamos que em 126 plantas femininas com inovação ventral, coletadas em julho e agosto, 108 plantas (85,71%) tinham o ápice visivelmente alterado; nestas 108 plantas, 72 (57,14%) apresentavam o ápice truncado e 36 (28,57%) mostravam um nítido estolão apical. Nas 18 plantas restantes (14,28%) não encontramos evidência de qualquer alteração do ápice, que aparentemente, cessou o crescimento. Com a finalidade de verificar sobre qual haste se desenvolvem as inovações, analisamos um total de 282 plantas. Encontramos em 271 plantas (96,09%), as inovações sobre a haste mais afastada da região apical, e apenas em 11 plantas (3,09%) as inovações sobre outras hastes. Verificamos, concomitantemente, que as hastes mais afastadas da região apical geralmente mostram-se ligeiramente degeneradas. Nas plantas onde a porção prostrada (com rizóides) é extensa, esta degeneração progride lentamente, e se houver bifurcações, haverá como conseqüência uma separação entre as bifurcações envolvidas, isolando-se dessa forma, novas plantas. Ao mesmo tempo

que isso ocorre, as inovações surgem sobre a haste que agora é a mais afastada do ápice. Nas plantas ascendentes não ocorre esta degenerescência progressiva. A degenerescência processa-se muito rapidamente por ocasião da formação dos estolões apicais e conseqüentes truncamentos, mas aí a separação das bifurcações (quando chega a ocorrer) é apenas um estágio transitório da decomposição total da planta. Verificamos também que nas plantas não bifurcadas, portanto com uma só haste, as inovações sempre se desenvolvem nos pontos mais próximos da região distal da planta. Em todos os casos, a inovação se forma sobre a nervura mediana, no lado ventral, aproximadamente na região de transição entre esta e a ala do lado correspondente. As inovações, no que pudemos observar, originam-se em pontos muito próximos do ápice, e daí, para a região mais distal, apresentam-se em vários estágios diferentes de desenvolvimento. O estágio mais jovem que conseguimos observar está representado na Figura 22, nele estão presentes ainda as papilas mucilagíniferas características da região apical. O primórdio da inovação está representado por uma placa de células de aspecto meristemático. Esta placa é plana, enquanto que a área geral onde ela se encontra tem a curvatura normal da nervura mediana, resultando daí, ficar a placa em uma ligeira reentrância. Note-se que as células, pelo menos aparentemente, são iguais entre si e não há nenhuma orientação na disposição das mesmas. O estágio seguinte, representado na Figura 20, obtido também próximo ao ápice da planta, mostra um esboço de orientação nas células meristemáticas (em pontilhado na figura), em uma fileira simples de células pequenas, isodiamétricas, cujo citoplasma é mais escuro e com os cloroplastos mais condensados do que nas células envolventes. A este arranjo demos o nome de *placa meristemática*. Numa fase seguinte toda esta placa fica aprofundada na nervura mediana, a qual forma como que uma dobra que recobre parcialmente a placa; esta já diferenciou uma célula apical, que pode ser vista na Figura 19 (corte transversal à nervura mediana, na altura da placa). Nas plantas em crescimento normal, estas placas, reduzidas a apenas algumas células, permanecem no fundo da dobra do tecido da nervura mediana. Esta disposição faz com que as placas mais velhas sejam muito difíceis de serem encontradas, mesmo em plantas vivas. Enquanto as plantas estiverem em crescimento apical contínuo, as pla-

