



Mecanismos Adaptativos – (Plantas X Herbívoro) – Ambiente Terrestre – Parte (01)

Para que as plantas pudessem se desenvolver e conquistar o ambiente terrestre, profundas modificações vegetativas e reprodutivas aconteceram. Assim, enquanto na água todas as células do organismo vegetal estão em contato com a própria água e, portanto, não há possibilidade de dessecação, para viver no ambiente terrestre as plantas desenvolveram, através de mutações:

- **um sistema radicular para retirar a água do solo;**
- **um sistema vascular para distribuir a água no corpo da planta;**
- **um sistema de revestimento para evitar a perda de água (epiderme com cutícula).**

Com relação aos elementos de reprodução, o que se verifica é que enquanto na água, oosferas e anterozóides se deslocam por meio de movimentos de cílios ou flagelos, na terra, nos grupos mais derivados, as células sexuais estarão situadas:

- **no interior dos estróbilos (gimnospermas) ou das flores (angiospermas).**

Naturalmente, foram necessárias muitas mudanças para passar de um extremo ao outro. Em todos os grupos de plantas, observa-se a alternância de gerações. As briófitas e as pteridófitas, embora consigam sobreviver em solo seco, para a sua reprodução necessitam da água para que os anterozóides nadem de encontro às oosferas. Em briófitas, estas encontram-se em arquegônios superficiais e, em pteridófitas, mergulhados no talo.

A formação do gametófito feminino se dá no interior da parede do próprio esporo, isto é, há uma fase de núcleos livres, que posteriormente recebem paredes de fora para dentro. Após a celularização, formam-se os arquegônios com as oosferas, que serão fecundadas pelos anterozóides. Uma vez ocorrida a fecundação, o zigoto dá origem a um embrião que vai se desenvolver no interior das paredes do esporo:

- **embrião endospórico nutrindo-se dos tecidos do próprio gametófito (matrotrofia);**
- A partir do momento em que as plantas desenvolveram a capacidade de reter o gametófito feminino e, por conseguinte, o embrião sobre a própria planta mãe, passaram a formar o grande grupo das espermatófitas (Spermatophyta), isto é, plantas produtoras de **sementes**;
- A partir de coníferas (Coniferophyta), o **tubo polínico** leva as células espermáticas (não mais anterozóides) até a oosfera.

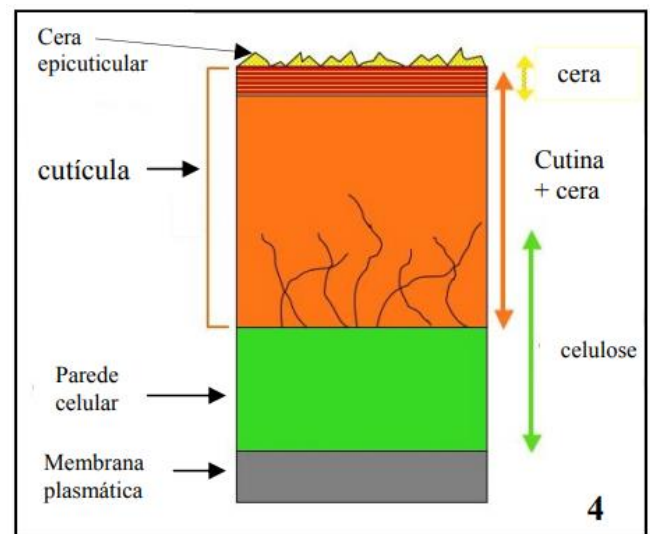
Por adaptação entende-se a possível harmonia entre o organismo e o meio. Quando as plantas estão naturalmente ajustadas às condições ambientais, todas as características estruturais e funcionais capazes de atenderem a tal ajustamento serão adaptativas. Segundo a definição de Combes (1946), adaptação é o conjunto de modificações provocadas na constituição de um organismo pela ação contínua de um meio diferente daquele onde, inicialmente, este se desenvolveu ou seus ascendentes. Conforme Rizzini (1997), os fatores morfogenéticos são aqueles que influenciam a forma e a estrutura dos vegetais. São, portanto, condições de clima e de solo capazes de determinarem ou modificarem, mais ou menos visivelmente, a organização vegetal. Embora para cada ser vivo haja um padrão de desenvolvimento estabelecido e comandado pelo seu patrimônio genético (genótipo), os fatores abióticos atuam sobre os genes, modificando a sua expressão em vários sentidos. Durante a história evolutiva das plantas, diversas alterações ambientais drásticas ocorreram no ambiente, isso direcionou o desenvolvimento de caracteres adaptativos a essas novas condições, eliminando as plantas que não apresentavam características adaptadas a elas (Raven et al. 1996). Por força da **seleção natural** esses caracteres adaptativos foram fixados geneticamente, de maneira que a forma atual é o produto final da interação genótipo-ambiente, que a evolução apresentou nos habitats naturais. O resultado da adaptação fixada no genótipo é tão bem definido que pequenas variações no ambiente não irão modificar o fenótipo da planta, como, por exemplo, os exemplares da família **Cactaceae** que apresentam folhas transformadas em espinhos, independente do ambiente em que se desenvolvem. Na atualidade, em alguns casos e dependendo do ambiente em que ocorram, as



