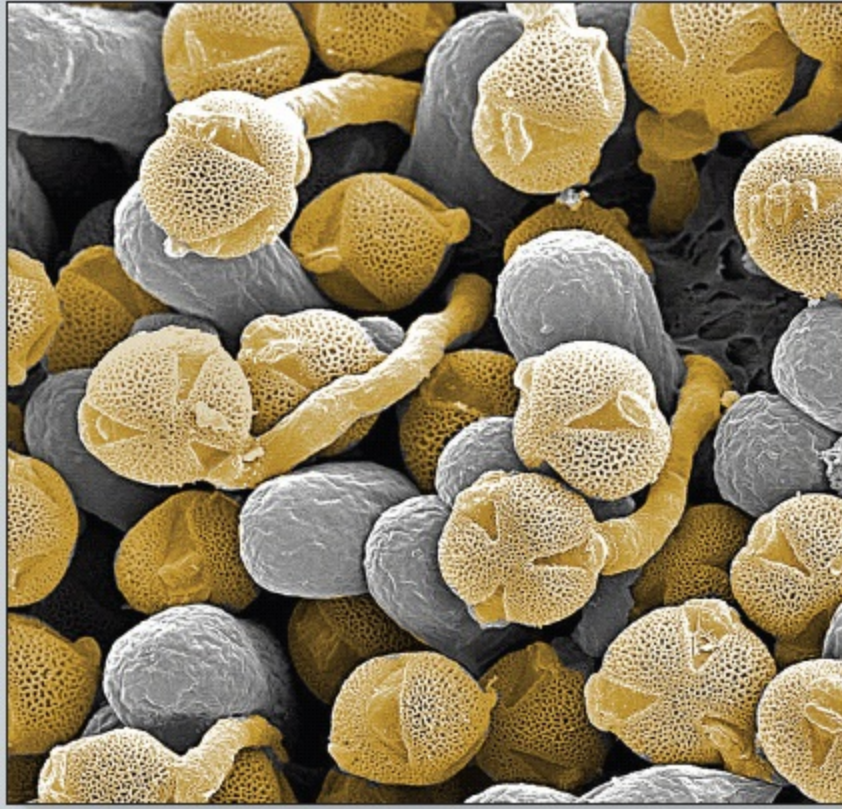


Introdução às Angiospermas



Polinização. As abelhas forrageiras (*Bombus fervidus*) depositaram os grãos de pólen de muitas flores de *Mimulus ringens* (Scrophulariaceae) sobre o estigma (em cinza) de uma única flor. Alguns dos grãos de pólen (em amarelo) germinaram formando tubos polínicos, os quais transportam os gametas masculinos aos óvulos localizados no interior da flor. Grãos de pólen de diferentes doadores frequentemente fecundam óvulos adjacentes, que resultam em descendentes geneticamente distintos dentro do fruto.

SUMÁRIO

Diversidade no filo Anthophyta

A flor

Ciclo de vida das angiospermas

As angiospermas – as plantas com flores – representam a maior parte das plantas modernas do mundo visível. Árvores, arbustos, gramados, jardins, plantações de trigo e de milho, flores do campo, frutas e verduras na mercearia, o brilho salpicado de cores na janela da florista, o gerânio

nos corredores dos prédios, a lentilha-d'água e as ninfeias, a valisnéria e os juncos, os cactos como *Carnegiea gigantea* e *Opuntia* – qualquer lugar em que estejamos, as plantas com flor também estarão.

Diversidade no filo Anthophyta

As angiospermas representam o filo Antófitas, o qual inclui, pelo menos, 300.000 espécies, podendo chegar a 450.000 espécies, sendo assim, de longe, o maior filo de organismos fotossintetizantes. Nas suas características vegetativas e florais, as angiospermas são extremamente diversas. Em tamanho, elas variam de lentilhas-d'água, que são plantas simples, flutuadoras, muitas vezes mal alcançando 1 mm de comprimento, a espécies arbóreas como *Eucalyptus*, de mais de 100 m de altura, com troncos de aproximadamente 20 m de diâmetro (Figuras 19.1 e 19.2). Algumas angiospermas são escandentes, alcançando a altura da copa das plantas da floresta tropical, enquanto outras são epífitas que crescem naquelas copas. Muitas angiospermas, como os cactos, são adaptadas a crescerem em regiões extremamente áridas. Por mais de 100 milhões de anos, as plantas com flor têm dominado o ambiente terrestre.

Em termos de sua história evolutiva, as angiospermas são um grupo de plantas com sementes com características especiais: flores, frutos e um ciclo de vida distinto, que as tornam diferentes de todas as outras plantas. Neste capítulo, abordaremos essas características e sua importância e, no capítulo seguinte, discutiremos a evolução das angiospermas. A estrutura e o desenvolvimento do corpo das angiospermas (esporófito) serão contemplados com mais detalhes na Seção 5.

As angiospermas compartilham tantas características únicas que é evidente que são monofiléticas (derivadas de um único ancestral comum). Elas compreendem inúmeras linhas evolutivas, algumas com apenas poucos membros, e duas muito grandes, as classes Monocotyledonae (monocotiledôneas), com pelo menos 90.000 espécies (Figura 19.3) e as Eudicotyledonae (eudicotiledôneas), com pelo menos 200.000 espécies (Figura 19.4). As monocotiledôneas incluem plantas familiares como gramas, lírios, íris, orquídeas, taboas e palmeiras, bem como arroz e bananas. As eudicotiledôneas são mais diversificadas, incluindo quase todas as árvores e os arbustos que conhecemos (com exceção das coníferas) e muitas ervas (plantas não lenhosas). Outros grupos de plantas primitivas com flor, que não são monocotiledôneas, nem eudicotiledôneas, serão discutidos no Capítulo 20. Antigamente essas plantas eram agrupadas com as eudicotiledôneas como “dicotiledôneas”, porém sabemos hoje que esse é um sistema artificial de classificação que, simplesmente, salienta as diferenças das monocotiledôneas das demais angiospermas. As características principais das monocotiledôneas e das eudicotiledôneas estão indicadas na Tabela 19.1.

PONTOS PARA REVISÃO

Após a leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder às seguintes questões:

1.	O que é uma flor e quais são as suas partes principais?

2. Cite algumas das variações existentes na estrutura floral.
3. Por qual processo as angiospermas formam microgametófitos (gametófitos masculinos)? Quanto esses processos são semelhantes ou diferentes daqueles que dão origem aos megagametófitos (gametófitos femininos)?
4. Qual é a estrutura ou composição do microgametófito maduro em angiospermas? E do megagametófito maduro?
5. Descreva a dupla fecundação nas angiospermas. Quais são os produtos desse processo?

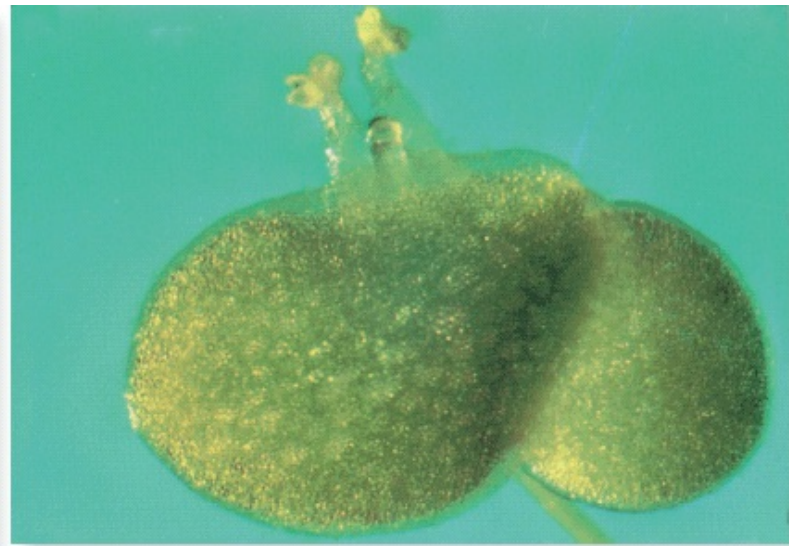


19.1 Árvores gigantes de *Eucalyptus*. As árvores de *Eucalyptus regnans* aqui mostradas estão crescendo em Dandenong Ranges, no sudoeste da Austrália. No fim do século 19 foram relatadas alturas acima de 150 m para esses eucaliptos. Durante uma única estação, cada árvore pode produzir mais de um milhão de flores brancas. Muitas das matas remanescentes de *E. regnans* estão sendo destruídas pelo corte da madeira.

Em termos de seu modo de nutrição, quase todas as angiospermas são de vida livre, mas existem algumas parasitas e mico-heterotróficas. Há cerca de aproximadamente 200 espécies de monocotiledôneas parasitas e cerca de 2.800 espécies de eudicotiledôneas parasitas, incluindo o visgo, *Viscum album* (ver Figura 20.27), *Cuscuta* (Figura 19.5A) e *Rafflesia* (Figura 19.5B). As plantas com flor que são parasitas formam órgãos de absorção especializados, denominados haustórios, que penetram nos tecidos de seus hospedeiros. As plantas *mico-heterotróficas* são aclorofiladas e, por isso, não fazem fotossíntese, tendo relações de dependência obrigatória com fungos micorrízicos, os quais estão associados a uma segunda planta, neste caso, uma planta angiosperma clorofilada, que faz fotossíntese. O fungo forma uma ponte de ligação que transfere carboidratos da planta fotossintetizante (autotrófica) para a mico-heterotrófica – por exemplo, *Monotropa uniflora*, conhecida como cachimbo-indiano (Figura 19.5C).



A



B

19.2 Lentilha-d'água. As lentilhas-d'água ou lemnas (família Lemnaceae) são as menores plantas com flor. **A.** Uma abelha é vista aqui descansando sobre uma densa camada flutuante de três espécies de lentilhas-d'água. As plantas maiores são *Lemna gibba*, com 2 a 3 mm de comprimento; as menores são duas espécies de *Wolffia*, com até 1 mm de comprimento. **B.** Planta em flor de *L. gibba*: dois estames e um estilete projetam-se de uma bolsa na superfície superior da planta.



A



B



C

19.3 Monocotiledôneas. **A.** As sépalas e as pétalas das flores de íris são similares na coloração. Extensivamente usadas como ornamental em jardins e como flores de corte, as íris pertencem à família Iridaceae. **B.** Flores e frutos da bananeira (*Musa x paradisiaca*). A flor de bananeira tem um ovário ínfero, e o ápice do fruto apresenta uma grande cicatriz deixada por partes que caem da flor. **C.** *Trillium erectum*, um membro da família Trilliaceae, as sépalas são verdes e as pétalas vermelhas. Como é típico de flores de monocotiledôneas, as sépalas e as pétalas são sempre em número de três.