cas meristemáticas permanecem sob a forma de “*gemas dormentes*”, nas quais é difícil reconhecer a célula apical (Fig. 30). Estas gemas podem ser encontradas mesmo entre os rizóides da porção prostrada. Por ocasião do início do brotamento das gemas, estas tornam-se mais nítidas. Tôdas as células da área circunvizinha à placa começam a se dividir, elevando todo o conjunto e originando um “botão” que é visível como uma ligeira saliência cilíndrica sôbre a porção lateral da nervura mediana. A placa meristemática está agora no ápice dêste botão, e reinicia as divisões celulares. As células do botão que constituem as bordas da depressão que abriga a placa, emitem projeções que recobrem parcialmente a placa meristemática, como se vê na Figura 23. Estas projeções transformam-se em papilas mucilagíneas, que acabam por cobrir tôda a região apical da jovem inovação, de tal forma que em breve se torna difícil, em vista frontal, observar a placa meristemática. Apesar de ser uma formação epidérmica, a inovação ventral se apresenta profundamente “ancorada” na nervura mediana. Isto se dá devido à origem no fundo da depressão e devido ao fato de que tôdas as células epidérmicas que envolvem a placa meristemática tomam parte na formação do botão, de tal forma que a depressão é “preenchida”, estabelecendo-se assim o suporte físico do novo ramo ventral. A Figura 21 representa um corte longitudinal a um dêstes botões. Suas células podem ser facilmente reconhecidas pelo tamanho menor, pelo conteúdo celular mais denso, pelas paredes celulares mais finas que as das células envolventes, bem como pela presença, em tôdas as células, de cloroplastos, que não se encontram nas células mais profundas da nervura mediana. A Figura 18 representa uma inovação já bem desenvolvida, em corte longitudinal mediano (transversal ao talo da planta de origem). Vê-se que o novo ramo ocupa tôda a faixa lateral da nervura mediana, mostrando que tôdas as células desta região tomam parte na sua constituição, e não apenas a placa meristemática. Na nervura mediana da planta de origem, veem-se dois feixes de células prosenquimáticas, cortados transversalmente. Na região central do ramo lateral, vê-se a origem de um feixe prosenquimático, cortado longitudinalmente, distinguindo-se nas paredes celulares, os poros dispostos em linhas inclinadas. Não há conexão entre os feixes prosenquimáticos da planta de origem e do ramo lateral. Quando observamos

a seqüência de fases iniciais da formação de placas meristemáticas que ocorrem não em uma planta bem desenvolvida, mas sôbre um jovem ramo lateral, vemos que a seqüência é ligeiramente diferente: em lugar de se formar a placa meristemática no fundo de uma depressão, a placa desenvolve-se até chegar a formar uma ligeira saliência ou disco plano (fácilmente destacável com uma agulha fina). Este fato sugere que houve um início de brotamento que só é bloqueado mais tarde. Em estágios posteriores, nota-se que as células sofrem um rearranjo, acompanhando o alongamento das demais células, desfazendo-se por completo o aspecto de primórdio de botão. Quando o jovem ramo lateral cresce mais, as inovações que êle produz começam a seguir a seqüência descrita anteriormente.

f) — *Processos de cicatrização*. Durante as observações sôbre a origem e desenvolvimento das inovações ventrais, verificamos que na maioria das plantas ocorrem processos mais ou menos avançados de cicatrização e conseqüente substituição de células que vieram a morrer. Este fenômeno ocorre com mais freqüência nas partes mais jovens das plantas, onde as células estão em alongação. Nas parte mais velhas as células que morrem não são substituídas por outras, através de cicatrização. A cicatrização pode ocorrer tanto nas alas como nervura mediana, seja do lado dorsal ou do ventral. Na Figura 29 vê-se um estágio inicial de cicatrização, numa porção uniestratificada da ala. A célula morta não possui conteúdo e sua parede possui uma coloração marron. Nota-se a redivisão das células que rodeiam a célula morta, ficando todo o conjunto ligeiramente ressaltado sôbre a ala (Fig. 28). Estas estruturas podem ficar muito grandes, especialmente quando se formam sôbre inovações em início de desenvolvimento (Fig. 31). Estas “cicatrices”, pelo seu aspecto, podem ser fácilmente confundidas com primórdios de inovações ventrais, distinguindo-se destes, pela falta de localização determinada.

#### B) *Resultados da parte experimental* —

Nas plantas cortadas em três porções, as observações foram feitas 60 dias depois dos cortes. Em tôdas as porções de plantas nas quais se separou o ápice, surgiram inovações, independentemente do seu tipo morfológico, sexo ou idade. Do total de 150 ápices plantados, 102 (68,0%) continuaram a crescer normalmente, sem formar ra-

