



**Bancos de Esporos de Samambaias e Licófitas: uma Revisão**  
Spore Banks of Monilophyta and Lycophyta: a Review

Luciano Mauricio Esteves

*Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa em Palinologia, Av. Miguel Estéfano, 3687,  
04301-012, São Paulo, SP, Brasil.*

*E-mail: lesteves2001@yahoo.com.br*

Recebido em: 10/09/2012      Aprovado em: 20/07/2013

DOI: [http://dx.doi.org/10.11137/2013\\_1\\_72\\_79](http://dx.doi.org/10.11137/2013_1_72_79)

### Resumo

Os esporos de samambaias e licófitas podem ser depositados no solo e podem ser levados para o seu interior por mecanismos diversos, em geral para as camadas superficiais. Ali eles podem permanecer por determinado período de tempo em estado dormente e, quando levados novamente à superfície, poderão germinar. Esses esporos vivos armazenados no solo são chamados de banco de esporos. Bancos de esporos podem reduzir o risco de extinção de espécies, permitindo a regeneração de uma população devastada por inundações, incêndios, secas, deslizamentos ou processos de sucessão. Desta forma, eles têm uma função semelhante ao dos bancos de sementes em espermatófitas. A maioria absoluta dos esporos de samambaias e licófitas são fotoblásticos positivos. Esse valor adaptativo os torna dormentes quando soterrados e potencialmente aptos para germinar quando trazidos à luz. A regeneração de bancos de esporos persistentes também pode aumentar as chances de cruzamento entre gametófitos de espécies colonizadoras. Funciona como um tampão contra as consequências da baixa produção de esporos nos anos com condições climáticas adversas e contra mudanças drásticas na composição genética durante as flutuações no tamanho da população, de modo que somente a longo prazo os padrões ambientais podem alterar substancialmente essa composição. Genótipos aparentemente perdidos podem ser recuperados a partir do banco de esporos.

**Palavras-chave:** Palinologia; bancos de esporos; Monilophyta; Lycophyta

### Abstract

The spores of ferns and lycophytes may be deposited on the soil, and by various mechanisms, they can be moved down into and through the soil, although usually remaining in the superficial layers. They may persist in the soil for some time in a dormant state, and when brought back to the surface they will germinate. Such living spores stored in the soil comprise what is called a soil spore bank. Spore banks can reduce the risk of extinction of species, allowing the regeneration of a population in an area devastated by floods, fires, droughts, landslides or succession processes. Thus, they have a function similar to that of seed banks in spermatophytes. In the majority of ferns and lycophytes the spores are positively photoblastic. This has adaptive value since it makes them dormant when buried and potentially able to germinate when brought to the surface. The regeneration of persistent spore banks can also increase the possibilities of crossing between gametophytes of colonizing species. They also function as a buffer against the consequences of low spore production in years with adverse weather conditions, and against drastic changes in the genetic composition during fluctuations in population size, such that only long-term changes in the environment can substantially alter its composition. Moreover, genotypes that were apparently lost can be recovered from the spore bank.

**Keywords:** Palynology; spore banks; Monilophyta; Lycophyta

## 1 Introdução

Atualmente é aceito que Lycophyta (licófitas) e Monilophyta (samambaias) são duas linhagens evolutivas distintas, com uma dicotomia basal dentro das plantas vasculares, separando o grupo Lycophyta das demais plantas vasculares, as Euphyllrophyta (Smith *et al.*, 2008). O termo Pteridophyta, designando uma divisão das plantas vasculares, vem sendo cada vez menos usado devido aos estudos filogenéticos moleculares que apontam para a evolução distinta dos grupos que a compõem (Pryer *et al.*, 1995, 2004). A riqueza mundial das samambaias e licófitas é estimada por Moran (2008) em cerca de 13.600 espécies, número bastante próximo àquele estimado por Roos (1996), que propôs um número entre 12.000 e 15.000 espécies. No Brasil existem aproximadamente 1.200 espécies para o Brasil, 600 destas ocorrendo no Sul e Sudeste, sendo que 40% destas são endêmicas (Tryon & Tryon, 1982).