plantas estão mais expostas a modificações por fatores de desenvolvimento ou ambientais do que outras mais estáveis. Há genótipos com maior ou menor grau de plasticidade fenotípica, permitindo a ocorrência de seus representantes em ambientes diversos ou não, respectivamente (Heywood 1970). Portanto, a **plasticidade fenotípica** é a habilidade de um organismo em alterar sua fisiologia/morfologia em resposta a mudanças nas condições ambientais; habilidade particularmente importante para as plantas, cujo estilo de vida estática requer que as mesmas lidem com as diferentes condições ambientais (Schlichting 1986). Por exemplo, uma mesma planta exibe, freqüentemente, folhas morfologicamente diferentes denominadas folhas de sol e de sombra, de acordo com o grau de exposição a que estiveram sujeitas (Rizzini 1997). Deve-se lembrar, no entanto, que plasticidade fenotípica não implica necessariamente em adaptação, podendo ser, inclusive, negativa (Schlichting 1986).

Adaptações vegetativas são aquelas que ocorrem nos órgãos não reprodutivos de uma planta, denominados de vegetativos, isto é, raízes, caules e folhas.

- **Cutícula** A parede das células epidérmicas apresenta cutina, principalmente nas partes aéreas da planta, como as folhas. A cutina é um composto de lipídios, impermeável à água, que se encontra impregnada às paredes epidérmicas ou se apresenta como camada separada, denominada de cutícula, na superfície da epiderme. Sua função é de proteção contra a perda d'água.