mos ventrais, e em 48 (32,0%) houve interrupção do crescimento e formação de inovações. O fato de que não houve crescimento, ou este foi muito breve, foi verificado comparando-se o comprimento das hastes, no momento em que foram plantadas e no dia da análise. Nas plantas em que se formaram inovações, 33 (68,75%), tinham as inovações mais próximas do ápice (Fig. 24) e 15 (31,25%) tinham as inovações mais próximas do corte, portanto opostas ao ápice (Fig. 26). Em tôdas as plantas formaram-se rizóides no ponto de contacto com o solo. A análise conjunta das 150 porções medianas e das 150 distais revelou que em 224 (74,66%) porções as inovações aparecem primeiramente junto ao corte (anterior ou posterior) que separou a porção do resto da planta, e em 76 (25,33%) porções, as inovações apareceram sem ter uma posição definida. Em relação à posição da inovação, verificamos que em 168 (56,0%) as primeiras inovações surgem na região que na planta quando inteira correspondia à que ficava mais próxima do ápice, e em 132 (44,0%) as primeiras inovações surgiram na região mais afastada do ápice (Fig. 25).

### CONCLUSÕES

1. A população analisada possui um ciclo biológico bem definido. Há uma relação entre cada fase do ciclo e a estação do ano em que a fase ocorre.
2. A reprodução vegetativa dá-se por meio de dois mecanismos: estolões apicais e ramos ventrais.
3. A reprodução vegetativa, em condições normais, dá-se apenas em determinadas fases do ciclo biológico, sendo controlada pela atividade da região apical, e nas plantas femininas, também pelo desenvolvimento do esporogônio.
4. Os ramos ventrais, além de funcionarem normalmente como elementos de reprodução vegetativa, são importantes na regeneração de plantas cujos ápices tenham sido destruídos acidentalmente.
5. Nas plantas femininas, quanto maior o número de hastes com esporogônios, tanto menor será a reprodução vegetativa por meio de estolões apicais, mas esta sempre estará presente. Nas plantas masculinas e estéreis o crescimento apical é geralmente contínuo.

6. Os ramos ventrais são diferenciados muito pròximamente da região apical e permanecem como “gemas dormentes” durante a maior parte do ciclo biológico da planta. Brotam em condições normais apenas um pouco antes da morte da porção vegetativa daquele ano. Êste desenvolvimento dá-se preferentemente na haste que fica mais afastada da região apical. O brotamento só ocorre perto do ápice quando, acidentalmente, êste é removido, permanecendo outras hastes normais, ou quando o ápice cessa repentinamente o seu crescimento.
7. A região apical em crescimento normal inibe o desenvolvimento dos ramos ventrais. Êstes quando se desenvolvem apresentam inibição recíproca, de tal forma que o primeiro a se desenvolver atrasa o desenvolvimento dos demais.
8. Quando cortamos uma planta em várias partes, interrompendo a ligação com o ápice, desenvolvem-se primeiro as inovações cujas gemas dormentes ficam mais pròximas do corte.
9. Qualquer parte da planta que entra em contato com o solo, desenvolve rizóides no ponto de contato, tanto na região dorsal como na ventral.
10. As plantas femininas são muito mais freqüentes que as masculinas; na população estudada, apresentam uma relação de 4:1.

#### DISCUSSÃO

Consideramos como indivíduo tôda a planta que se apresenta anatômica e funcionalmente isolada das demais. Um dos motivos prováveis porque ocorrem mais plantas femininas do que masculinas (4:1) na população, pode estar ligado ao fato de que as plantas femininas possuem maior número de hastes apicais do que as masculinas — e cada haste é potencialmente uma nova planta. Esta nossa sugestão é mais uma observação de efeito pois não explica a causa que determina o fato de que as plantas femininas possuem mais hastes que as masculinas. A grande diferença no número de indivíduos dos dois sexos em uma mesma população, já foi notada anteriormente em outras Hepáticas, por exemplo por Mizutani (1957) em *Riccardia*, baseando-se em observações de material de Herbário. Porém, êste autor não sugere nenhuma explicação possível para o fenômeno observado.

Não estudamos os fatores que determinam a sexualização das plantas, mas tudo leva a crer que aqui também se trata de um mecanismo fotoperiódico, associado a uma regulação térmica, como já foi determinado para plantas da mesma Ordem (cf. Benson-Evans, 1961). No entanto, este fenômeno só será esclarecido após estudos convenientes feitos com o material em questão. A fase vegetativa é então explicada como uma decorrência da não existência de condições adequadas no momento em que a planta atingiu o pleno desenvolvimento. Neste caso, a fase vegetativa constitui apenas uma espécie de "extensão" da fase sexuada.