Os esporos de samambaias e licófitas são as estruturas reprodutivas produzidas pelos esporângios, que germinam para formar um gametófito, onde serão produzidos gametas e ocorrerá a reprodução sexuada. O esporo, produzido em grandes quantidades pelo esporófito, é responsável tanto pela colonização de novos ambientes como pela movimentação dos genes entre e dentro das diferentes populações dessas plantas. Em geral a distância de dispersão dos esporos em relação à planta que o produziu é pequena, apenas poucos metros de distância, porém estes podem ser levados a grandes distâncias pelo vento ou, mais raramente, pela água. O termo dispersão aplica-se a esporos e grãos de pólen, porém, os objetivos e as estratégias do processo são completamente diferentes. Grãos de pólen adotaram estratégias evolutivas para otimizar as chances de fecundar um óvulo, enquanto que esporos de pteridófitas precisam encontrar um substrato com as condições adequadas para germinar. O esporo é depositado em uma superfície, germina em condições apropriadas, e como consequência há o surgimento do gametófito.

Mas, nem sempre é assim. Os esporos podem ser depositados no solo e por mecanismos diversos serem levados para o seu interior, em geral para as camadas superficiais. Aí eles podem permanecer por determinado período de tempo em estado dormente, mas quando levados novamente à superfície poderão germinar. Esse conjunto de esporos viáveis armazenados no solo é chamado de banco de esporos. Há também nesse mesmo

armazenamento esporos que não são mais viáveis e, portanto, não fazem parte do banco de esporos. Uma das aplicações da Palinologia que vem crescendo nos últimos anos é a análise desses bancos de esporos de samambaias e licófitas contidos nessas camadas superficiais de solo.

Os botânicos conhecem há muito tempo a existência de bancos de sementes abaixo da superfície do solo e que estas desempenham papel fundamental na dinâmica das comunidades vegetais, pois elas asseguram, juntamente com estruturas vegetativas, a manutenção e o retorno das espécies em cada estação favorável ao seu estabelecimento (Harper, 1977). Esses bancos - a reserva de sementes viáveis enterradas e na superfície do solo (Roberts, 1981) - são uma importante reserva de variabilidade genética das comunidades vegetais (McGrow, 1987), influenciando a velocidade das mudanças genotípicas das populações de plantas. São também a “memória” das comunidades vegetais no solo, mantendo combinações genéticas que foram selecionada durante um longo período de tempo (Fenner, 1995).

Há uma grande quantidade de informações sobre os bancos de sementes, mas pouco ainda se sabe sobre os bancos de esporos de samambaias e licófitas, apesar do grande número de espécies existentes. É relativamente recente o conhecimento de uma situação semelhante ocorrendo nas samambaias e licófitas, que podem formar um banco de esporos, um reservatório de esporos de viáveis, mas dormentes, enterrado no solo. A maioria dos estudos ocupa-se apenas da quantidade de esporos viáveis encontrados nas amostras de solo, ao passo que poucos têm abordado com profundidade a composição de espécies representadas no solo, a estrutura do solo e a relação com população de samambaias e licófitas (Esteves & Dyer, 2003; Lindsay, 1995; Rydgren & Hestmark, 1997; Simabukuro *et al.*, 1998b, 1999). O conhecimento sobre o número de espécies e a maneira como estão representadas nos bancos do solo é um elemento essencial na descoberta do seu papel na natureza e ponto de partida para começar a entender a dinâmica dos bancos de esporos das samambaias e licófitas (Dyer & Lindsay, 1992; Esteves & Dyer, 2003). Dyer & Lindsay (1992) mostraram que esporos de samambaias podem estar presentes no solo de qualquer habitat, mesmo quando a população dos esporófitos parentais está distante do ponto de amostragem.

Estes bancos acrescentam uma nova variável à movimentação de genes de uma espécie; além

de fluírem através do espaço, também podem se propagar através do tempo. Bancos de esporos têm o potencial de regenerar populações que sofreram a ação de desastres naturais ou atividades humanas, fogo, alterações climáticas bruscas, entre outros fatores, mantendo o pool gênico desta população e aumentando as possibilidades de cruzamento intergametofítico posteriormente.

Somente nas últimas três décadas os bancos de esporos foram estudados sistematicamente, anteriormente havia apenas relatos isolados que indicavam a existência de bancos de esporos do solo. Gametófitos de samambaias originados da germinação de esporos contidos em amostras de solos foram observados em uma grande variedade de habitats, em diversos países: Escócia (Dyer & Lindsay, 1992; Esteves & Dyer, 2003; Hamilton, 1988; Lindsay, 1995), Espanha (During *et al.*, 1987), Holanda (During & Ter Horst, 1983), Inglaterra (Clymo & Duckett, 1986), México (Ramírez-Trejo *et al.*, 2004) e Suíça (Milberg, 1991). Em climas temperados foi frequentemente mostrada a existência de bancos de esporos (Dyer, 1994; Dyer & Lindsay 1992; Dyer & Lindsay 1996; Esteves & Dyer 2003), mas nas regiões tropicais esses estudos são bem mais raros. No Brasil, os estudos mais completos realizados até hoje foram em áreas de cerrados paulistas (Simabukuro *et al.*, 1998b; 1999) e em área de mata em Minas Gerais (Ranal 2003, 2004). É importante a análise desses trabalhos por várias razões, entre elas fazer uma crítica da metodologia empregada nesse tipo de pesquisa, metodologia que é ainda um entrave para trabalhos mais elaborados.