A



B



C

19.4 Eudicotiledôneas. **A.** Saguaro (*Carnegiea gigantea*). Os cactos, com aproximadamente 2.000 espécies, são uma família quase exclusivamente do Novo Mundo. Os caules grossos e carnosos, os quais armazenam água, contêm cloroplastos e assumiram a função de fotossíntese das folhas. **B.** *Hepatica nobilis* var. *obtusata*, sinônimo *Anemone americana* (Ranunculaceae) cujas flores aparecem em florestas decíduas no início da primavera. As flores não têm pétalas, mas apresentam seis a dez sépalas e numerosos estames e carpelos de arranjo espiralado. **C.** Papoula-da-califórnia (*Eschscholzia californica*, Papaveraceae), com pétalas de cor laranja forte, é a flor símbolo do estado da Califórnia (EUA) e é protegida por lei.

Tabela 19.1 Principais diferenças entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas.

Características	Monocotiledôneas	Dicotiledôneas
Partes florais	Três elementos (em geral)	Quatro ou cinco elementos (em geral)
Pólen	Monoaperturados (com um poro ou sulco)	Triaperturados (com três poros ou sulcos)
Cotilédones	Um	Dois
Venação foliar	Frequentemente paralela	Frequentemente reticulada
Feixes vasculares primários no caule	Arranjo disperso	Arranjo em anel
Crescimento secundário verdadeiro, com câmbio vascular	Raro	Comumente presente

A flor

A flor é um sistema caulinar determinado – ou seja, um ramo que cresce por um tempo limitado – com esporófilos, os quais são folhas que portam esporângios (Figura 19.6). O nome “angiosperma” deriva da palavra grega *angeion*, que significa “vaso” ou “recipiente” e *sperma*, que significa “semente”. A estrutura que define a flor é o carpelo – o “vaso”. O *carpelo* contém os óvulos, os quais se desenvolvem em sementes após a fecundação, enquanto o carpelo se desenvolve na parede do fruto.

As flores podem estar agrupadas de diversas maneiras, formando agregados denominados *inflorescências* (Figuras 19.7 e 19.8). O eixo da inflorescência ou da flor solitária é conhecido como *pedúnculo*, enquanto o eixo das flores individuais de uma inflorescência é denominado *pedicelo*. A parte do eixo na qual as peças da flor estão inseridas é denominada *receptáculo*.

A flor consiste em partes estéreis e partes férteis ou reprodutivas, originadas no receptáculo

Muitas flores incluem dois conjuntos de apêndices estéreis, as *sépalas* e as *pétalas*, que estão ligados ao receptáculo abaixo das partes férteis da flor, os *estames* e *carpelos*. As sépalas surgem abaixo das pétalas, e os estames, abaixo dos carpelos. Coletivamente, as sépalas formam o *cálice*, e as pétalas, a *corola*. As sépalas e pétalas são, essencialmente, uma estrutura do tipo folha. Em geral, as sépalas são verdes e relativamente espessas, e as pétalas são de cores fortes e mais finas, embora em muitas flores ambos os verticilos (um verticilo é um círculo das partes florais de mesmo tipo) sejam similares em cor e textura. O cálice (as sépalas) e a corola (as pétalas) juntos formam o *perianto*.

Os estames – partes da flor que portam o pólen, coletivamente denominados *androceu* (“casa do homem”) – são microsporófilos. Em geral, nas angiospermas, o estame consiste em um pedúnculo delgado ou *filete*, em cuja extremidade se apresenta uma *antera* bilobada, contendo quatro microsporângios ou *sacos polínicos* em dois pares – uma característica que pode ser usada para definir as angiospermas.



A

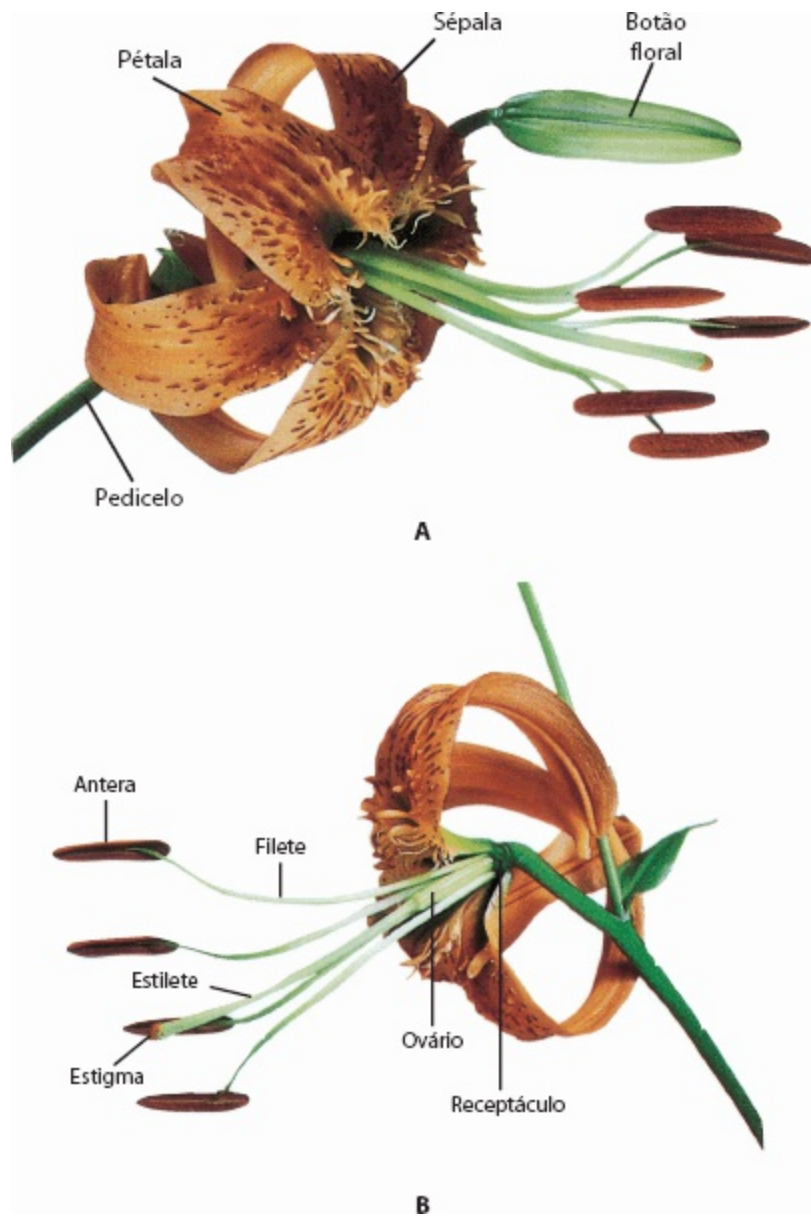


B



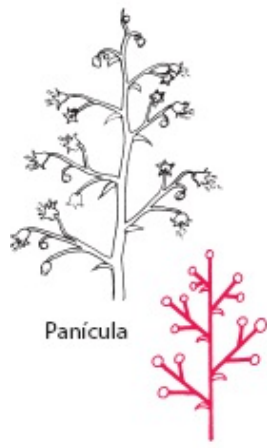
C

19.5 Angiospermas parasitas e mico-heterotróficas. Essas plantas têm pouca ou nenhuma clorofila e obtêm seu alimento de outras plantas que realizam fotossíntese. **A.** *Cuscuta* (*Cuscuta salina*), planta parasita de coloração amarelada ou alaranjada; pertence à família das ipomeias (Convolvulaceae). **B.** *Rafflesia arnoldii*, a maior planta parasita do mundo, cresce em Sumatra. As plantas desse gênero são parasitas das raízes de um membro da família da videira (Vitaceae). Existem mais de 3.000 espécies de angiospermas parasitas, com representantes em 17 famílias. **C.** O cachimbo-indiano (*Monotropa uniflora*) é uma mico-heterotrófica que não tem cloroplastos e obtém seu alimento das raízes de outra angiosperma fotossintetizante, por meio das hifas do fungo associadas a suas raízes.



19.6 Partes de uma flor de lírio. **A.** Uma flor intacta de lírio (*Lilium henryi*). Em algumas flores, como as de lírio, as sépalas e as pétalas são semelhantes entre si, e as partes do perianto – o conjunto de sépalas e pétalas – podem ser referidas como *tépalas*. Observe que as sépalas são ligadas ao receptáculo abaixo das pétalas. **B.** Duas tépalas e dois estames foram removidos para evidenciar o ovário. O gineceu consiste em ovário, estilete e estigma. O estame consiste em filete e antera. Observe que as sépalas, as pétalas e os estames são ligados ao receptáculo abaixo do ovário, o qual é composto, na flor de lírio, por três carpelos fusionados. Tal flor é chamada hipógina.

Os carpelos – partes da flor que portam os óvulos e são coletivamente conhecidas como o *gineceu* (“casa da mulher”) – são megasporófilos, que se dobram ao longo do seu comprimento e portam um ou mais óvulos. Uma dada flor pode conter um ou mais carpelos, os quais podem ser separados ou fusionados, em parte ou na totalidade. Algumas vezes, o carpelo individual ou o grupo de carpelos fusionados é denominado *pistilo*.* A palavra “pistilo” vem do latim *pistillu*, instrumento com forma semelhante à mão-do-pilão, que os farmacêuticos usavam para triturar substâncias até se tornarem pó no almofariz ou graal.



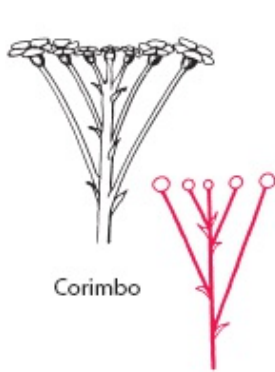
Panícula



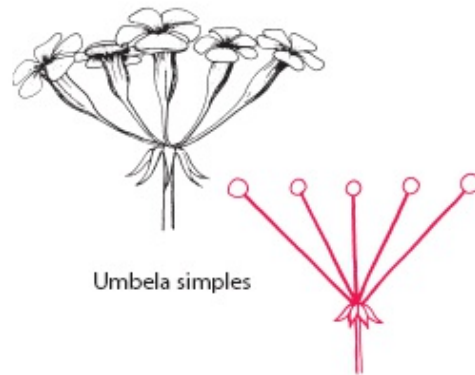
Espiga



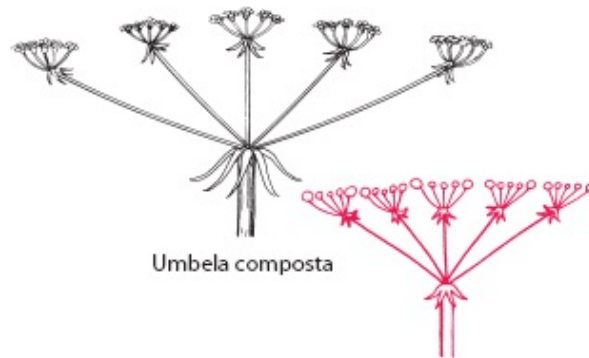
Racemo



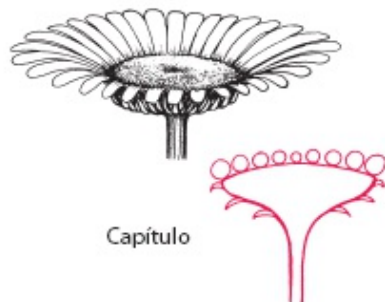
Corimbo



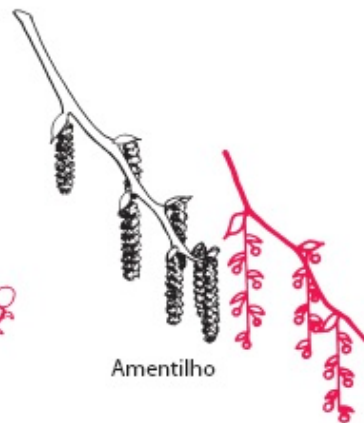
Umbela simples



Umbela composta



Capitulo



Amentilho

19.7 Tipos de inflorescência. Ilustrações de alguns tipos comuns de inflorescência encontrados nas angiospermas, acompanhados por um diagrama simplificado (em cores).