O estolão apical é citado por Goebel (1930) como ocorrendo em *Symphyogyna sinuata*, mas acrescenta que geralmente o crescimento apical cessa de todo, sem formação destes estolões. McCormick (1914) baseando-se em material de herbário, afirma que em *Symphyogyna aspera* não ocorrem estolões apicais. Como já vimos, estes estolões ocorrem em certos estágios do desenvolvimento da planta, e coletas feitas fora deste período não revelam o fenômeno.

Um método comum de reprodução vegetativa das briófitas consiste na separação de dicotomias através da morte e progressiva desintegração das partes do talo que as unia (cf. Parihar, 1961). Este fenômeno ocorre também em *Symphyogyna aspera*, porém limitado a certos estágios do desenvolvimento de algumas plantas apenas, e não como um processo contínuo.

Que as inovações ventrais constituem um processo de multiplicação vegetativa é citado por diversos autores, entre eles, Leitgeb (1877), Evans (1927), Goebel (1930), Parihar (1961) e outros. Leitgeb (1877), foi o único, pelo que pudemos verificar, que tentou determinar a origem destas estruturas. Leitgeb constatou que a origem destas estruturas se encontra muito próxima ao ápice, mas não conseguiu explicar o aparente desaparecimento dos primórdios, nem como se processavam as fases do desenvolvimento posterior.

A existência de fenômenos de dominância apical nas briófitas é citada por Bopp (1965). Este autor menciona também o fato de que são os ramos mais afastados do ápice os que se desenvolvem primeiro, quando o ápice está presente. Que a remoção do ápice vegetativo provoca o desenvolvimento de "gemas dormentes" em musgos (Classe Musci), já foi determinado por Schoenau (1912).



## AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao "Swedish Museum of Natural History", a gentileza de nos ceder as exsicatas de *Symphyogyna aspera* ali depositadas.

Ao Dr. Aylthon B. Joly, Professor Associado de Botânica, do Departamento de Botânica da FFCL USP, pela leitura e crítica dos originais dêste trabalho.

Ao Sr. Daniel M. Vital, Biologista do Instituto de Botânica da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, pela sua dedicação e desprendimento, insistindo sempre em acompanhar-nos à estação de coleta na Reserva Florestal do citado Instituto, muitas vezes mesmo sob condições atmosféricas desfavoráveis, e também por tôdas as demais facilidades, indispensáveis para o bom andamento das observações no campo.

## SUMÁRIO

Estudamos durante um ciclo vegetativo, o comportamento de uma população natural de *Symphyogyna aspera*, dos arredores da cidade de São Paulo, especialmente em relação ao mecanismo de reprodução vegetativa. Verificamos que há dois processos principais: a propagação por meio de estolões apicais e por meio de ramos ventrais. Ambos os processos desencadeiam-se, normalmente, na última fase do ciclo biológico da planta, um pouco antes da sua morte. Nas plantas femininas há uma relação inversa entre a reprodução sexuada e a vegetativa, quanto ao estolão apical. Estudamos também os estágios de desenvolvimento de ramos ventrais. Êstes são controlados por um mecanismo de dominância apical, permanecendo como gemas dormentes, bloqueadas no seu desenvolvimento. Experiências feitas em laboratório mostram a possibilidade de se obter o brotamento destas gemas pela remoção do ápice vegetativo. O ciclo biológico de *Symphyogyna aspera* é bem definido e cada fase pode ser relacionada a uma estação do ano. Para explicar a grande diferença entre o número de plantas femininas e masculinas da mesma população, sugerimos a possibilidade de que haja influência da reprodução vegetativa sobre o fenômeno.

### SUMMARY

The behavior of a natural population of *Symphyogyna aspera* Steph., growing near the city of São Paulo, Brasil, was studied, during one year (samples were taken monthly, from Feb. 1964 to Feb. 1965). The main scope of this procedure was to find out if there were some relationships between the developmental stage and the vegetative reproduction. Experiments carried in the laboratory were undertaken to find out if there is a relationship between the apical growth and the development of lateral branches.