## 2 A Dinâmica dos Bancos de Esporos de Samambaias e Licófitas

Os esporos de samambaias e licófitas são responsáveis tanto pela colonização de novos sítios como também pelo movimento de genes dentro e entre as populações dessas plantas. Esporos são produzidos em uma quantidade imensa, algo estimado entre 750.000 e 750.000.000 por fronde, dependendo da espécie (Dyer & Lindsay, 1996; Esteves & Dyer, 2003). Esses esporos são dispersos principalmente pela ação da gravidade, vento, e eventualmente pela água.

Na maioria dos habitats os esporos de samambaias e licófitas são liberados por um tempo limitado. Geralmente a liberação dos esporos ocorre no final do verão e estende-se até o inverno. Embora não haja uma estimativa da proporção de esporos

que são dispersos a longas distâncias, vários estudos indicam que a maioria dos esporos são depositados por gravidade a poucos metros da planta-mãe; 90% dos esporos são depositados num raio de dois metros da fonte, e raramente alguns são depositados a mais de sete metros. A dispersão a partir de plantas situadas em locais mais expostos depende da direção que prevalece o vento. A quantidade de esporos que são dispersos além de um raio de dez metros é pequena em porcentagem, mas é significativa em termos numéricos; uma pequena porcentagem dos esporos liberados de um esporófito grande corresponde a milhões de esporos por ano. Estes esporos dispersos pelo vento são responsáveis pela colonização de novos sítios e também pelo fluxo de genes entre diferentes populações (Dyer & Lindsay, 1992; Esteves & Dyer, 2003; Simabukuro *et al.*, 1998b; 1998c; 1999; 2000). Isto é extremamente importante porque perto da fonte de dispersão a reprodução sexuada ocorrerá entre gametófitos originários de uma mesma planta-mãe, o equivalente à autofecundação em uma espermatófita. As interações entre diferentes processos resultam na formação de padrões históricos em uma população, de tal forma que é difícil discriminar as funções relativas à vicariância e à dispersão (de Groot *et al.*, 2012; Wolf *et al.*, 2001). Considerando a grande produção de esporos, o padrão de distribuição de samambaias ou licófitas ocorre provavelmente em função da dispersão, com menor predominância da vicariância.

Apesar de existir uma grande diversidade de ornamentação e tamanho entre esporos de samambaias de diferentes espécies, estes são sempre monoletes ou triletes. Esporos monoletes apresentam simetria bilateral, são alongados, com apenas uma lesão linear; esporos triletes são radialmente simétricos, triangulares, com lesão trirradiada (Erdtman, 1969; Tryon & Lugardon, 1990). Não existem estudos consistentes sobre o papel da morfologia na dispersão, mas o fato desta ser realizada predominantemente por gravidade e vento na maioria absoluta das espécies, sem variações no processo, mostra que possivelmente não há relação significativa entre dispersão e escultura, mas talvez haja com o tamanho.

A principal adaptação para o sucesso da dispersão dos esporos é certamente a imensa quantidade em que eles são produzidos. Sabe-se que a maioria dos esporos dispersos não resultará na produção de novos esporófitos posteriormente, permanecendo secos ou por muito tempo no escuro, até perderem a viabilidade. Mesmo que germinem, o estabelecimento dos gametófitos é bastante difícil,

pois são bastante susceptíveis à desidratação, competição, predação e doenças. Mesmo gametófitos maduros falharão na tarefa de produzir zigotos, e mesmo produzindo estes zigotos, talvez o ambiente não suporte o novo esporófito. Assim, só mesmo a produção de uma grande quantidade de esporos dispersos massivamente é que garante a continuidade do ciclo de vida das pteridófitas.

Os esporos de pteridófitas em algum momento serão depositados em um substrato, e irão germinar sob condições adequadas de luz (a maioria das espécies têm esporos fotoblásticos positivos), temperatura (geralmente entre 20 e 30°C) e umidade. O fotoblastismo em esporos de samambaias e licófitas foi bastante estudado (Esteves & Felipe, 1985, 1991; Esteves *et al.*, 1985; Lindsay *et al.*, 1995; Miller, 1968; Raghavan, 1989; Simabukuro *et al.*, 1993, 1998a) - a maioria absoluta desses esporos necessita de luz para germinar. Após a dispersão, o tempo de viabilidade do esporo, a velocidade de germinação e a taxa de crescimento dos gametófitos serão fatores primários de competição (Dyer & Lindsay, 1992; 1996; Lloyd & Klekovsky, 1970).