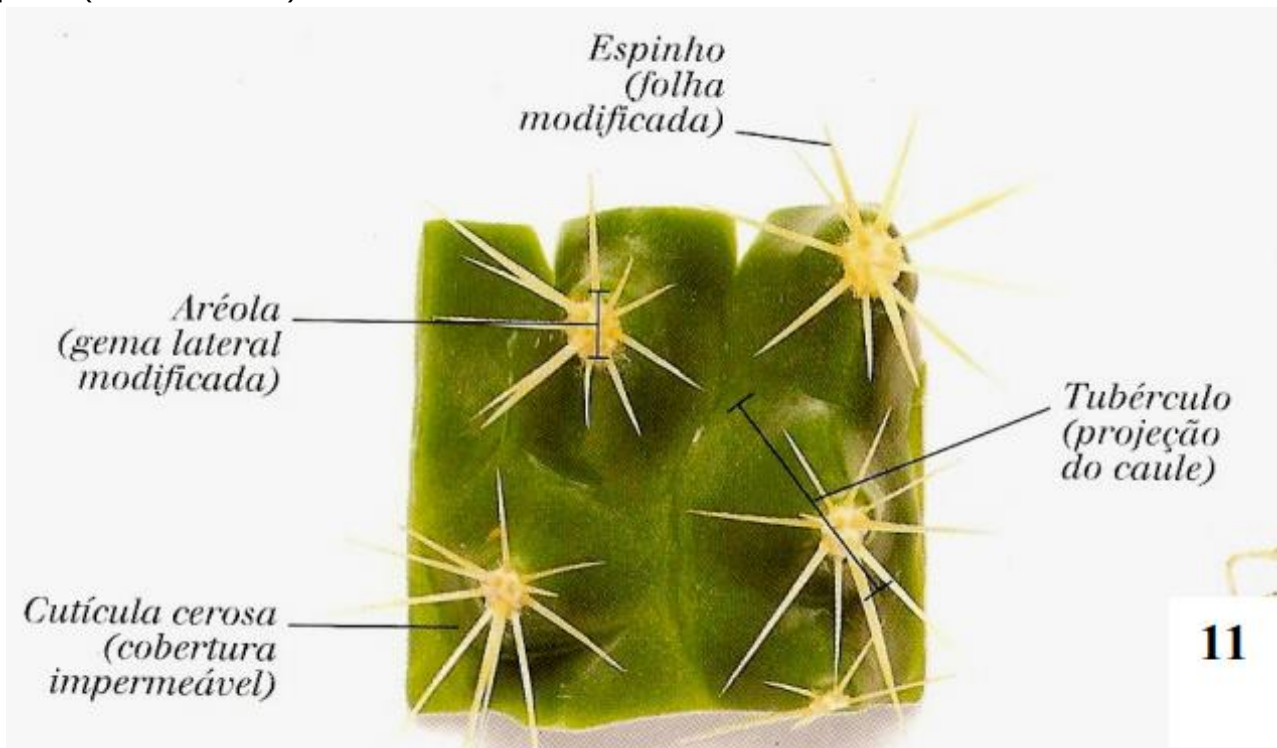


www.biologie.tu-dresdende

- **Pilosidade densa** Na superfície das plantas podem ocorrer apêndices de origem epidérmica, comumente denominados tricomas, muito variáveis na sua estrutura e de valor diagnóstico para a taxonomia. Como apresentam grande variedade de formas, podem ser classificados de diversas maneiras. São classificados em tectores (não glandulares) e glandulares. (Esau 1974, Alquini et al. 2003). Os tricomas tectores possuem função protetora, evitando a transpiração excessiva (Oliveira & Akisue 1989).
- **Posição dos estômatos na folha** Nas folhas, os estômatos podem ser encontrados apenas na face superior (adaxial), sendo a folha classificada como epiestomática, como ocorre na folha da ninféia e outras plantas aquáticas flutuantes somente na face inferior (abaxial), sendo a folha classificada como hipoestomática ou ocorrer em ambas as faces e sendo denominada de folha anfiestomática (Esau 1974, Alquini et al. 2003).
- **Estômatos afundados na epiderme e oculto em criptas** Os estômatos estão relacionados com a entrada e saída de ar no interior dos órgãos em que se encontram ou, ainda, com a saída de água na forma de vapor. São encontrados freqüentemente nas partes aéreas fotossintetizantes, principalmente nas folhas, e podem também ser encontrados, em menores quantidades, nos pecíolos, caules jovens e partes florais (Alquini et al. 2003). As células estomáticas podem se encontrar no mesmo nível das demais células epidérmicas, estar elevadas em relação a estas, ou em depressões. Em algumas folhas, essas depressões são amplas e contêm muitos tricomas e estômatos, sendo denominadas criptas estomáticas. Como, nesse caso, o estômato não fica exposto às condições do ambiente, isso diminui a perda de água. A posição das células estomáticas normalmente está relacionada às **condições hídricas do ambiente** (Esau 1974, Alquini et al. 2003).



- **células buliformes** são maiores que as demais epidérmicas e possuem parede celular fina e grande vacúolo. Constituem a epiderme adaxial inteiramente ou ocupam áreas isoladas entre as nervuras. Em secção transversal, as células buliformes são facilmente reconhecidas pela forma de leque, cuja célula central é a mais alta (fig. 9). Não possuem cloroplastos e o seu vacúolo armazena água. Denominam-se também células motoras, por estarem, acredita-se, envolvidas no mecanismo de enrolamento e desenrolamento das folhas (Alquini et al. 2003).
- **Suculência** Algumas espécies apresentam um tecido especializado no armazenamento de água, no caule ou folhas, como nas Cactaceae, e em folhas e raízes de plantas epífitas e xerófitas. As células são volumosas, com grande vacúolo e paredes finas e geralmente desprovidas de cloroplastos. As células aquíferas são ricas em mucilagem, o que aumenta sua capacidade de reter água, pois a mucilagem é hidrófila (Scatena & ScreminDias 2003).
- **Espinescência** Caules suculentos não só armazenam muita água, como serve também de órgão assimilador pela superfície bem verde, ao passo que as folhas são suprimidas ou reduzidas, existindo no seu lugar só alguns feixes de espinhos (Rawitscher 1976).