A



B



C



D



E

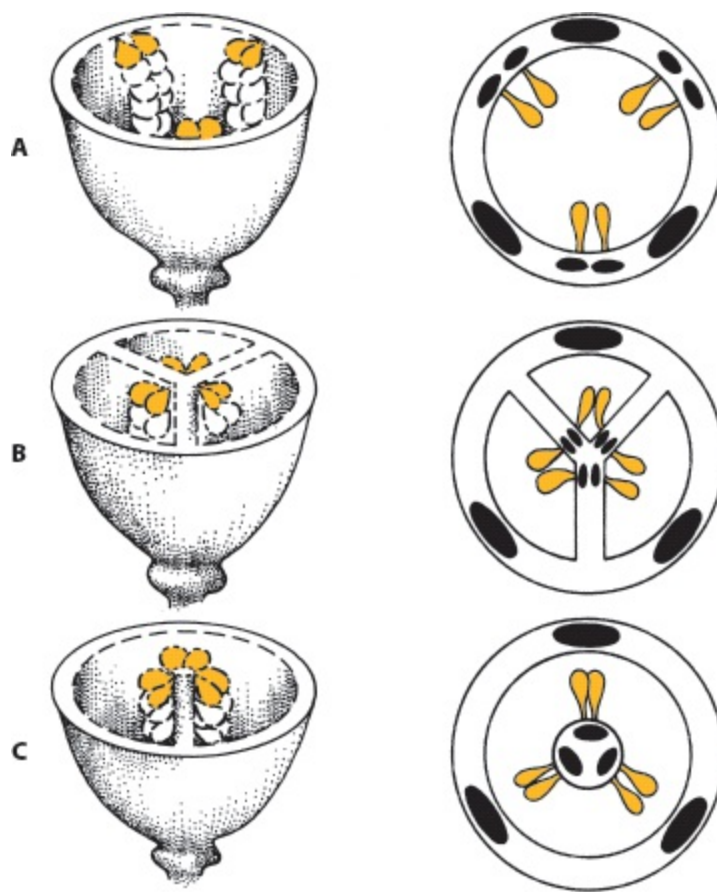
19.8 Exemplos de inflorescência. Inflorescências de (A) estrela-cadente (*Dodecatheon meadia*, Primulaceae), (B) linária (*Linaria vulgaris*, Scrophulariaceae), (C) lupino-azul (*Lupinus diffusus*, Leguminosae), (D) sino-azul-da- virginia (*Mertensia virginica*, Boraginaceae) e (E) cicuta-da-europa (*Cicuta maculata*, Apiaceae). Usando a Figura 19.7 como guia, você pode identificar os tipos de inflorescência mostrados aqui?

Individualmente, as flores podem apresentar o total de até quatro verticilos de apêndices. De fora para dentro, os verticilos são as sépalas (coletivamente, o cálice); as pétalas (coletivamente, a corola); os estames (coletivamente, o androceu); e os pistilos ou carpelos (coletivamente, o gineceu).

Na maioria das flores, os carpelos individuais ou grupos de carpelos fusionados são diferenciados em três partes: uma parte superior, o *estigma*, o qual recebe o pólen; uma parte intermediária, o *estilete*, por meio do qual o tubo polínico cresce; e, uma parte inferior, o *ovário*, o qual contém os óvulos. Em algumas flores não há um estilete distinto. Se os carpelos são fusionados, pode haver um estilete comum ou cada carpelo pode manter o seu separadamente. O ovário comum de tais carpelos fusionados é, geralmente, subdividido em dois ou mais *lóculos* – câmaras do ovário que contém os óvulos. O número de lóculos é frequentemente relacionado com o número de carpelos do gineceu.

Os óvulos fixam-se ao ovário pela placenta

A porção do ovário onde se originam os óvulos e na qual eles se mantêm fixados até a maturidade é denominada *placenta*. O arranjo das placentas – conhecido como *placentação* –, e conseqüentemente dos óvulos, varia entre os diferentes grupos de plantas com flor (Figura 19.9). Em algumas, a placentação é *parietal*; isto é, os óvulos nascem sobre a parede do ovário ou de suas extensões. Em outras flores, os óvulos nascem de uma coluna central de tecido de um ovário, o qual se apresenta dividido em tantos lóculos quantos são os carpelos. Essa é a placentação *axilar*. Ainda em outras flores, a placentação é *central livre*, com os óvulos se originando de uma coluna central de tecido, que não está conectada por divisões com a parede do ovário. E, finalmente, em algumas flores, um único óvulo é encontrado na base (placentação *basal*) ou no ápice (placentação *apical*) de um ovário unilocular. Essas diferenças são importantes para a classificação das plantas com flores.



19.9 Placentação. Os três tipos de placentação aqui demonstrados, com os óvulos indicados em cor, são: **A.** parietal, **B.** axilar e **C.** central livre. Os feixes vasculares são apresentados como estruturas sólidas na parede do ovário. Não foram apresentadas as placentações basal e apical, cada uma delas com um único óvulo, na base ou no ápice de um ovário unilocular, respectivamente.

Há muitas variações na estrutura floral

A maioria das flores exibe tanto estames quanto carpelos, e tais flores, são chamadas *perfeitas* (bissexuadas). Se, por outro lado, estão ausentes os estames ou os carpelos, a flor é dita *imperfeita* (unissexuada), e, dependendo do órgão presente, as flores são denominadas *estaminadas* ou *carpeladas* (ou pistiladas) (Figura 19.10). Se há tanto flores estaminadas quanto carpeladas na mesma planta, como no milho (ver Figura 20.18B, C) e no carvalho, as espécies são denominadas *monoicas* (palavras de origem grega, *monos*, “único” e *oikos*, “casa”). Se as flores estaminadas e carpeladas são encontradas em plantas separadas, a espécie é denominada *dioica* (“duas casas”), como no salgueiro e no cânhamo (*Cannabis sativa*).

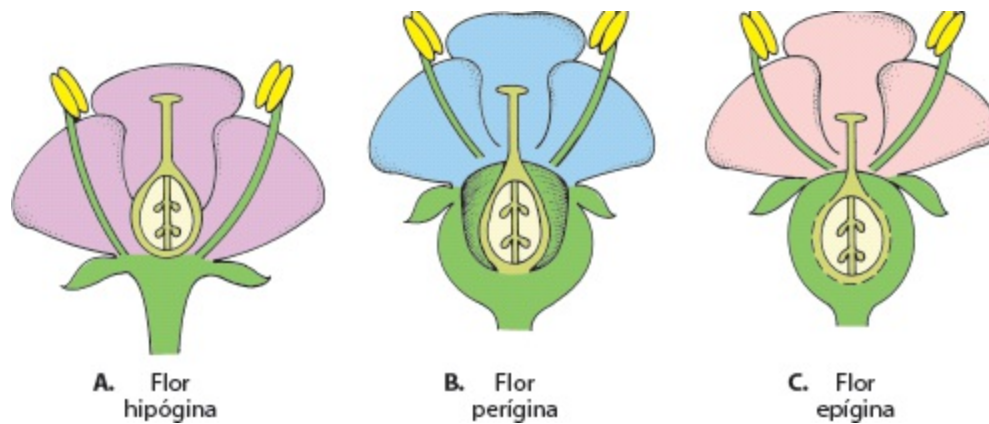
Qualquer um dos quatro verticilos florais – sépalas, pétalas, estames ou carpelos – pode faltar em flores de certos grupos vegetais. As flores que têm todos os quatro verticilos florais são denominadas *completas*. Se faltar qualquer verticilo, a flor é denominada *incompleta*. Assim, uma flor imperfeita, na qual está faltando estames ou carpelos, é também incompleta, porém, nem todas as flores incompletas são imperfeitas, pois elas podem apresentar tanto estames quanto carpelos.

Quanto à disposição, as partes florais podem estar arranjadas em espiral sobre um receptáculo um pouco alongado, ou as partes semelhantes – tais como as pétalas – podem estar inseridas em verticilo. As partes podem se unir com outros membros do mesmo verticilo (*conação*) ou com membros de outros verticilos (*adnação*). Um exemplo de adnação é a união dos estames com a corola (estames adnados à corola), a qual é muito comum e ocorre, por exemplo, em membros das

famílias das primulas (Primulaceae), das ipomeias (Convolvulaceae), das gencianas (Gentianaceae), do oficial-de-sala (Apocynaceae), da boca-do-leão (Plantaginaceae), da hortelã (Lamiaceae), da madressilva (Caprifoliaceae) e do mal-me-quer (Asteraceae ou Compositae). Quando as partes florais do mesmo verticilo não estão soldadas, os prefixos *apo-* (“separados”) ou *poli-* (“numerosos”) podem ser usados para descrever a condição. Quando as partes estão conadas (soldadas), empregam-se os prefixos *sin-* ou *sim-* (“junto”). Por exemplo, em um cálice apossépalo ou polissépalo, as sépalas não estão fusionadas; em um sinsépalo, as sépalas estão unidas.



19.10 Flores de carvalho. Flores estaminadas originadas sobre um amentilho alongado e amarelo, mostradas aqui em um ramo de carvalho (*Lithocarpus densiflorus*). As duas “bolotas” foram derivadas das flores carpeladas. A maioria dos membros da família dos carvalhos ou faias (Fagaceae), incluindo os carvalhos verdadeiros (*Quercus*), é monoica, significando que as flores estaminadas e carpeladas são separadas, porém se originam na mesma árvore.