Porém, se estes esporos caírem no solo e forem enterrados antes de receberem os estímulos corretos para a germinação, eles serão enterrados e poderão permanecer dormentes e viáveis até o momento em que algo perturbe este solo e os exponham novamente à luz. Esse valor adaptativo dos bancos de esporos do solo fornece a explicação mais provável para a ocorrência generalizada de um mecanismo fisiológico que evita a germinação no escuro (Lindsay *et al.*, 1995) o que os torna dormentes quando soterrados e potencialmente aptos para germinar quando trazidos à luz.

Após a deposição, o movimento dos esporos para o interior do solo é possibilitado por diversos fatores. Movimentações na superfície do solo podem contribuir para o rápido soterramento dos esporos, mas existem outros fatores que atuam significativamente no processo. O principal agente de movimento de esporos para dentro do solo é provavelmente água de percolação. Ela irá transportar os esporos para baixo entre as partículas do solo. A taxa de movimento é susceptível de variar entre diferentes tipos de solo, de acordo com a sua estrutura e o conteúdo orgânico. O movimento dos esporos para as camadas mais profundas pode ser acelerado quando a água passa por rachaduras em solos ressecados ou canais deixados por animais ou raízes apodrecidas. Em locais onde a chuva é frequente, os esporos penetrarão o solo na sequência

em que foram depositados, mas não necessariamente permanecerão nessa sequência durante o movimento de penetração. A taxa de movimento dos esporos pode ser afetada por diferenças na forma, volume e ornamentação dos esporos e à sua propensão para se ligar às partículas do solo. Como consequência, a estratificação pode ocorrer, mas a profundidade pode não ser proporcional ao tempo de deposição (Simabukuro *et al.*, 1998b).

Os animais provavelmente contribuem no processo de penetração dos esporos, movendo-os quando escavam ou pela ingestão e posterior deposição em outros locais. Desta forma, os esporos podem não apenas se mover para baixo através do solo, mas também lateralmente, e até mesmo para cima. A ação de minhocas, que podem ingerir os esporos aderidos à matéria orgânica e depositá-los posteriormente junto ao húmus, promove também a dispersão e a consequente formação do banco de esporos no solo (Ranal, 1999).

### 3 Características dos Bancos de Esporos de Samambaias e Licófitas

Bancos de esporos de samambaias e licófitas têm funções semelhantes àquelas dos bancos de sementes em espermatófitas. A regeneração de bancos de esporos pode (i) alterar o sistema reprodutivo através do acúmulo de esporos provenientes de fontes distantes, aumentando as chances de troca de material genético entre gametófitos de espécies colonizadoras; (ii) funcionar como um tampão contra as consequências da baixa produção de esporos nos anos com condições climáticas adversas, e (iii) atuar como um tampão contra mudanças drásticas na composição genética durante as flutuações no tamanho da população, de modo que só a longo prazo os padrões ambientais podem alterar substancialmente a composição genética (Dyer, 1994; Dyer & Lindsay, 1996). Genótipos aparentemente perdidos podem ser recuperados a partir do banco de esporos. Os bancos de esporos podem reduzir o risco de extinção, permitindo a regeneração de uma população devastada por inundações, incêndios, secas, deslizamentos ou processos de sucessão.

A recuperação de esporos viáveis de profundidades superiores a um metro revela que eles possuem um longo período de viabilidade ou então que se movem rapidamente ao longo do perfil do solo (Esteves & Dyer, 2003). No entanto, não há nenhuma informação direta sobre a taxa ou o mecanismo de movimento de esporos no solo e não

se sabe por quanto tempo os esporos permanecem viáveis quando enterrados, embora, na maioria das espécies que têm sido estudadas, os esporos sobrevivem pelo menos até a próxima temporada de produção de esporos (Dyer & Lindsay 1992; Guimarães & Felipe, 1999; Lindsay, 1995).

Para a maioria dos locais já analisados, há um declínio no número de esporos viáveis com o aumento da profundidade (Dyer & Lindsay, 1992; Esteves & Dyer, 2003). Isto pode ser devido à penetração limitada no solo, de modo que a distribuição vertical é apenas o reflexo da lentidão dos esporos para se mover no solo, apenas uma minoria se move rapidamente. Alternativamente, pode haver um movimento irrestrito de esporos no solo, de modo que cada grupo de esporos frescos, depositados sobre a superfície ano após ano durante cada temporada de esporulação se movem para baixo, em sucessão, com uma progressiva redução da viabilidade à medida que envelhecem.