The distribution during the year is shown at Fig. 1. Between the sexual stages there are one or two vegetative ones. The male plants precede the female ones for about two months, and stay alive (as independent individuals) from October (or September) till September of the next year. The female plants, from December (November) till November of the next year. So, it is possible to find, practically during the whole year, plants which bear sexual organs. These plants occur in different developmental stages. Antheridia are produced from October to March, when the plants return to vegetative growth. The female plants show young stages from December to April, young sporogonium (enclosed in the calyptra) are found from April to July and mature sporogonium, from July to November. The vegetative plants start each cycle. Nevertheless, if they attain a certain developmental stage before the time (month) that sexualization does occur, they start to reproduce vegetatively and so begin a new cycle. When the time comes, sexualization occurs on all plants, remaining no one sterile; but those that exceeded a certain size limit, reproduce vegetatively before the development of sexual structures begins. Sexualization occurs in Spring and early Summer (September — December). Fertilization in Summer (January) and the spore are disseminated in Winter and early Spring (July — September).

The "adult" vegetative plant has the same size as the "adult" reproductive plant, and the vegetative reproduction is the same in both. This vegetative reproduction, normally starts at the end of the life cycle, being regulated by the apical region. The vegetative reproduction begins when the apical regions starts developing wingless

stolonlike structures, which grow towards the soil and there develop rhizoids. In this way a new plant is started, which soon separates from the mother plant, at the apical stolon (Fig. 7, 8, 9, 11, 12 and 13). The plant which has lost its apical region dies very quickly. There is a close relationship between the branches with sporogonia and the production of apical stolons. These are produced mostly where there are no sporogonia. This method of vegetative reproduction is a consequence of the continuous growth of the apical region. The other way the plant propagates is by the development of adventitious branches at the ventral region, and afterwards separation from the original plant. These branches start as a group of cells at the apical region (Fig. 22 and 20), and remain as dormant buds on the lateral region of the midrib, just between the wings and the midrib (Fig. 19). These dormant buds are controlled by the apical region, through apical dominance. Laboratory experiments showed that cutting away of the apical region, start their development (Fig. 21, 18 and 23). The buds near the cutting edge were the first to develop and they are found at both ends (Fig. 25). In the field these lateral branches normally develop at the furthest point from the apical region (Fig. 6). The development of the buds starts only when the apical cell has stopped its activity, has produced an apical stolon, or when the apical region was destroyed accidentally (in this last possibility, the branches may arise near the damaged apical region — Fig. 24). Therefore, this method of reproduction is also regulated by the apical region, and it starts only at the end of the biological cycle of the plant. After the reproductive stage (sexual or vegetative), the plant dies as a whole. The isolation of branches of a dichotomy, through the progressive dying away of the older posterior parts of the thallus, occurs only occasionally in certain plants which kept growing prostrate for some time.

The studied population shows a relation of 4 female plants for each male plant. It is suggested that this relation, at least could be related to the vegetative reproduction through apical stolons. For each 100 plants, the female ones show about 88 more apical regions than the same number of male plants — and each apical region is potentially a new plant.

TABELA I

Porcentagem de plantas com Ramos Ventrais

	FEV.	MAR.	ABR.	MAL.	JUN.	JUL.	AGO.	SET.	OUT.	NOV.	DEZ.	JAN.	FEV.
Fem.	1,4	3,1	0,5	1,1	1,3	14,3	10,3	34,3	17,7	28,5	*	1,3	2,6
Masc.	*	2,5	6,5	38,0	*	*	*	*	*	7,3	7,5	*	3,5
Est.	*	*	*	*	15,3	13,3	16,0	28,6	27,9	10,2	8,7	2,6	*