19.11 Posição do ovário. Tipos de flores em famílias comuns de eudicotiledôneas mostrando diferenças na posição do ovário. **A.** Em Ranunculaceae, família do ranúnculo, as sépalas, pétalas e os estames estão inseridos abaixo do ovário e sem qualquer fusão; tais flores são denominadas hipóginas. **B.** Por outro lado, muitas Rosaceae, como as cerejeiras, têm ovário súpero, com as sépalas, as pétalas e os estames fusionados, compondo uma extensão do receptáculo, em forma de taça, chamada hipanto. Tais flores são denominadas períginas. **C.** As flores de outras plantas, como, por exemplo, de Apiaceae, a família da salsa, têm ovário ínfero, ou seja, as sépalas, as pétalas e os estames se inserem acima do ovário. Tais flores são denominadas epíginas.

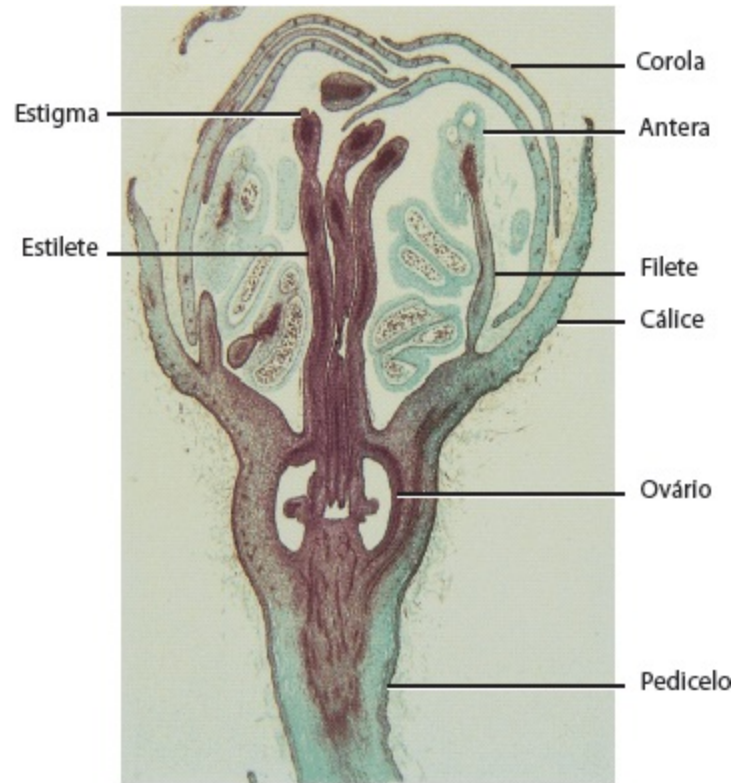
Além desta variação no arranjo das partes florais (espiralada ou verticilada), o nível de inserção das sépalas, das pétalas e dos estames no eixo floral varia em relação ao ovário ou ovários (Figura

19.11). Se as sépalas, as pétalas e os estames estão inseridos ao receptáculo abaixo do ovário, como no lírio, o ovário é denominado *súpero* (ver Figura 19.6). Em outras flores, as sépalas, as pétalas e os estames se inserem, visivelmente, próximo ao topo do ovário, o qual é *ínfero*. Condições intermediárias, nas quais parte do ovário é ínfero, também ocorre em vários tipos de plantas.

De acordo com os pontos de inserção do perianto e dos estames, há três categorias. Nas flores *hipóginas*, o perianto e os estames estão situados no receptáculo abaixo do ovário e livre deste e do cálice, como nos lírios (Figura 19.6); nas flores *epíginas*, o perianto e os estames estão situados acima do topo do ovário, como nas flores de maçã (Figura 19.12); nas flores *períginas*, os estames e as pétalas são adnados ao cálice e, assim, formam um tubo curto (*hipanto*), originado da base do ovário, como nas flores de cerejeira (Figura 19.13).



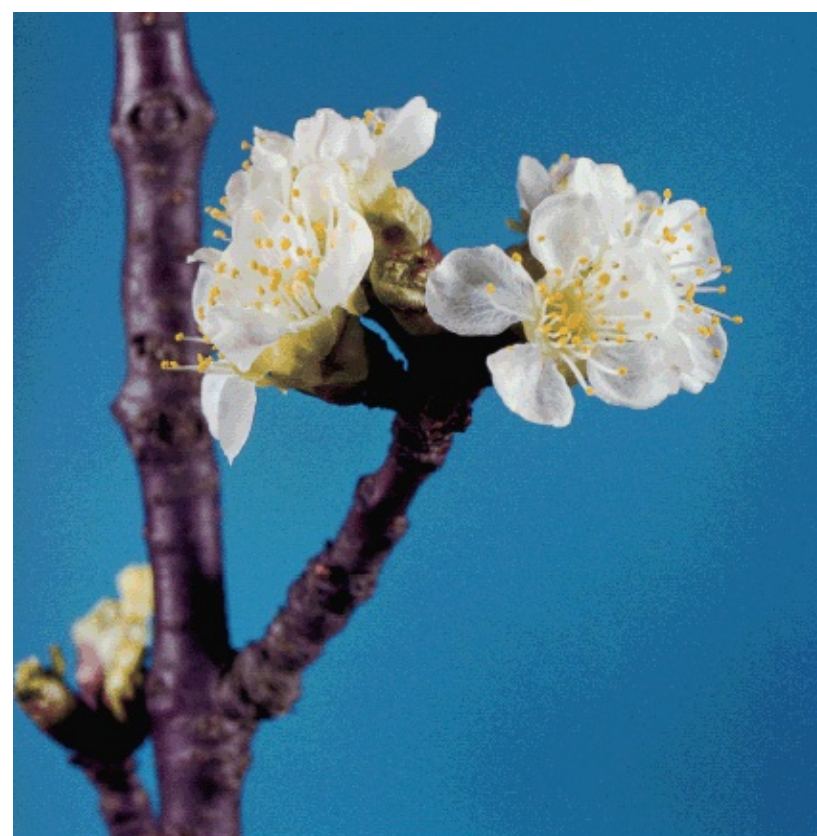
A



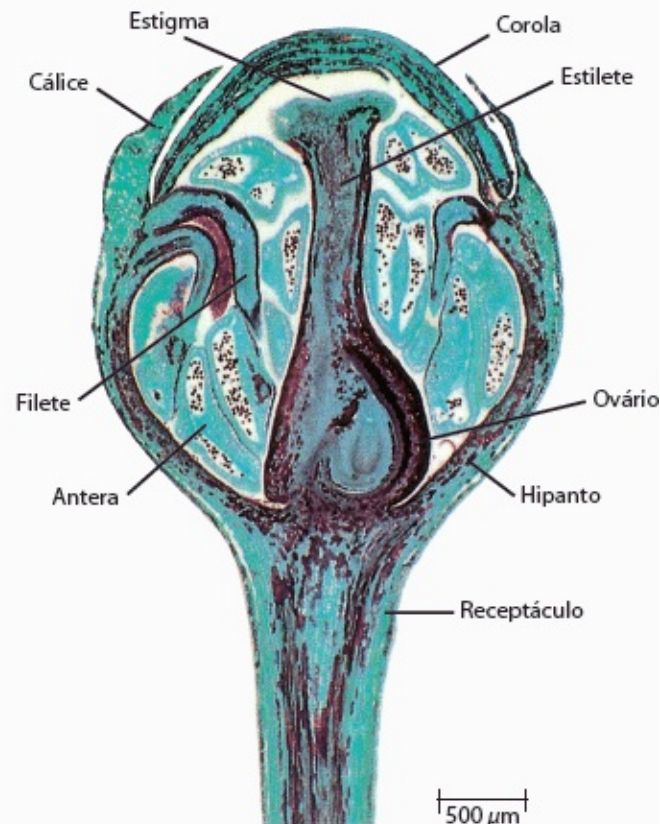
B

1 mm

19.12 Epiginia. Flores de macieira (*Malus domestica*). **A** e **B**. Epiginia – suas sépalas, pétalas e seus estames parecem se originar do topo do ovário. Em **B**, a flor está próxima da antese, porém os estames ainda não estão eretos.



A



B

19.13 Periginia. Flores de cerejeira, *Prunus*, **A** e **B** apresentam periginia – as sépalas (cálice), as pétalas (corola) e os estames estão inseridos ao hipanto. Em **B**, os filetes dos estames estão pendentes e agrupados no hipanto, pois a flor ainda não está aberta.

Finalmente, a simetria na estrutura da flor tem duas formas principais. Em flores com *simetria radial*, os diferentes verticilos estão constituídos por peças similares em forma, que se irradiam a partir do centro da flor e são equidistantes entre si. Tais flores, como as rosas e as tulipas, são ditas *regulares* ou *actinomórficas* (da raiz grega *aktin-*, “radial”). Nas flores com *simetria bilateral*, uma ou mais peças de um verticilo são diferentes das outras peças do mesmo verticilo. Flores com simetria bilateral, como, por exemplo, a boca-de-leão e a ervilha-de-jardim, são ditas *irregulares* ou *zigomórficas* (do grego *zygon*, “par”). Algumas flores regulares têm um padrão de coloração irregular, o qual dá ao polinizador uma imagem semelhante àquela de uma flor estruturalmente irregular.

Ciclo de vida das angiospermas

Os gametófitos das angiospermas são muito reduzidos em tamanho – mais do que de qualquer outra planta heterosporada, incluindo as outras plantas com sementes (gimnospermas). O microgametófito maduro é constituído por apenas três células. O megagametófito (saco embrionário), o qual é retido durante toda sua existência no interior dos tecidos do esporófito, ou mais especificamente do óvulo, consiste em sete células na maioria das espécies de angiospermas (ver Figuras 19.19 e 19.23). Os anterídios e os arquegônios estão ausentes. A polinização é indireta; isto é, o pólen é depositado sobre o estigma, após o qual o tubo polínico cresce através ou sobre a superfície dos tecidos do carpelo para levar os dois gametas, sem mobilidade própria, para o gametófito feminino. Após a fecundação, o óvulo se desenvolve em semente, a qual fica incluída no ovário. Ao mesmo tempo, o