- **Adaptações úteis contra o excesso da radiação solar** Adaptações de órgãos ou estruturas relacionadas com a proteção contra o excesso da radiação solar; comum em plantas de ambientes secos (xéricos), que habitam áreas abertas ou sobre as rochas. - Cutícula Sabe-se que as plantas desenvolvem uma espessa camada cerosa, a cutícula e que a sua presença pode ter um papel significante na fotoproteção. Existem evidências da importância da cutícula na determinação quantitativa e qualitativa da radiação que chega ao mesófilo (Oliveira 2005). Por se tratar de uma camada brilhante e refletora, atua também na proteção contra o excesso de luminosidade ou radiação solar (Alquini et al. 2003).
- **Periderme** Nos órgãos que sofrem crescimento secundário, principalmente nos caules, ocorre o desenvolvimento da periderme como tecido de revestimento, em substituição à epiderme (Esau 1974). A formação da periderme está relacionada não só com a idade do órgão mas, também, com as condições ambientais e com possíveis lesões na superfície do órgão. O tecido de revestimento externo protege a planta contra temperaturas extremas, provocadas, por exemplo, por fogo, geada e radiação solar. Evita superaquecimento das estruturas internas, constituindo-se num isolante térmico. Em geral, o isolamento é diretamente proporcional à espessura da casca (Mazzoni-Viveiros & Costa 2003). A cor externa da casca tem importante papel na proteção à intensidade luminosa. Sendo as cores claras as que conferem à planta maior grau de adaptação às condições tropicais, por refletirem a luz, evitando o superaquecimento dos tecidos internos (MazzoniViveiros & Costa 2003).

- **Adaptações úteis à flutuação na água** - Aerênquima Também chamado de parênquima aerífero, a função desse tecido é armazenar ar entre suas célula. Tem como principal característica a presença de grandes e numerosos espaços intercelulares ou lacunas, onde o ar é acumulado. O aerênquima é comum principalmente em plantas aquáticas, mas pode estar presente em outras plantas, em geral naquelas que habitam solos sujeitos ao alagamento (Scatena & Scremin-Dias 2003). O aerênquima pode estar distribuído nas raízes, caules e folhas, contribuindo para o transporte de gases para toda a planta e resistência mecânica para as partes submersas, além de permitir sua flutuação (Scremin-Dias 1999).
- **Adaptações para a vida sobre árvores** - Caules trepadores Os caules trepadores, pela sua fragilidade ou pela deficiência em tecidos de sustentação, não conseguem se manter eretos, necessitando de suporte para seu desenvolvimento. Os caules volúveis não apresentam órgão de fixação à superfície do suporte, eles simplesmente se enrolam nele. Conforme o enrolamento se procede da direita para a esquerda, ou da esquerda para a direita, eles recebem o nome, respectivamente, de dextroso e sinistroso (Oliveira & Akisue 1989). Providos de órgãos sugadores de seiva ou haustórios As plantas denominadas de parasitas são aquelas que devem estar ligadas à hospedeira através de estruturas especiais (haustórios) que penetram no interior da planta, e atuam como órgãos sugadores. Dependendo do produto retirado da planta elas podem ser classificadas em:
 - **a) Hemiparasitas: ou parasitas facultativas**, têm aparência de uma planta verde normal, porém não são auto-suficientes e dependem parcialmente do hospedeiro, necessitando de água e sais minerais e, portanto, os haustórios ficam em contato com o xilema e o floema. Como têm clorofila, realizam a fotossíntese utilizando a seiva bruta obtida do hospedeiro.
 - **b) Holoparasitas: ou parasitas totais**, devido à ausência de clorofila não realizam a fotossíntese, não podem viver de outra forma a não ser dependendo completamente da planta hospedeira em relação à água, sais minerais e matéria orgânica já pronta. Os haustórios ficam em contato com o floema (Modesto & Siqueira 1981).