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- BENSON-EVANS, Kathryn. 1961. Environmental Factors and Bryophytes. *Nature*, 191: 255 — 260.
- BOPP, M. 1965. Entwicklungsphysiologie der Moose "in" *W. Ruhland: Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Band XV/I. Springer-Verlag. Berlin: 802 — 843.
- EVANS, ALEXANDER W. 1925. The lobate species of *Symphyogyna*. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 27: 1-50.
- GOEBEL, K. 1930. *Organographie der Pflanzen*. Zweiter Teil. Bryophyten-Pteridophyten. 3 Auflage. Gustav Fisher. Jena: 643-1378.
- LEITGEB, HUBERT. 1877. *Untersuchungen ueber die Lebermoose*. III Heft. Die Frondosen Jungermannieen. O. Deistung. Jena. 144. Taf. I-IX.
- Mc CORMICK, FLORENCE A. 1914. A study of *Symphyogyna aspera*. *The Botanical Gazette*, 58: 401 — 418. Tab. XXX-XXXII.
- De MENENDEZ, GABRIELA G. HÄSSEL. 1961. Las especies Argentinas del Género *Symphyogyna*. *Boletin de la Sociedad Argentina de Botanica*, 69: 233 — 260.
- MIZUTANI, MASAMI & SINSKE HATTORI. 1957. An etude on the systematics of Japanese *Riccardias*. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 18: 27 — 64.
- PARIHAR, N. S. 1961. *An Introduction to Embriophyta*. Volume I. Bryophyta. Fourth Edition. Central Book Depot. Allahabad. 388 pp. 1 Tab.
- SCHOENAU, KARL von. 1912. Zur Verzweigung der Laubmoose. *Hedwigia* 51: 1-56.

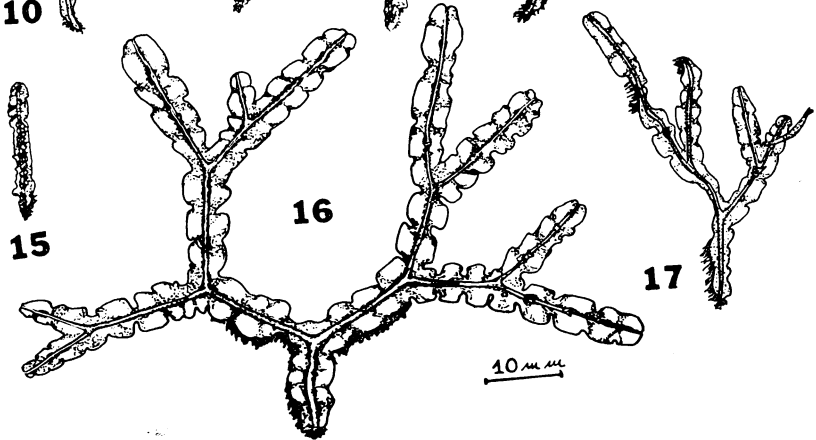
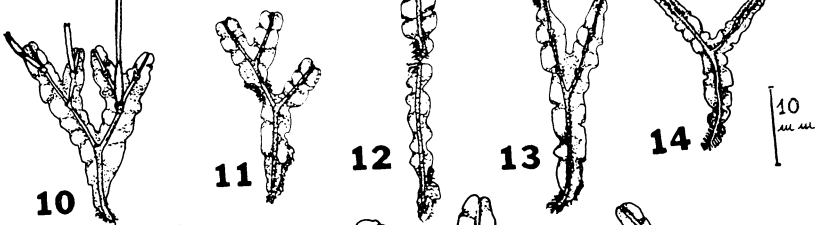
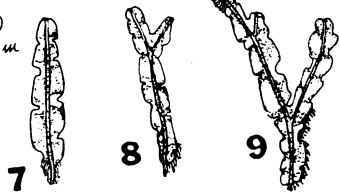
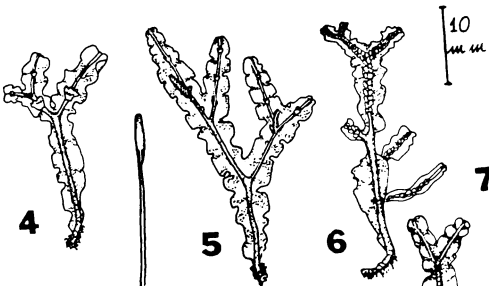
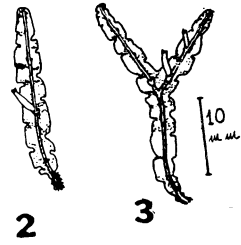
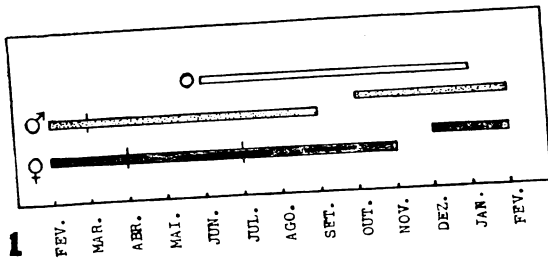