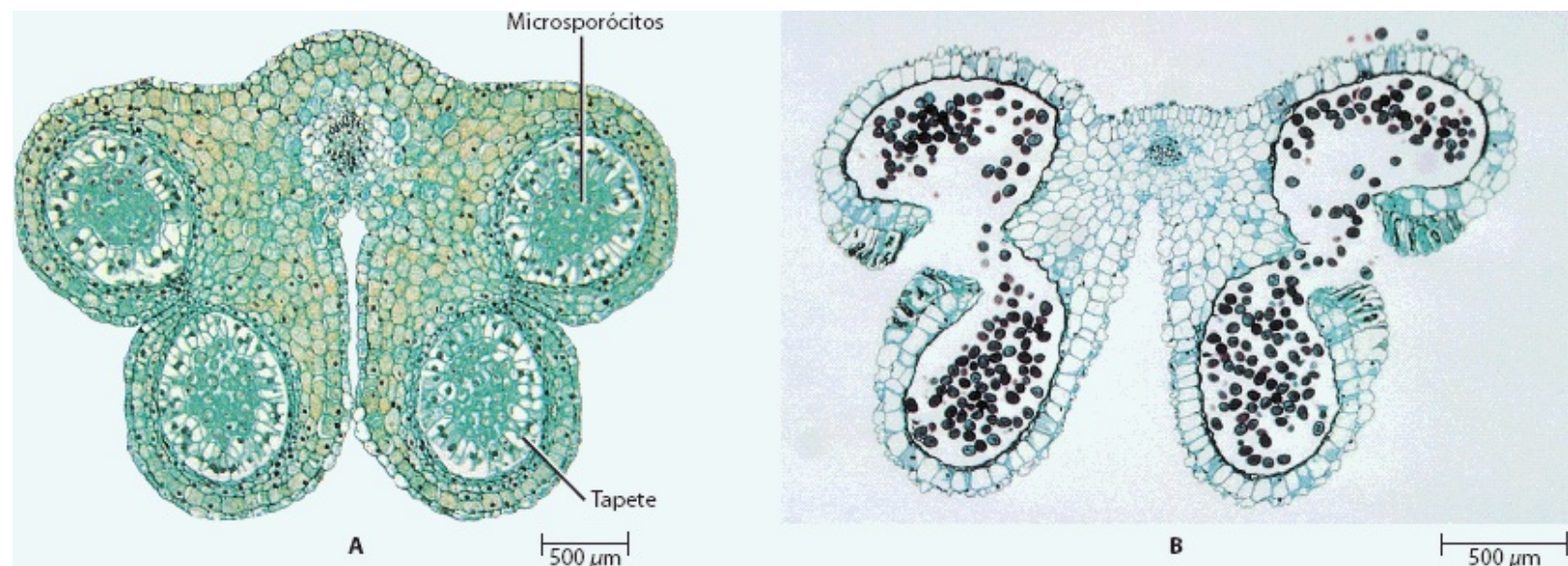
ovário (e em alguns casos estruturas adicionais associadas a ele) desenvolve-se em fruto (ver Figura 19.22).

A microsporogênese e a microgametogênese culminam na formação dos gametas masculinos

Dois processos distintos – microsporogênese e microgametogênese – levam à formação do microgametófito. A *microsporogênese* é a formação dos micrósporos (precursores unicelulares dos grãos de pólen), no interior do microsporângio ou saco polínico da antera. A *microgametogênese* é a formação do microgametófito até o estágio final, tricelular, do desenvolvimento.

No início de seu desenvolvimento, a antera consiste em um conjunto de células uniformes, exceto pela epiderme parcialmente diferenciada. A seguir, quatro agrupamentos de células férteis ou *esporogênicas* tornam-se evidentes no interior da antera. Cada um desses grupos é circundado por várias camadas de células estéreis. As células estéreis desenvolvem-se como parede do saco polínico. As camadas externas do saco polínico atuarão posteriormente na abertura da antera (antese) enquanto a camada interna forma o *tapete* nutritivo (Figura 19.14A). O tapete acrescenta uma cobertura rica em lipídios à camada superficial do grão de pólen e aos espaços existentes nesta camada. As células esporogênicas tornam-se microsporócitos, os quais se dividem meioticamente. Cada microsporócito diploide dá origem a uma tétrade de micrósporos haploides. A microsporogênese é completada com a formação dos micrósporos unicelulares.

Durante a meiose, cada divisão nuclear pode ser seguida imediatamente pela formação de parede celular ou os protoplastos dos quatro micrósporos podem formar paredes simultaneamente, após a segunda divisão meiótica. A primeira condição é comum em monocotiledôneas, a segunda, em eudicotiledôneas. Subsequentemente, as características principais dos grãos de pólen são estabelecidas (Figura 19.15).



19.14 Seções transversais de anteras de lírio (*Lilium*). **A.** Antera imatura apresentando quatro sacos polínicos contendo microsporócitos circundados pelo tapete nutritivo. **B.** Antera madura contendo grãos de pólen. As separações entre os sacos polínicos adjacentes desintegram-se durante a deiscência para a dispersão do pólen, como mostrado aqui.

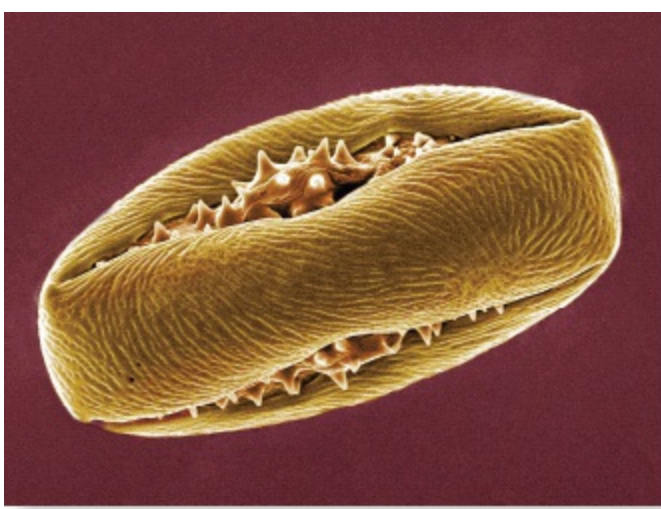
O grão de pólen desenvolve uma parede externa resistente, a *exina*, e uma parede interna, a *intina*. A superfície da exina pode ser lisa ou apresentar ornamentações variadas. A exina é frequentemente

interrompida por poros ou aberturas lineares, que são os sítios preferenciais para a saída inicial do tubo polínico. Grãos de pólen que não apresentam aberturas formam, em geral, tubos polínicos nas porções da exina, que são mais finas que as outras. As aberturas também são os sítios para a entrada de várias substâncias, pois têm a capacidade de se contrair ou expandir em resposta à variação do potencial osmótico. A contração da abertura protege o grão de pólen da desidratação e pode ser acompanhada por dobramento ou deformação dele para minimizar a perda de água. A exina é composta pela *esporopolenina*, substância muito resistente (ver Capítulo 16) e que, aparentemente, é sintetizada principalmente pelo tapete. Esse polímero, composto principalmente por carotenoides, está presente na parede dos esporos de todas as plantas. A esporopolenina fornece ao microgametófito uma barreira protetora forte contra a radiação UV, desidratação e o ataque de patógenos. A intina, composta por celulose e pectina, é produzida pelo protoplasto do micrósporo. A cobertura do pólen das angiospermas, que frequentemente apresenta substâncias voláteis (que dão odor), pigmentos e enzimas, é secretada sobre a textura da exina pelo tapete e é única para a maioria das angiospermas.

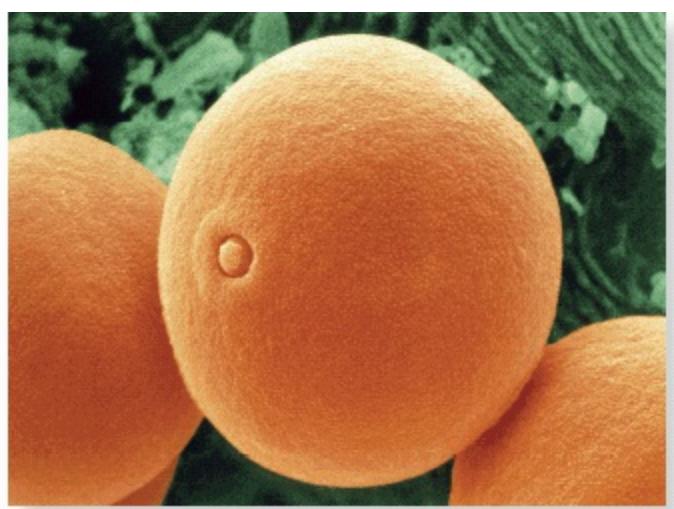
A microgametogênese nas angiospermas é uniforme e se inicia quando os micrósporos se dividem mitoticamente, formando duas células no interior da parede original do micrósporo. A divisão forma uma *célula vegetativa (célula do tubo)* grande e uma *célula geradora* pequena, a qual se move para o interior do grão de pólen. Esse grão de pólen bicelular é o microgametófito imaturo. Em aproximadamente dois terços das espécies de plantas com flor, o microgametófito se encontra nesse estágio *bicelular* no momento da liberação dos grãos de pólen da antera (Figura 19.16). Nas demais espécies, a célula geradora se divide antes da liberação do grão de pólen, dando origem a dois gametas masculinos ou células espermáticas, resultando em um microgametófito *tricelular* (Figura 19.17). Os grãos de pólen maduros podem ser liberados com amido ou óleo, dependendo do táxon considerado, constituindo uma fonte nutritiva para os animais.

Os grãos de pólen, como os esporos das plantas sem sementes, variam consideravelmente em tamanho e forma. Os menores grãos de pólen têm cerca de 10 µm de diâmetro e os maiores (família das Annonaceae), 350 µm de diâmetro. A forma dos grãos de pólen pode variar de esférica à forma de bastonete. Eles também diferem quanto ao número e ao arranjo das aberturas. Essas aberturas podem ser alongadas e com ranhuras (sulcos), circulares (poros), ou uma combinação das duas. Praticamente todas as famílias, muitos gêneros e um razoável número de espécies de plantas com flor podem ser identificados apenas por seu grão de pólen, tendo como base características como tamanho, número e tipo de aberturas e ornamentação da exina. Ao contrário das partes maiores das plantas – como folhas, flores e frutos – os grãos de pólen, em virtude da sua exina muito resistente, são amplamente representados no registro fóssil. Estudos de pólen fóssil podem proporcionar informações valiosas sobre tipos de plantas e comunidades vegetais, assim como a natureza das condições climáticas existentes no passado.

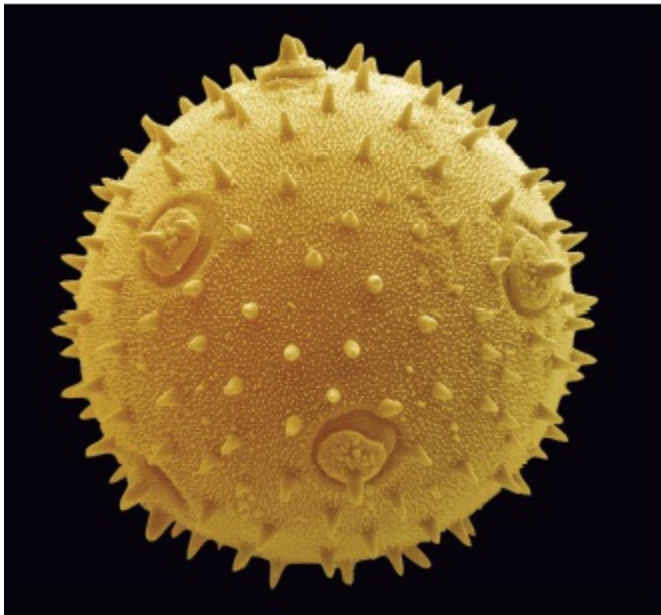
Ao contrário dos esporos da maioria das plantas sem sementes, os quais também são produzidos por meiose, os grãos de pólen sofrem mitose antes da sua dispersão. Os grãos de pólen têm, portanto, dois ou três núcleos quando liberados, enquanto a maioria dos esporos tem apenas um. Além disso, os esporos germinam através de uma sutura em sua superfície, em forma de Y, ao passo que os grãos de pólen germinam através de suas aberturas.