Estas duas hipóteses podem ser observadas ao se comparar a distribuição vertical de esporos viáveis, com a distribuição vertical de todos os esporos viáveis ou não (Esteves & Dyer, 2003). O número total de esporos em todo o perfil sempre é maior que o número de esporos viáveis, porque as paredes de esporos são particularmente resistentes à deterioração. Em solos ácidos e em condições não oxidativas, os esporos podem permanecer com as paredes intactas por centenas ou mesmo milhares de anos, mantendo todas as características morfológicas que permitem a sua identificação, porém sem conteúdo celular e, portanto, não viáveis.

#### 4 Metodologia de Estudo

Um problema metodológico da análise de bancos de esporos de samambaias e licófitas são as diferentes técnicas que mostram o número total de esporos de um perfil e as que mostram quais os esporos que são viáveis. Por definição, bancos de esporos são reservatórios de esporos viáveis, portanto ao estudá-los é necessário não apenas identificar e quantificar os esporos do perfil, mas também determinar quantos entre eles estão aptos para germinar. Os estudos em bancos de esporos utilizam técnicas de análise do material contido nestes reservatórios, aliadas às metodologias de germinação dos esporos.

Os esporos de um perfil podem ser identificados e quantificados com a utilização de

técnicas palinológicas tradicionais para tratamento e análise de sedimentos e comparação com material de referência e literatura, porém essas técnicas destroem o conteúdo dos esporos, e portanto não servem para quantificar os esporos viáveis. Pires *et al.* (1998) propõem uma técnica alternativa, onde o mesmo tratamento retira os esporos do solo, sem que eles percam seu conteúdo celular e sua viabilidade. Esta técnica permitiria a análise qualitativa e quantitativa pela análise da morfologia dos esporos, e também a avaliação da viabilidade através da germinação dos esporos em parte de uma mesma amostra. Essa técnica nunca foi utilizada em outras análises de bancos, provavelmente por ser muito trabalhosa.

A solução normalmente utilizada é a coleta de duas amostras paralelas em um mesmo ponto a ser analisado: uma para a análise palinológica e outra para a análise da viabilidade, através da germinação dos esporos.

A análise palinológica da amostra utiliza os procedimentos físico-químicos clássicos para sedimentos (Faegri & Iversen, 1975; Ybert *et al.*, 1992) e acetólise (Erdtman, 1952, 1960). A quantificação dos esporos nas amostras é feita pela técnica de introdução de esporos de *Lycopodium* exótico (Stockmarr, 1971). Para cada amostra são montadas lâminas permanentes, utilizando-se o método de Kisser, 1935 *apud* Erdtman (1952). A contagem dos esporos é feita por todo o campo com o auxílio de microscópio, no mínimo em três lâminas, e no máximo em quinze lâminas, até atingir um valor total pré-estabelecido de tipos de esporos, normalmente entre 200 e 500. Os tipos polínicos são identificados por comparação com material de referência, através da sua forma, tamanho e, principalmente, elementos esculturais da superfície (Erdtman, 1969; Tryon & Lugardon, 1990). São então calculadas a porcentagem de esporos presentes na amostra e a porcentagem de cada tipo de esporo.

O método mais usado para aferir a viabilidade dos esporos é a observação direta da sua germinação quando amostras do solo são colocadas sob luz e em temperaturas semelhantes àquelas encontradas em seu habitat (Dyer & Lindsay 1992; Esteves & Dyer 2003; Lindsay 1995; Simabukuro, 1998b, 1999).

Isso gera um segundo problema. É possível quantificar quantos esporos germinam por volume da amostra, mas é extremamente difícil determinar a quais espécies pertencem os gametófitos resultantes da germinação. Uma das necessidades fundamentais nos trabalhos com bancos é a identificação dos esporos germinados em amostras de solo, nas

fases iniciais do processo. Daí a importância de se estabelecer características que permitam a identificação de gametófitos das espécies coletadas nos levantamentos prévios nos cerrados.