## PRANCHA I

- Fig. 1 -- Gráfico mostrando a ocorrência de plantas férteis e estéreis na população, durante o período observado.
- Fig. 2 -- Planta feminina com esporogônio no interior da caliptra. Uma haste terminal. Coleta em maio de 1964.
- Fig. 3 -- Planta feminina com esporogônio no interior da caliptra. Duas hastes terminais. Coleta em maio de 1964.
- Fig. 4 -- Planta feminina jovem. Três hastes terminais. Coleta em março de 1964.
- Fig. 5 -- Planta feminina com esporogônio no interior da caliptra. Quatro hastes terminais. Coleta em maio de 1964.
- Fig. 6 -- Planta masculina cujas hastes apicais cessaram o crescimento. Há ramos ventrais na haste mais afastada da apical. Coleta em março de 1964.
- Fig. 7 -- Planta estéril com uma haste apical. Coleta em junho de 1964.
- Fig. 8 -- Planta estéril com duas hastes apicais. Coleta em junho de 1964.
- Fig. 9 -- Planta estéril com três hastes apicais, uma das quais está formando um estolão apical (à esquerda da figura). Coleta em julho de 1964.
- Fig. 10 -- Planta feminina de quatro hastes apicais, com esporogônio maduro. Coleta em setembro de 1964.
- Fig. 11 -- Planta estéril em reprodução vegetativa por meio de estolão apical (à esquerda na figura). Coleta em setembro de 1964.
- Fig. 12 -- Planta estéril em reprodução vegetativa por estolão apical, vendo-se a separação da nova planta por meio de truncamento do estolão apical. Coleta em setembro de 1964.

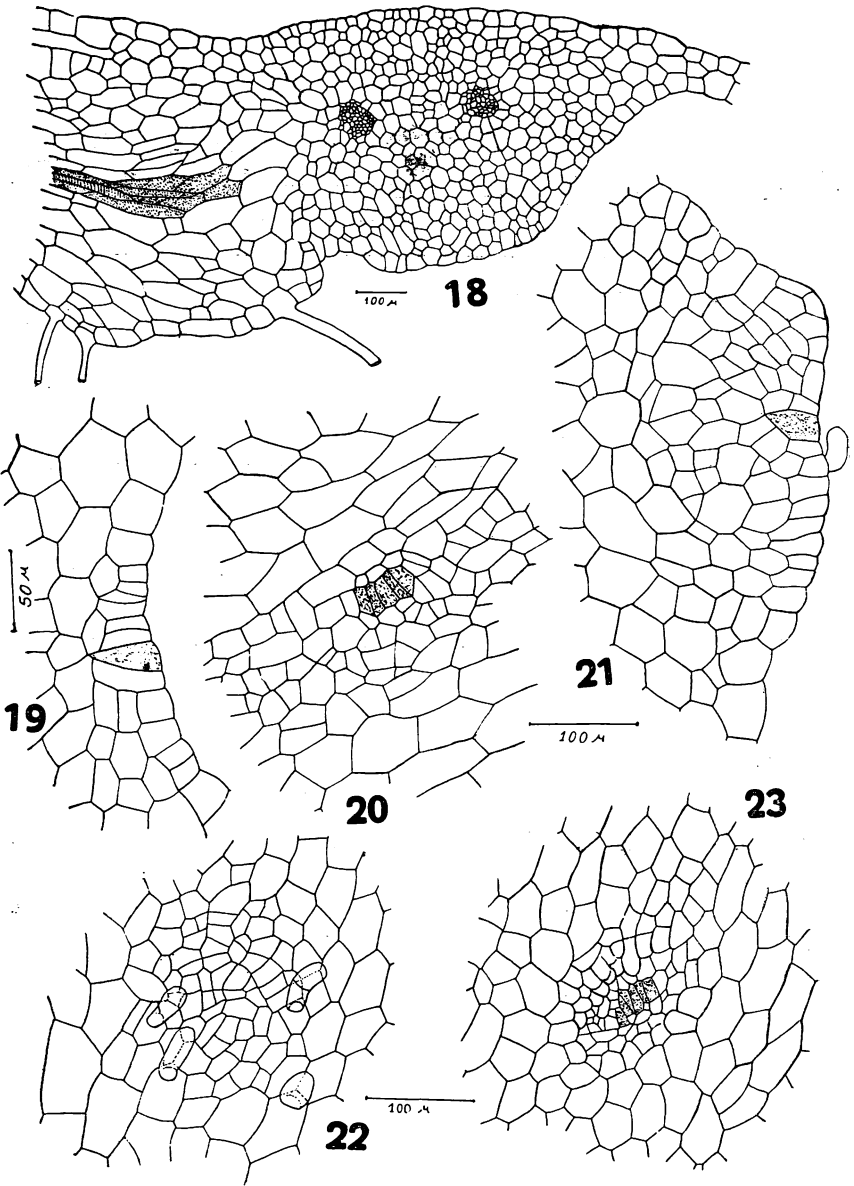
- Fig. 13 — Planta feminina não fecundada, em reprodução vegetativa por meio de estolão apical (à esquerda na figura). Coleta em julho de 1964.
- Fig. 14 — Planta masculina de três hastes apicais, tôdas elas reiniciando o crescimento vegetativo. Coleta em maio de 1964.
- Fig. 15 — Planta masculina com uma só haste apical, reiniciando o crescimento vegetativo. Coleta em maio de 1964.
- Fig. 16 — Planta feminina jovem com nove hastes apicais, originada pela não separação da porção prostrada. Coleta em fevereiro de 1965.
- Fig. 17 — Planta feminina com esporogônio incluso na caliptra (à direita na figura) e com multiplicação vegetativa por meio de estolão apical nas hastes sem esporofitos. Coleta em junho de 1965.