A



B



C



D

19.15 Grãos de pólen. A parede do grão de pólen protege o gametófito masculino em seu trajeto, muitas vezes arriscado, da antera até o estigma. A escultura da parede é marcadamente diferente de uma espécie para outra, como mostrado nessas elétron-micrografias de varredura. **A.** Grãos de pólen de castanheira-da-índia (*Aesculus hippocastanum*, Hippocastanaceae). Cada grão tem três lobos, separados por sulcos profundos. Quando o grão de pólen germina, o tubo polínico emerge a partir de um poro em um dos sulcos. **B.** O grão de pólen liso do capim-rabo-de-gato (*Phleum pratense*, Poaceae), tem uma única abertura semelhante a um poro. **C.** Grão de pólen espinescente da aboboreira (*Cucurbita pepo*, Cucurbitaceae) com múltiplos poros. **D.** Grão de pólen da lavanda-francesa (*Lavandula dentata*), um membro da família da hortelã, Lamiaceae, aninhado entre as pétalas da flor. Um sulco interrompe a escultura reticulada da exina.

A megasporogênese e a megagametogênese culminam com a formação da oosfera e dos núcleos polares

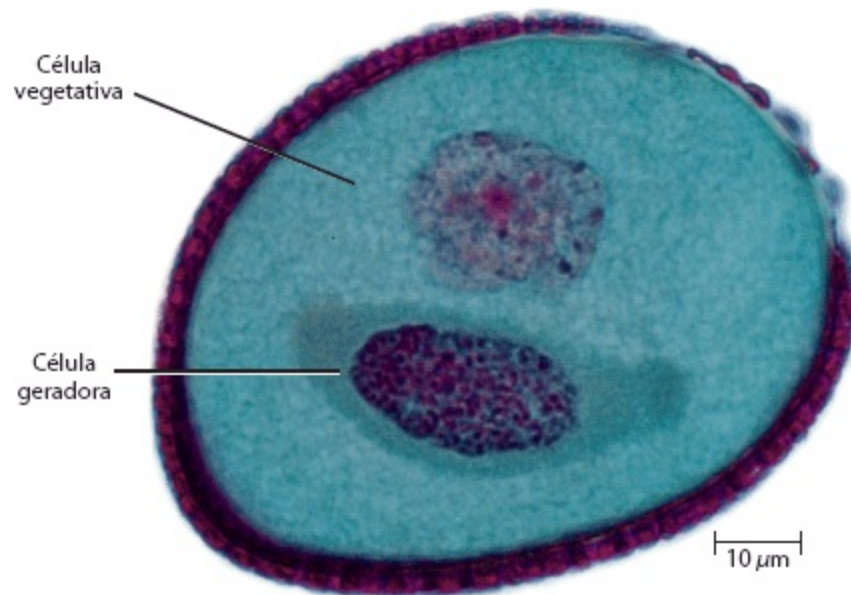
Dois processos distintos – megasporogênese e megagametogênese – levam à formação do megagametófito ou saco embrionário. A *megasporogênese* envolve meiose e resulta na formação de megásporos no interior do nucelo (megasporângio). A *megagametogênese* é o desenvolvimento do megásporo no saco embrionário.

O óvulo é uma estrutura relativamente complexa, consistindo em um pedúnculo ou *funículo*, que

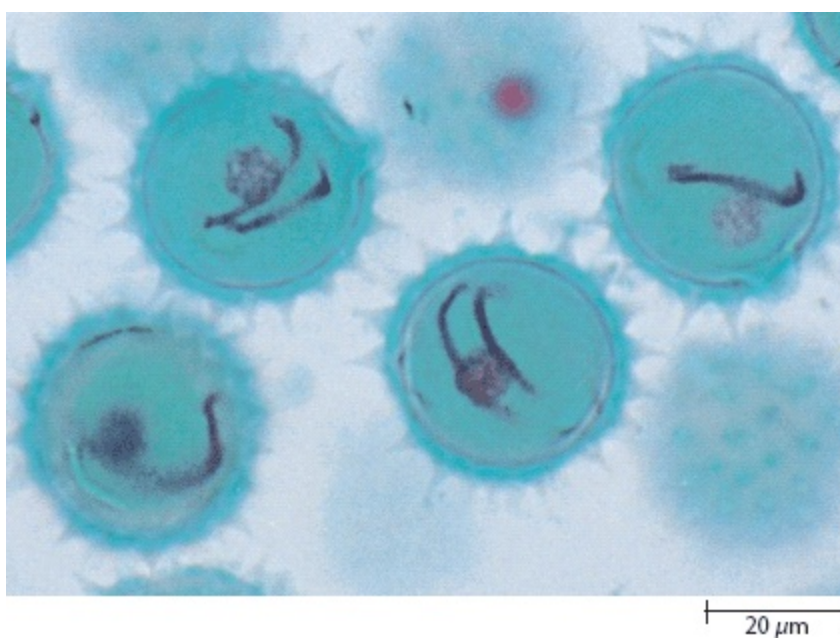
suporta o nucelo, envolvido por um ou dois tegumentos. Dependendo da espécie, um ou mais óvulos podem se originar da placenta ou de regiões da parede do ovário (Figura 19.9). Inicialmente, o óvulo em desenvolvimento é apenas nucelo (Figura 19.18A), porém cedo desenvolve uma ou duas camadas envoltivas, os tegumentos, os quais formam uma pequena abertura, a *micrópila*, na extremidade do óvulo (Figuras 19.18B a 19.19).

Cerca de 70% das angiospermas atuais apresentam um padrão de megasporogênese e megagametogênese referido como do tipo *Polygonum* (Figura 19.20A), cuja sequência será descrita a seguir. No início do desenvolvimento do óvulo, um único megasporócito surge no nucelo. O megasporócito diploide se divide por meiose para formar quatro megásporos haploides, os quais geralmente se dispõem em tetrade linear. Com isso, a megasporogênese está concluída. Na maioria das plantas com sementes, três dos quatro megásporos degeneram. Aquele mais distante da micrópila sobrevive e se desenvolve no megagametófito.

O megásporo funcional logo cresce ao mesmo tempo que se dá a expansão do nucelo, e o núcleo do megásporo se divide mitoticamente. Cada núcleo resultante se divide mitoticamente, o que é seguido ainda de outra divisão mitótica dos quatro núcleos resultantes. Ao final do terceiro ciclo mitótico, os oito núcleos se organizam em dois grupos de quatro, um grupo próximo da extremidade micropilar do megagametófito e o outro na extremidade oposta ou *calazal* (Figura 19.18C). Um núcleo de cada grupo migra para o centro da célula octonucleada; esses núcleos são então chamados *núcleos polares*. Os três núcleos restantes do polo micropilar se organizam como o *aparelho oosférico*, consistindo em uma *oosfera* e duas *sinérgides*, de vida curta. Cada sinérgide tem uma parede espessada e convolvida, chamada aparelho filiforme, em sua extremidade micropilar. A formação da parede celular também ocorre ao redor dos três núcleos da extremidade calazal, formando as *antípodas*. A *célula central* contém os dois núcleos polares. A estrutura com sete células e octonucleada é o megagametófito maduro ou *saco embrionário* (Figura 19.19).



19.16 Microgametófito bicelular. Grão de pólen imaturo de *Lillium*, contendo um gametófito masculino bicelular. A célula geradora, de formato fusiforme, divide-se mitoticamente após a germinação do grão de pólen. A célula vegetativa, maior e que contém a célula geradora, formará o tubo polínico. A estrutura arredondada, localizada acima da célula geradora, é o núcleo da célula vegetativa.



19.17 Microgametófito tricelular. Grãos de pólen maduros contendo gametófitos masculinos tricelulares de *Silphium terebinthinaceum* (família Asteraceae). Antes da polinização, cada grão de pólen contém duas células gaméticas filamentosas (gametas masculinos), as quais estão suspensas no citoplasma da célula vegetativa (célula do tubo), que é maior. O pólen de *Silphium* é liberado no estágio tricelular, ao passo que, em *Lilium*, mostrado na Figura 19.16, é liberado no estágio bicelular.

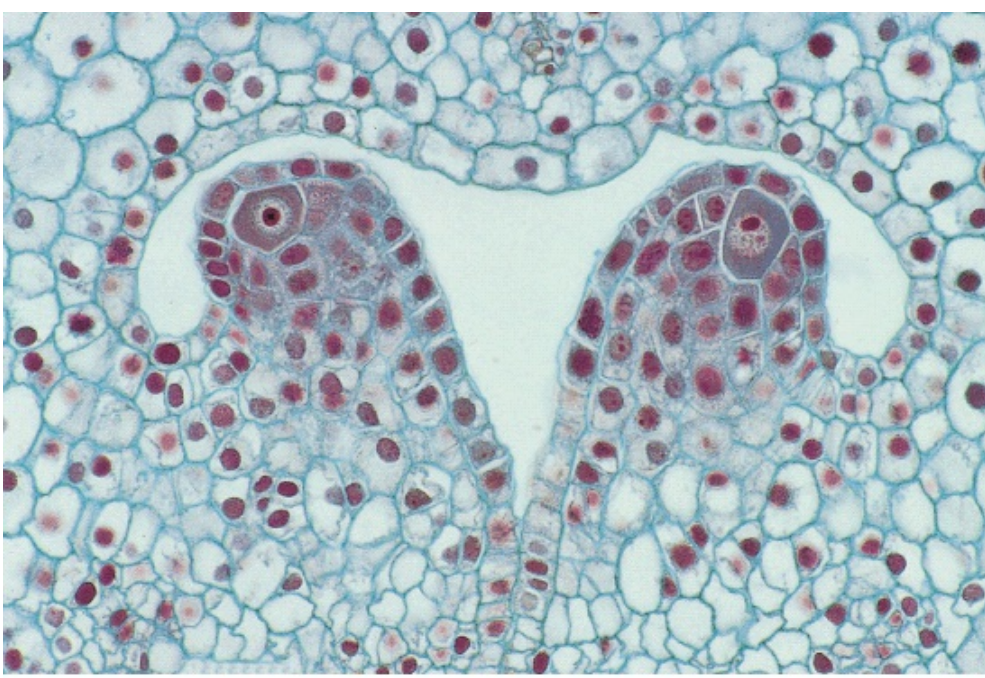
Outros padrões de megasporogênese e megagametogênese ocorrem em cerca de um terço das plantas floríferas. Um tipo de padrão incomum é chamado *Fritillaria* ocorre em *Lilium*, o gênero ilustrado nas Figuras 19.18 e 19.20B. Em *Lilium* não há formação de parede durante a megasporogênese, e todos os quatro núcleos dos megásporos participam na formação do saco embrionário. Três dos núcleos se movem para o polo calazal do saco embrionário, enquanto o núcleo restante se situa na extremidade micropilar. Esse arranjo de núcleos representa o *primeiro estágio tetranucleado* no desenvolvimento do saco embrionário. O que acontece a seguir é um tanto diferente nas duas extremidades do saco embrionário. No polo micropilar do saco embrionário, o único núcleo haploide sofre mitose, formando dois núcleos haploides. No polo calazal, os fusos mitóticos dos três conjuntos de cromossomos se unem e a mitose resulta em dois núcleos que são $3n$ (triploides) no número cromossômico. Como resultado desses eventos, um *segundo estágio tetranucleado* é produzido, com dois núcleos haploides no polo micropilar do saco embrionário e dois núcleos triploides na extremidade calazal.