De um modo geral, os conhecimentos disponíveis e considerados pelos taxonomistas em estudos sobre samambaias e licófitas, são baseados em caracteres do esporófito adulto e maduro. Isso é consequência do fato que os esporófitos representam a fase duradoura do ciclo de vida destas plantas, o que os torna mais facilmente observados na natureza. São poucos os autores que incluem em seus trabalhos discussões sobre a importância dos caracteres do gametófito jovem para a taxonomia e filogenia das samambaias e licófitas (Cousens *et al.*, 1985; Dyer & Lindsay 1992; Esteves & Dyer, 2003; Greer & McCarthy, 1999; Holttum, 1938; Lindsay 1995; Pickett, 1914). Estas informações indicam a necessidade de estudos básicos sobre a ontogenia dos gametófitos e esporófitos, importantes não só pelos trabalhos de taxonomia, mas também para dados de levantamento florísticos, ecologia e fisiologia que muitas vezes são incompletos ou acabam por serem interrompidos por falta de identificação do material.

As tentativas da utilização de gametófitos para determinar características taxonômicas das samambaias e licófitas tem tido um sucesso parcial, principalmente porque algumas características do desenvolvimento não são constantes, e variações das condições da cultura também influenciam a morfologia. O alto grau de plasticidade do gametófito é vantajoso para o estabelecimento da espécie no ambiente; entretanto, constitui uma dificuldade para a identificação do material pelo coletor.

Mais recentemente, surgiu uma alternativa para a identificação dos gametófitos, e conseqüentemente, para a identificação dos esporos viáveis que estavam contidos nas amostras de solo. O sequenciamento de plastídios *rbcL*, obtidos do DNA de gametófitos permite a diferenciação de diferentes espécies e tornou-se uma ferramenta com grande potencial na exploração da ecologia de samambaias e licófitas (Schneider & Schuettelpelz, 2006).

## 5 Conclusão

Bancos de esporos do solo oferecem a possibilidade de restauração *in situ* de populações ameaçadas, particularmente onde o declínio tenha sido recente e provocado por atividades humanas.

Conservação *in situ* de uma espécie, mantida no seu habitat, é sempre preferível às coleções *ex situ*, mas a manutenção do habitat pode não ser suficiente onde a população já foi seriamente reduzida em tamanho. Pode ser possível induzir a regeneração espontânea daquela população criando as condições certas para os bancos de esporos do solo. A perturbação artificial do solo e, talvez, a criação de micro-habitats para proporcionar sombra, umidade, estabilidade do substrato e proteção contra a concorrência, pode permitir o estabelecimento de gametófitos e posteriormente de esporófitos jovens. Deste modo, uma população gravemente empobrecida pode ser aumentada com os indivíduos que possuem os genótipos nativos daquele local. Há também a possibilidade de que populações regeneradas *in situ* incluam genótipos aparentemente perdidos, mas preservados no banco de esporos, aumentando a diversidade genética e, assim, o vigor da população. Teoricamente, pode até mesmo ser possível, deste modo, obter uma população, ou até mesmo uma espécie, que recentemente se tornou extinta.

Como já demonstrado, as indicações são de que os bancos de esporos do solo são uma característica importante da estratégia reprodutiva de muitas samambaias. Para compreender corretamente o papel dos bancos de esporos na natureza e seu potencial para a conservação, é necessário muito mais informação. É preciso saber mais sobre a distribuição geográfica, ecológica e taxonômica de bancos de esporos persistentes no solo, como também conhecer se eles são restritos a determinadas famílias, certos habitats ou condições climáticas específicas. É necessário mais pesquisa para compreender como a formação de um banco de esporos do solo se relaciona a fatores sazonais, como frio, seca e fogo. Precisamos saber mais sobre como esporos de diferentes espécies de samambaias e licófitas entram e se movem através do solo em uma variedade de espécies e habitats.

Há muito que pesquisar sobre a fisiologia da dormência, incluindo o envelhecimento, a germinação e os fatores que afetam a sobrevivência no solo, para que se possa estimar a idade potencial de um banco de esporos e as condições necessárias para o estabelecimento dos mesmos. Em tais investigações, não se deve supor que todas as espécies são semelhantes, pois é provável que as samambaias e licófitas sejam tão diversas em suas estratégias de estabelecimento como em outros aspectos de sua biologia e na morfologia.