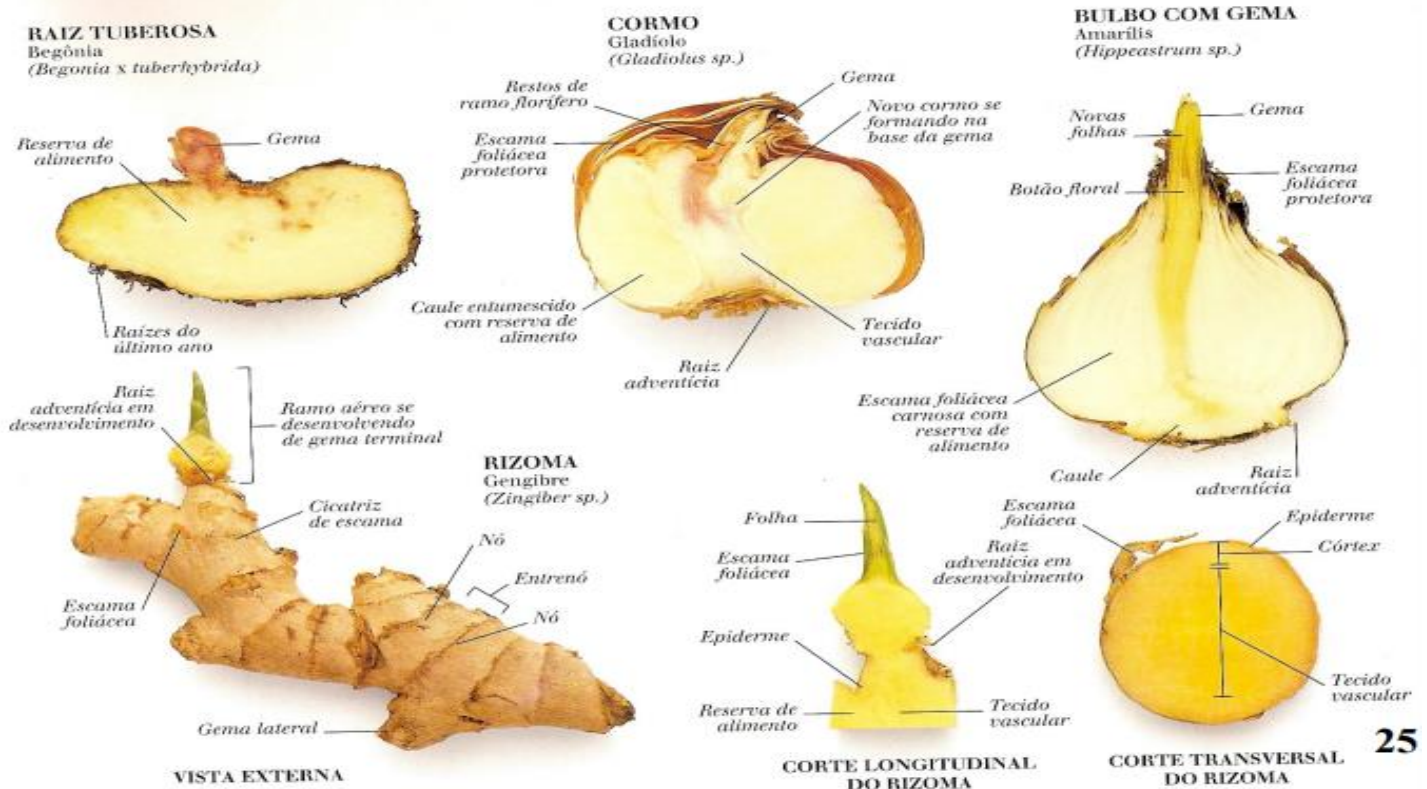
Erva de passarinho



Cipó-chumbo

- **Adaptações para a reserva de água e de substâncias nutritivas** - Tubérculos aquíferos e amiláceos, bulbos, rizomas As células desses órgãos apresentam parênquima amilífero, as células reservam grão de amido, sendo este carboidrato depositado nos amiloplastos. O parênquima amilífero ocorre nos caules da batata-inglesa, na raiz da batata-doce e da mandioca, nos rizomas de várias espécies de monocotiledôneas, e outros órgãos subterrâneos, tanto de dicotiledônea como de monocotiledônea. Essas reservas, contidas nas células do parênquima amilífero, podem servir de alimento a diversas espécies de animais ou constituir estratégia para sobrevivência de plantas que habitam ambientes com sazonalidade bem definida. Nesse caso, os órgãos subterrâneos permanecem ricos em amido durante o período em que o ambiente possui algum fator limitante para a propagação da espécie, sendo utilizado pela planta quando as condições ambientais estiverem favoráveis (Scatena & Scremin-Dias 2003).