O desenvolvimento do saco embrionário então se processa da mesma maneira descrita anteriormente para o tipo mais frequente de formação do saco embrionário, que tem um único estágio tetranucleado.

A maioria das linhagens antigas das angiospermas não tem sacos embrionários do tipo *Polygonum*

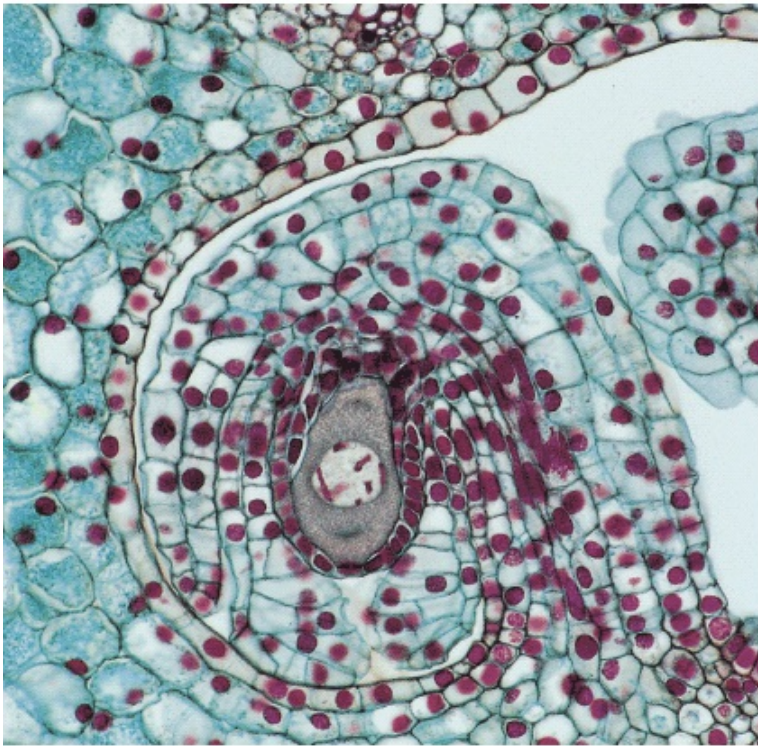
Como a grande maioria das angiospermas tem o saco embrionário maduro com sete células e oito núcleos geneticamente idênticos, acreditou-se, por muito tempo, que as primeiras plantas com flor deveriam ter sacos embrionários do tipo *Polygonum*. Uma série de estudos moleculares, iniciados em 1999, mudou essa concepção. Os estudos identificaram uma “grade basal” de três linhagens de angiospermas: a monotípica Amborellaceae, as Nymphaeales e as Austrobaileyales, com *Amborella*

(ou *Amborella* mais Nymphaeales) irmã de todas as outras angiospermas. Estudos subsequentes revelaram que os sacos embrionários dos membros de Nymphaeales e Austrobaileyales eram do tipo *Oenothera*, que contém quatro células e quatro núcleos na maturidade: um aparelho oosférico consistindo em uma oosfera e duas sinérgides, bem como uma célula central uninucleada (Figura 19.20C). O saco embrionário de *Amborella* lembra um saco embrionário maduro do tipo *Polygonum*, mas ele consiste em oito células e nove núcleos; seu aparelho oosférico contém uma oosfera e três sinérgides. Além disso, estão presentes três antípodas e uma célula central binucleada. (Um pouco antes da fecundação, os dois núcleos polares da célula central se fundem, uma característica de muitas angiospermas.) Assim, nenhuma das linhagens antigas das plantas com flor forma um saco embrionário heptacelular e octonucleado.

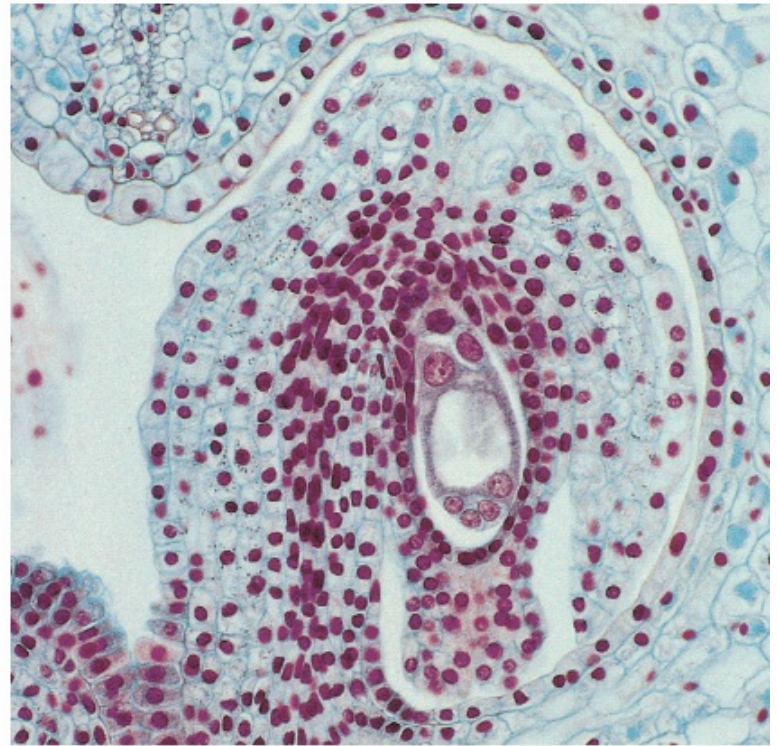


A

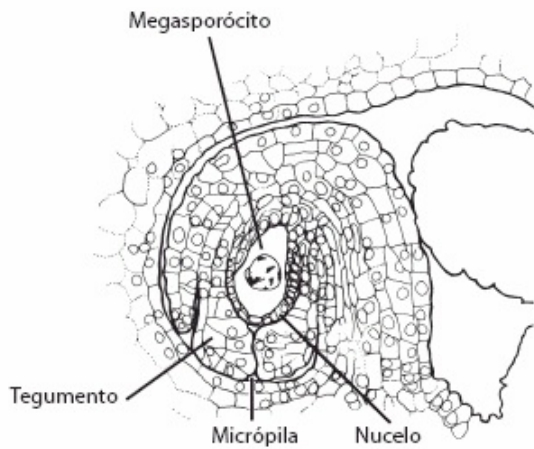
50 μm



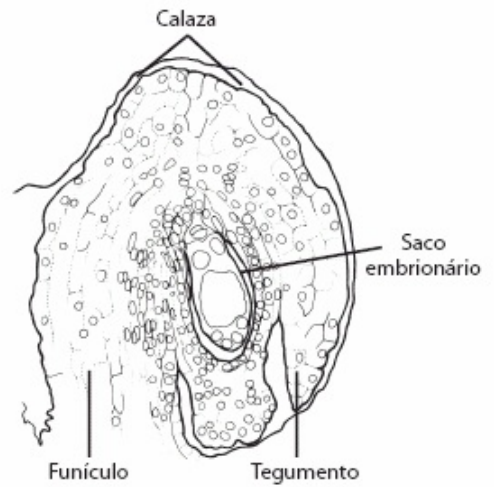
100 μm



100 μm

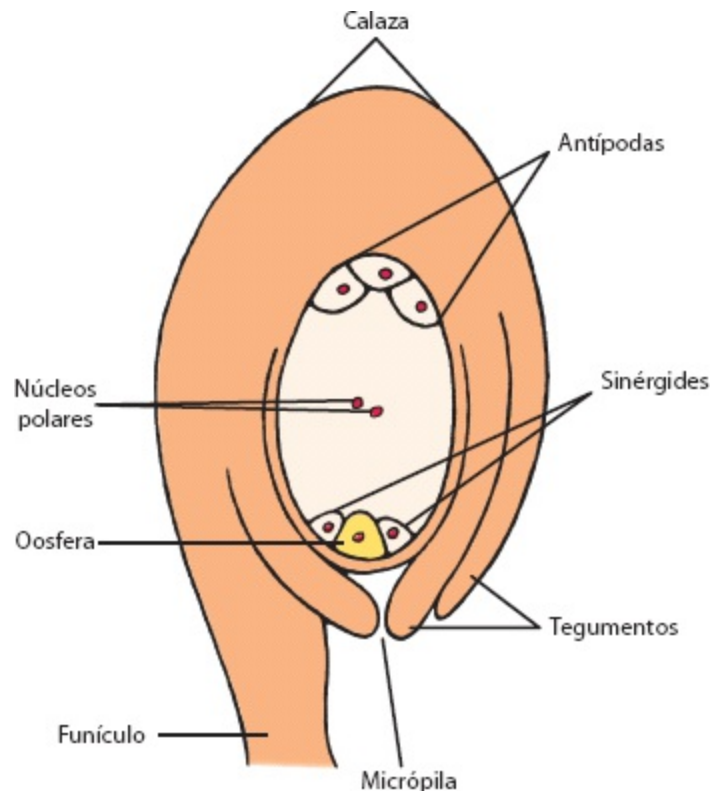


B



C

19.18 Desenvolvimento do óvulo e do saco embrionário. Alguns estágios do desenvolvimento de um óvulo e do saco embrionário de *Lilium*. **A.** Dois óvulos jovens, cada um com um único e grande megasporócito, circundado pelo nucelo. Os tegumentos ainda não iniciaram seu desenvolvimento. **B.** O óvulo já desenvolveu os tegumentos, formando a micrópila. O megasporócito está na primeira prófase da meiose. **C.** Um óvulo com um saco embrionário octonucleado (apenas seis dos núcleos podem ser visualizados, quatro no polo micropilar e dois no lado oposto, na extremidade calazal). Os núcleos polares ainda não migraram para o centro do saco embrionário. O funículo é o pedúnculo do óvulo.