## 6 Referências

- Clymo, R.S. & Duckett J.G. 1986. Regeneration of *Sphagnum*. *New Phytology*, 102: 589–614.
- Cousens, M.I., Lacey, D. G. & Kelly, E.M. 1985. Life-History Studies Of Ferns - A Consideration of Perspective. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 86: 371-380.
- de Groot, G.A.; During, H.J.; Ansell S.W.; Schneider, H.; Bremer, P.; Wub,s E.R.J.; Maas, J.W.; Korpelainen, H. & Erkens, R.H.J. 2012. Diverse spore rains and limited local exchange shaped fern genetic diversity in a recently created habitat colonized by long-distance dispersal. *Annals of Botany*, 109: 965-978.
- During, H. J. & Horst, B. 1983. The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. *Lindbergia*, 9: 57–64.
- During, H.J.; Bruges, M; Cros, R.M. & Lloret, F. 1987. The diaspore banks of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. *Lindbergia*, 13: 137–149.
- Dyer, A.F. 1994. Natural soil spore banks - can they be used to retrieve lost ferns? *Biodiversity and Conservation*, 3:160-175.
- Dyer, A.F. & Lindsay S. 1992. Soil spore banks of temperate ferns. *American Fern Journal*, 82: 89-122.
- Dyer, A.F. & Lindsay S. 1996. Soil spore banks - a new resource for conservation. In: CAMUS, J.M; GIBBY, M. & JOHNS, R.J. (eds.). *Pteridology in Perspective*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, p. 153-160.
- Erdtman, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*. Angiosperms. Almqvist and Wiksell, Stockholm, 539 p.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54: 561-564.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores*. Munksgaard, Copenhagen, 486p.
- Esteves, L. M. & Dyer, A.F. 2003. The vertical distributions of live and dead fern spores in the soil of a semi-natural woodland in Southeast Scotland and their implications for spore movement in the formation os soil spore banks. In: CHANDRA, S. & SRIVASTAVA, M. (Org.). *Pteridology in the New Millenium*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p. 261-282.
- Esteves, L. M. & Felipe, G.M. 1985. Fotossensibilidade de esporos de pteridofitas dos cerrados. *Revista Brasileira de Botânica*, 8: 219-222.
- Esteves, L. M. & Felipe, G.M. 1991. Efeito de luz na germinação de esporos de *Polypodium latipes*. *Hoehnea*, 18: 53-59.
- Esteves, L.M.; Melhem, T.S. & Felipe, G.M. 1985. Germination and morphology of spores of *Trichipteris corcovadensis*. *American Fern Journal*, 75: 92-102.
- Faegri, K. & Iversen, J. 1975. *Text-book of pollen analysis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 295p.
- Fenner, M. 1995. Ecology of seed banks. In: KIGEL, J. & GALILI, G. (eds.). *Seed development and germination*. Marcel Dekker, New York, p.507-528.
- Greer, G. K. & McCarthy, B. C. 1999. Gametophytic plasticity among four species of ferns with contrasting ecological distributions. *International Journal of Plant Sciences*, 160: 879-886.
- Guimarães, T.B. & Felipe, G.M. 1999. The survival and establishment potential of spores of *Cyathea delgadii* Sternb. in soils from Itirapina and Moji Guaçu (SP), Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 22: 385-390.
- Hamilton, R.G. 1988. The significance of spore banks in natural population of *Athyrium pycnocarpon* and *A. thelypteroides*. *American Fern Journal*, 78: 96-104.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, 892 p.
- Holttum, R. E. 1938. The ecology of tropical pteridophytes. In: VERDOORN, F. (ed.). *Manual of pteridology*. M. Nijhoff, The Hague. 433p.
- Lindsay, S. 1995. Soil spore banks and conservation. In: DYER, A.F. & LINDSAY, S. (eds.). *The ecology and conservation of Scotland's rare ferns*. *Pteridologist*, 2: 278-298.
- Lindsay, S.; Sheffield, E. & Dyer, A.F. 1995. Dark germination as a factor limiting the formation of soil spore banks by bracken. In: SMITH, R.T. & TAYLOR, J.A. (eds.). *Bracken: an Environmental Issue*, International Bracken Group, Aberystwyth, Wales, p. 47-51.
- Lloyd, R.M. & Klekovsky, E.J. 1970. Spore germination and viability in Pteridophyta: evolutionary significance of chlorophyllous spores. *Biotropica*, 2:129-137.
- McGrow, J.B. 1987. Seed bank properties of an Appalachian *Sphagnum* bog and the model of the depth distribution of viable seeds. *Canadian Journal of Botany*, 65: 2028-2035.
- Milberg, P. 1991. Fern spores in a grassland soil. *Canadian Journal of Botany*, 69: 831–834.
- Miller, J. H. 1968. Fern gametophytes as experimental material. *Botanical Review*, 34: 361-440.
- Moran, R.C. 2008. Diversity, Biogeography and floristics. In: RANKER, T.A. & HAUFLE, C.H. (eds.). *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, p.417-461.
- Pickett, F.L. 1914. Some ecological adaptations of certain fern prothallia - *Camptosorus rhizophyllus* Link., *Asplenium platyneuron* Oakes. *American Journal of Botany*, 1:477-498.
- Pires, I.S.O.; Simabukuro, E.A.; Esteves, L.M. & Felipe, G.M. 1998. Method for the extraction of live fern spores from soil. *Hoehnea*, 25: 187-194.
- Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Wolf, P.G.; Schneider, H.; Smith, A.R. & Cranfill, R. 2004. Phylogeny and evolution of the ferns (Monilophytes) with a focus on the early Leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany*, 91:1582-1598.
- Pryer, K.M.; Smith, A.R. & Skog, J.E. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and rbcL sequences. *American Fern Journal*, 85:205-282.
- Raghavan, V. 1989. *Developmental biology of fern gametophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, 361 p.
- Ramirez-Trejo, M.; Pérez-Garca, B. & Orozco-Segovia A. 2004. Analysis of fern spore banks from the soil of three vegetation types in the central region of Mexico. *American Journal of Botany*, 91: 682-688.
- Ranal, M. 1999. Estado da arte e perspectivas da Pteridologia no Brasil: ecologia e fisiologia. In: *Congresso Brasileiro de Botânica*, 50. Blumenau, Anais: 310-311.
- Ranal, M.A. 2003. Soil spore bank of ferns in a gallery forest of the Ecological Station of Panga, Uberlândia, MG, Brazil. *American Fern Journal*, 93: 97-115.
- Ranal, M. A. 2004. Bark spore bank of ferns in a gallery forest of the Ecological Station of Panga, Uberlândia-MG, Brazil. *American Fern Journal*, 94: 57-69.
- Roberts, H.A. 1981. Seed bank in soils. *Advances in Applied Biology*, 6: 1-55.