25

- **Adaptações Reprodutivas** São aquelas que ocorrem nos órgãos reprodutivos de uma planta, isto é, nas flores, frutos e sementes. Uma das principais adaptações envolvendo órgãos reprodutivos é a que envolve a dispersão de sementes. Segundo Raven et al. (1996), os frutos evoluíram em relação a seus agentes dispersores, num sistema de co-evolução com muitas modificações em relação aos diferentes agentes dispersores. Algumas adaptações dos frutos em relação aos seus agentes dispersores:

- **Frutos e sementes dispersos pelo vento:** Os frutos e sementes são leves, em algumas espécies os frutos apresentam alas, as quais podem ser formadas por partes do perianto, sendo deste modo capazes de flutuar de um lugar para outro. Outras plantas lançam suas sementes. Contrastando com estes métodos ativos de dispersão, as sementes ou frutos de muitas plantas simplesmente caem no solo, sendo dispersos mais ou menos passivamente (ou são dispersos por agentes esporádicos, como correntes de água).

- **Frutos e sementes dispersos pela água:** Os frutos e sementes de muitas plantas, especialmente aquelas que crescem próximas a corpos d'água, são adaptados para a flutuação. Os frutos podem conter ar armazenado em seu interior, ou o fruto pode possuir um tecido que inclui grandes espaços entre as células.

- **Frutos e sementes dispersos por animais:** A evolução de frutos carnosos doces e freqüentemente coloridos está claramente envolvida no processo de co-evolução de animais e plantas com flores. A maioria dos frutos, em que a maior porção do pericarpo é carnososa, acaba sendo comida por animais vertebrados. Quando esses frutos são comidos por aves e mamíferos, as suas sementes são espalhadas após passarem intactas pelo trato digestivo, ou, no caso das aves, podem também ser regurgitadas a alguma distância do local de ingestão. Algumas vezes a digestão parcial das sementes facilita sua germinação, por agir sobre a cobertura destas (Raven et al. 1996).



Referências:

- GONÇALVES, E. & LORENZI, H. 2007. Morfologia Vegetal. Editora Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, 416p.
 JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 1999. Plant Systematics: a Phylogenetic Approach. 2ª edição. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, 576p.
 RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHORN, S.E. 2007. Biologia Vegetal. 7ª edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 830p.
 SIMPSON, M.G. 2006. Plant Systematics. Elsevier Academic Press, Londres, 590p. SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2005. Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para Identificação das Famílias de Angiospermas da Flora Brasileira, Baseado em APG II. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, 640p.
 MENEZES, N.L.; PIRANI, J.R.; GIULIETTI, A.M.; MONTEIRO, W.R.; VENTURELLI, M.; ESTELITA, M.E.; KRAUS, J.E.; ANGYALOSSY, V.; ARDUIN, M.; CECCANTINI, G.C.T. & MELO-DE-PINNA, G.F. 2006. Anatomia e Morfologia de Plantas Vasculares. Apostila do Departamento de Botânica, Universidade de São Paulo, São Paulo, 184p.



Mecanismos Adaptativos – (Plantas X Herbívoro) – Ambiente Terrestre – Parte (02)

Co-evolução: Herbívoros dependem das plantas para se alimentarem, e desenvolveram mecanismos para obter esse tipo de alimento apesar da evolução de um conjunto de recursos defensivos por parte das plantas. Adaptações nos herbívoros contra defesas vegetais são consideradas *características ofensivas* e consistem em adaptações que permitem um aumento no uso de uma planta hospedeira. Interações entre herbívoros e suas plantas hospedeiras frequentemente resultam em mudanças evolutivas recíprocas, fenômeno denominado co-evolução.