## PRANCHA II

- Fig. 18 — Corte transversal à nervura mediana e longitudinal a um ramo ventral já bem desenvolvido.
- Fig. 19 — Corte transversal de uma haste antes da apical. A região meristemática fica no fundo de uma depressão. Vê-se uma grande célula apical. Planta em crescimento normal.
- Fig. 20 — Formação de placa meristemática, algumas células já orientadas, ainda próximo à região apical, mas já na zona onde não mais existem papilas mucilagíferas apicais. Planta em crescimento normal.
- Fig. 21 — Corte transversal à nervura mediana e longitudinal a um ramo lateral no início do seu desenvolvimento. Obtido em laboratório pelo afastamento do ápice.
- Fig. 22 — Fase precoce da formação de uma gema de ramo lateral, próximo à região apical. Veem-se as papilas mucilagíferas apicais. Planta em crescimento normal.
- Fig. 23 — Vista frontal de um ramo ventral no início do desenvolvimento de formação de papilas. Desenvolvimento obtido no laboratório.



### PRANCHA III

- Fig. 24 — Região apical 60 dias depois de afastada do resto da planta. Ápice cessou o crescimento por ocasião do corte. Ramo lateral desenvolve-se perto do ápice. Vista ventral.
- Fig. 25 — Aspecto de uma planta, 60 dias depois de recortada. A porção mais afastada do ápice está em degeneração. Vista ventral.
- Fig. 26 — Região apical, 60 dias depois de afastada do resto da planta. Ápice cessou o crescimento depois de algum tempo. Desenvolvimento de ramo ventral perto do corte. Vista ventral.
- Fig. 27 — Porção de haste mediana, 60 dias depois de ser recortada em dois pontos. Vista ventral.
- Fig. 28 — Vista frontal de um “botão” formado por cicatrização e preenchimento de lacuna originada pela morte de uma célula basal de papila mucilagínifera. Nervura mediana, região dorsal.
- Fig. 29 — Idem acima, morte de uma célula não determinada da ala uniestratificada.
- Fig. 30 — Vista frontal de uma gema dormente de um ramo ventral. Planta em crescimento normal.
- Fig. 31 — Idem Fig. 29, porém na região ventral lateral da nervura mediana próximo ao ápice de um ramo ventral jovem.