- Roos, M. 1996. Mapping the world's pteridophyte diversity – systematics and flora. In: CAMUS, J.M., GIBBY, M. & JOHNS, R.J. (eds.). *Pteridology in perspective*. Royal Botanical Garden, Kew, p. 29-42.
- Rydgren, K. & Hestmark, G. 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany*, 75: 121–128.
- Schneider, H. & Schuettpelz, E. 2006. Identifying fern gametophytes using DNA sequences. *Molecular Ecology Notes*, 6: 989–991.
- Simabukuro, E.A.; Begovacz, A.; Esteves, L.M. & Felipe, G.M. 1999. Fern spore bank at Pedregulho (Itirapina, São Paulo, Brazil). *Revista Brasileira de Biologia*, 59:131–139.
- Simabukuro, E. A.; Dyer, A. F. & Felipe, G. M. 1998a. The effect of sterilization and storage conditions on the viability of the spores of *Cyathea delgadii* Sternb. *American Fern Journal*, 88: 72-80.
- Simabukuro, E.A.; Esteves, L.M. & Felipe, G.M. 1993. Fotoblastismo de pteridófitas de mata ciliar. *Insula*, 22: 177-186.
- Simabukuro, E.A.; Esteves, L.M. & Felipe, G.M. 1998b. Analysis of a fern spore bank in Southeast Brazil. *Hoehnea*, 25: 45-57.
- Simabukuro, E.A.; Esteves, L.M. & Felipe, G.M. 1998c. Fern spore morphology and spore rain of a preserved cerrado region in southeast Brazil (Reserva Biológica e Estação experimental de Moji Guaçu, São Paulo). *American Fern Journal*, 88: 114-137.
- Simabukuro, E.A.; Esteves, L. M. & Felipe, G.M. 2000. Fern spore rain collected at two different heights at Moju Guaçu (São Paulo, Brazil). *Fern Gazette*, 16: 147-166.
- Smith, A.R.; Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Korall, P.; Schneider, H. & Wolf, P.G. 2008. Fern classification. In: RANKER, T.A. & HAULFER, C.H. (eds.) *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 417-461.
- Stockmarr, J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, 13: 615-621.
- Tryon, A.F. & Lugardon, B. 1990. *Spores of the Pterydophyta*. Springer Verlag, New York, 648p.
- Tryon, R.M. & Tryon, A.F. 1982. *Ferns and allied plants - with special reference to Tropical America*. Springer-Verlag, New York, 857 p.
- Wolf, P.G.; Schneider, H. & Ranker, T.A. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *Journal of Biogeography*, 28: 263-270.
- Ybert, J.P.; Salgado-Labouriau, M.L.; Barth, O.M.; Lorscheiter, M.L.; Barros, M.A.; Chaves, S.A.M.; Luz, C.F.P., Ribeiro, M.; Scheel, R. & Vicentini, K. 1992. Sugestões para padronização da metodologia empregada em estudos palinológicos do Quaternário. *Revista do Instituto Geológico de São Paulo*, 13: 47-49.