Quando um herbívoro se alimenta de uma planta, ele atua seletivamente beneficiando plantas com a capacidade de expressar uma resposta defensiva. Em casos em que essa relação apresenta *especificidade* (a evolução de uma característica é resultado da outra), e *reciprocidade* (ambas as características evoluem), considera-se que as espécies tenham passado por co-evolução. O mecanismo co-evolutivo de "fuga e radiação" consiste na ideia de que adaptações em herbívoros e suas hospedeiras tem sido a força propulsora da especiação, e teve um papel importante na radiação dos insetos durante a existência das angiospermas. Alguns herbívoros desenvolveram maneiras de subverter as defesas químicas vegetais em benefício próprio, sequestrando esses compostos e utilizando-os para se protegerem de predadores. Defesas vegetais podem ser genericamente classificadas como induzidas ou constitutivas:

Defesas constitutivas: estão sempre presentes na planta, enquanto as induzidas são sintetizadas ou mobilizadas para o local em que a planta sofre danos. Há grandes variações na composição e concentração de defesas constitutivas e elas variam de defesas mecânicas a redutores de digestibilidade e toxinas. A maioria das defesas mecânicas defesas químicas do tipo quantitativo, que requerem grandes quantidades de recursos e são difíceis de mobilizar são geralmente constitutivas.

Defesas induzidas: incluem produtos do metabolismo secundário, assim como mudanças morfológicas e fisiológicas. Uma vantagem das defesas do tipo induzido sobre as constitutivas é que o aumento na variabilidade torna essas defesas mais eficientes. Essa vantagem vem da ideia de que se herbívoros podem escolher entre diferentes plantas, ou tecidos dentro de uma planta, eles evitarão se alimentar de plantas que possuam ambos os tipos de defesa, constitutiva e induzida.

Defesas químicas: O Caqui, gênero *Diospyros*, por exemplo, tem um alto conteúdo de tanino, que dá ao fruto seu sabor adstringente e amargo quando verde. A evolução das defesas químicas nas plantas está ligada ao surgimento de substâncias químicas que não estão envolvidas nas atividades metabólicas essenciais para a fotossíntese. Essas substâncias, metabólitos secundários, são compostos orgânicos que não são necessários para o crescimento, desenvolvimento e reprodução desses organismos, e são frequentemente sintetizados como sub-produtos do metabolismo de compostos primários. Esses metabólitos secundários exercem um papel muito importante nas defesas contra herbívoros.

Tipos de defesa química: As plantas desenvolveram muitos metabólitos secundários envolvidos na defesa, que são coletivamente denominados compostos anti-herbivoria, podendo ser classificados em três sub-grupos: compostos nitrogenados (incluindo *alcalóides*, *glicosídeos cianogênicos* e *glicosinolatos*), *terpenóides*, e *compostos fenólicos*.

Defesas mecânicas: As plantas possuem muitas defesas estruturais externas que desestimulam a herbivoria. Dependendo das características físicas do herbívoro (como por exemplo tamanho e presença de algum tipo de proteção), as defesas estruturais presentes nos ramos e folhas das plantas podem afastar, ferir ou matar o herbívoro. Alguns compostos produzidos internamente são liberados na epiderme e atuam como defesas mecânicas; por exemplo, resinas, ligninas, sílica e cera cobrem a epiderme de plantas terrestres e alteram a textura dos tecidos vegetais. As folhas de plantas do gênero *illex* (gênero da erva-mate, entre outras espécies), por exemplo, são muito lisas e escorregadias, tornando a alimentação difícil. Algumas plantas produzem substâncias viscosas que aprisionam os insetos herbívoros.





Coqueiros protegem seus frutos revestindo-os com múltiplas camadas de armaduras. As folhas e ramos de uma planta podem estar cobertas de espinhos ou tricomas - pelos na superfície da folha, frequentemente com ramificações, e às vezes contendo substâncias irritantes ou venenosas. Características mais estruturais das plantas, como espinhos e acúleos reduzem a alimentação por grandes herbívoros ungulados (por exemplo, kudus, impalas, e cabras) restringindo a sua taxa de alimentação ou desgastando os molares. A estrutura de uma planta, seu padrão de ramificação e arranjo das folhas pode também ter por função reduzir o impacto de herbívoros. Os arbustos da Nova Zelândia desenvolveram adaptações que acredita-se ser uma resposta a aves pastadoras, como os moas. De maneira semelhante, Acácias africanas é densamente coberta de espinhos na região externa da copa, mas nenhum na região mais interior, que é comparativamente mais segura de herbívoros como girafas. Acácias jovens, que poderiam ser vulneráveis devido à sua proximidade ao chão, possuem maior quantidade de espinhos, que se reduzem gradativamente com a idade. Árvores como os coqueiros e outras palmeiras, podem proteger seus frutos com várias camadas de armaduras, sendo necessárias ferramentas eficientes para romper o fruto e chegar até o conteúdo da semente, além de grande habilidade para escalar o caule alto e relativamente liso.

Tigmonastia: Movimentos tigmonásticos, aqueles que ocorrem em resposta ao toque, são usados como defesa em algumas plantas. As folhas da dormideira, *Mimosa pudica* fecham rapidamente em resposta a toques, vibrações, e até estímulos elétricos e térmicos. A causa fisiológica dessa resposta mecânica é uma mudança abrupta na pressão de turgor dos pulvinos na base das folhas, resultante de fenômenos osmóticos. Essa mudança então é transmitida por meios elétricos e químicos por toda a planta. Um único folíolo precisa ser estimulado para desencadear a resposta.

Mimetismo e Camuflagem: Algumas plantas mimetizam a presença de ovos de inseto em suas folhas, desestimulando insetos a ovipositarem.

Defesas indiretas: As grandes estípulas semelhantes a espinhos de *Acacia collinsii* são ocas e fornecem abrigo para formigas, que em troca, protegem a planta contra herbívoros. Um tipo de interação desse tipo é a liberação de compostos de sinalização pelas plantas. Quando atacadas por herbívoros, algumas plantas liberam compostos voláteis que são percebidos por predadores e parasitóides como um indicativo da presença de herbívoros, sendo atraídos. A redução no número de herbívoros confere à planta um benefício em sua aptidão, demonstrando o efeito indireto desses voláteis. As plantas podem também utilizar a estratégia de fornecer abrigo e itens alimentares para inimigos naturais dos herbívoros como uma forma de manter sua presença e atividade. Por exemplo, algumas espécies de *Acacia* desenvolveram espinhos com a base dilatada, formando uma estrutura oca que funciona como abrigo. Essas árvores também produzem, em nectários extraflorais presentes nas folhas, néctar que é utilizado como alimento pelas formigas. Essa estratégia de produzir néctar em nectários extraflorais para atrair formigas é muito comum nas plantas tropicais, sendo observada em até metade das árvores em algumas regiões.

Perda das folhas e coloração: Há indícios de que a queda das folhas (abscisão foliar), pode ser uma resposta que protege a planta contra doenças e certos tipos de herbívoros, como insetos galhadores e minadores, e endófagos de folhas em geral. Outras respostas como a mudança de cor das folhas antes de cair tem sido hipotetizadas como adaptações que contribuem prejudicar a camuflagem dos herbívoros. Tem sido proposto que a mudança de coloração nas folhas durante o outono atue como um sinal honesto de que a planta vai alocar defesas contra insetos herbívoros que migram para as árvores no outono.

Referências:

- GONÇALVES, E. & LORENZI, H. 2007. Morfologia Vegetal. Editora Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, 416p.
JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A. & STEVENS, P.F. 1999. Plant Systematics: a Phylogenetic Approach. 2ª edição. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, 576p.
RAVEN, P.H.; EVERT, R.F. & EICHORN, S.E. 2007. Biologia Vegetal. 7ª edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 830p.
SIMPSON, M.G. 2006. Plant Systematics. Elsevier Academic Press, Londres, 590p. SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2005.
Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para Identificação das Famílias de Angiospermas da Flora Brasileira, Baseado em APG II. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, 640p.
MENEZES, N.L.; PIRANI, J.R.; GIULIETTI, A.M.; MONTEIRO, W.R.; VENTURELLI, M.; ESTELITA, M.E.; KRAUS, J.E.; ANGYALOSSY, V.; ARDUIN, M.; CECCANTINI, G.C.T. & MELO-DE-PINNA, G.F. 2006. Anatomia e Morfologia de Plantas Vasculares. Apostila do Departamento de Botânica, Universidade de São Paulo, São Paulo, 184p.