19.19 Saco embrionário maduro. Seção longitudinal de um óvulo com um saco embrionário maduro (megagametófito ou gametófito feminino). O saco embrionário maduro é uma estrutura com sete células e octonucleado do óvulo, consistindo em três antípodas no polo calazal, o aparelho oosférico (oosfera e duas sinérgides) no polo micropilar e a grande célula central com dois núcleos polares.

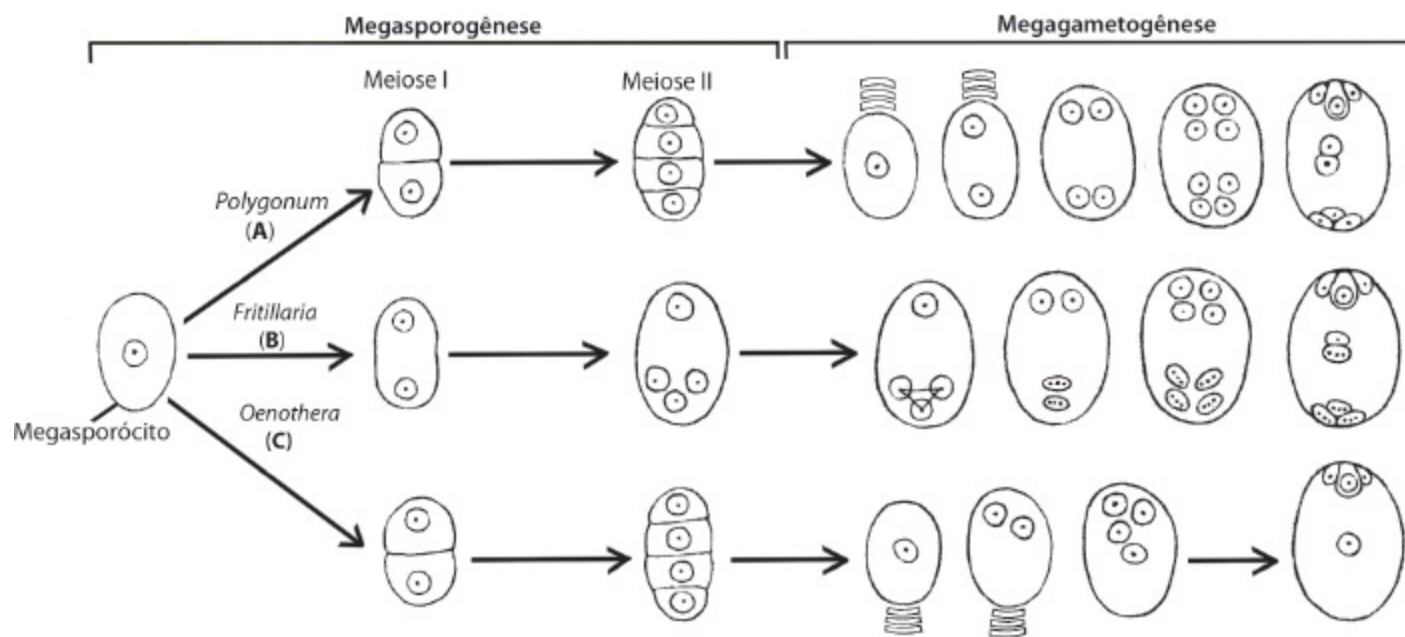
Polinização e dupla fecundação são exclusivas das angiospermas

Com a *deiscência* da antera – isto é, a abertura dos sacos polínicos – os grãos de pólen são transferidos aos estigmas de várias formas (ver Capítulo 20). O processo pelo qual ocorre essa transferência é denominado *polinização*. Uma vez em contato com o estigma, os grãos de pólen absorvem água das células da superfície do estigma. Após essa hidratação, o grão de pólen germina, formando o tubo polínico. Se a célula geradora ainda não se dividiu, isso logo ocorre, formando os dois gametas masculinos. O grão de pólen germinado, com o núcleo da célula vegetativa (célula do tubo) e os dois gametas masculinos constitui o microgametófito maduro (Figura 19.21).

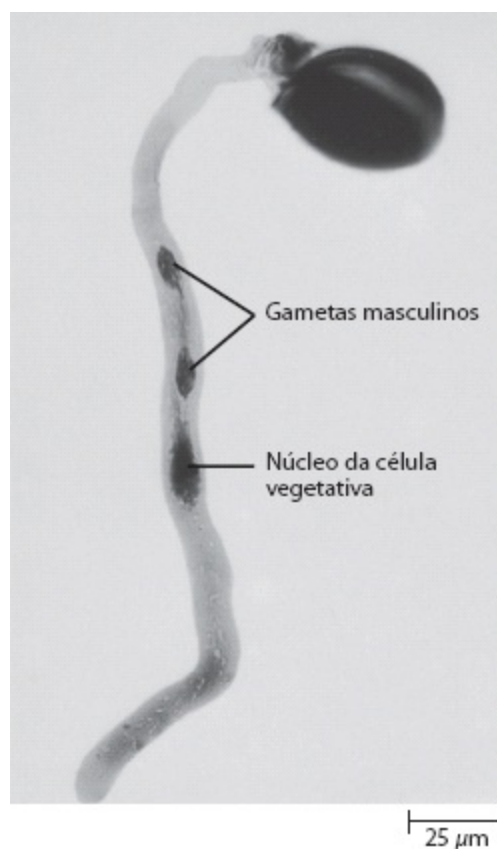
O estigma e o estilete são modificados estrutural e fisiologicamente para facilitar a germinação do grão de pólen e o crescimento do tubo polínico. A superfície de muitos estigmas – chamados *estigmas úmidos* – consiste em tecido glandular que secreta quantidade abundante de proteínas, aminoácidos e lipídios. A cutícula na superfície dos *estigmas secos* contém uma camada hidratada de proteínas, carboidratos e uma pequena quantidade de lipídios. Os tubos polínicos produzidos pelo grão de pólen em germinação crescem entre as células do estigma e entram no estilete. Nele, os tubos

polínicos crescem entre as células de um tecido especializado chamado *tecido transmissor*. Muitas monocotiledôneas e certos grupos de eudicotiledôneas têm *estiletos abertos* (ocos), que são revestidos por uma epiderme glandular, na qual o tubo polínico cresce. Após entrar no ovário e chegar a um óvulo, o tubo polínico cresce fora do tecido transmissor, seguindo a superfície do funículo, e entra pela micrópila, conduzindo os dois gametas masculinos e o núcleo vegetativo no processo. Durante seu percurso dentro do tubo polínico, os dois gametas estão fisicamente associados ao núcleo da célula vegetativa, formando uma unidade unida chamada *unidade germinativa masculina* (Figura 19.21).

Comparado com aqueles das gimnospermas, o tubo polínico da maioria das angiospermas tem uma grande distância a percorrer desde o sítio de recepção ao de fertilização. Para compensar a grande distância, a evolução favoreceu taxas maiores de crescimento nas angiospermas – algo como 1.000 vezes maior do que o da maioria das gimnospermas. As paredes dos tubos polínicos das angiospermas desenvolveram uma estrutura única: a ponta do tubo é plástica e estende-se rapidamente, e a parede lateral é reforçada, constituída por calose (polissacarídeo composto por cadeias de resíduos de glicose, com algumas ramificações). A calose fortalece o tubo polínico e promove maior resistência ao estresse de distensão (tensão). Além disso, à medida que crescem, os tubos polínicos das angiospermas depositam tampões de calose que separam as porções posteriores (mais velhas) do tubo da região apical, que contém os gametas. Os tampões podem ajudar na manutenção do turgor positivo na porção apical do tubo em crescimento, possibilitando, assim, alcançar maiores distâncias.



19.20 Comparação da megasporogênese e megagametogênese de angiospermas selecionadas. **A.** O tipo mais comum de saco embrionário é o tipo *Polygonum*. **B.** Menos comum é o tipo exibido por *Lilium* (saco embrionário tipo *Fritillaria*). **C.** O saco embrionário tipo *Oenothera* é exibido por duas linhagens antigas (Nymphaeales e Autrobaileyales) e pela eudicotiledônea *Oenothera*. Com base no número de megásporos que participam da formação do saco embrionário, tanto **A** quanto **C** têm desenvolvimento monospórico (a partir de um único megásporo), e **B** exibe desenvolvimento tetraspórico (a partir de quatro núcleos do megásporo). Não foi mostrado aqui um exemplo da terceira categoria, o desenvolvimento bispórico (a partir de dois núcleos do megásporo).



19.21 Microgametófito maduro. Microgametófito ou gametófito masculino maduro de *Polygonatum* (Convallariaceae). O núcleo da célula vegetativa (célula do tubo) posiciona-se na frente dos dois gametas masculinos, no tubo polínico. O núcleo da célula vegetativa e os dois gametas masculinos estão unidos, formando a unidade masculina germinativa.

O deslocamento do tubo polínico pelo estilete parece ser orientado pelas células do tecido de transmissão. Após o tubo polínico entrar no ovário, ele é guiado por atrativos químicos difusíveis, produzidos na porção micropilar do óvulo. Estudos realizados em sacos embrionários de *Torenia* spp. (Scrophulariaceae) indicam que as sinérgides são a fonte dos atrativos.

Quando o tubo polínico chega ao saco embrionário, ele entra em uma das sinérgides próximo ao aparelho fibrilar e descarrega seu conteúdo na sinérgide que degenera. Durante a degeneração da sinérgide, agregados de actina, chamados “coroas” de actina, são formados perto dos gametas masculinos e se estendem aos alvos da fecundação, a oosfera e a célula central. As coroas marcam o caminho da célula gamética masculina e a migração do seu núcleo, indicando que a migração envolve interações entre a actina e a miosina, como ocorre na corrente citoplasmática (ver Capítulo 3). No final do processo, um núcleo do gameta masculino se une com o núcleo da oosfera e o outro, com os núcleos polares da célula central.

Deve ser lembrado que, na maioria das gimnospermas, apenas um dos gametas é funcional: um se une à oosfera e o outro degenera. O envolvimento de ambos os gametas – a união de um com a oosfera e o outro com os núcleos polares – é denominada *dupla fecundação* (Figura 19.22). Nas angiospermas, a dupla fecundação, que leva à formação de um embrião e do *endosperma*, é uma característica diferencial desse grupo de plantas. Embora, por definição, a dupla fecundação também ocorra em *Ephedra* e *Gnetum* (filo Gnetophyta; ver Capítulo 18), o evento da segunda fecundação nessas gnetófitas não forma endosperma, mas sim um segundo embrião, que ao final é abortado.

Nas angiospermas com o tipo mais comum de formação do saco embrionário (tipo *Polygonum*), a fusão de um dos núcleos gaméticos com os dois núcleos polares é denominada *fusão tripla*,

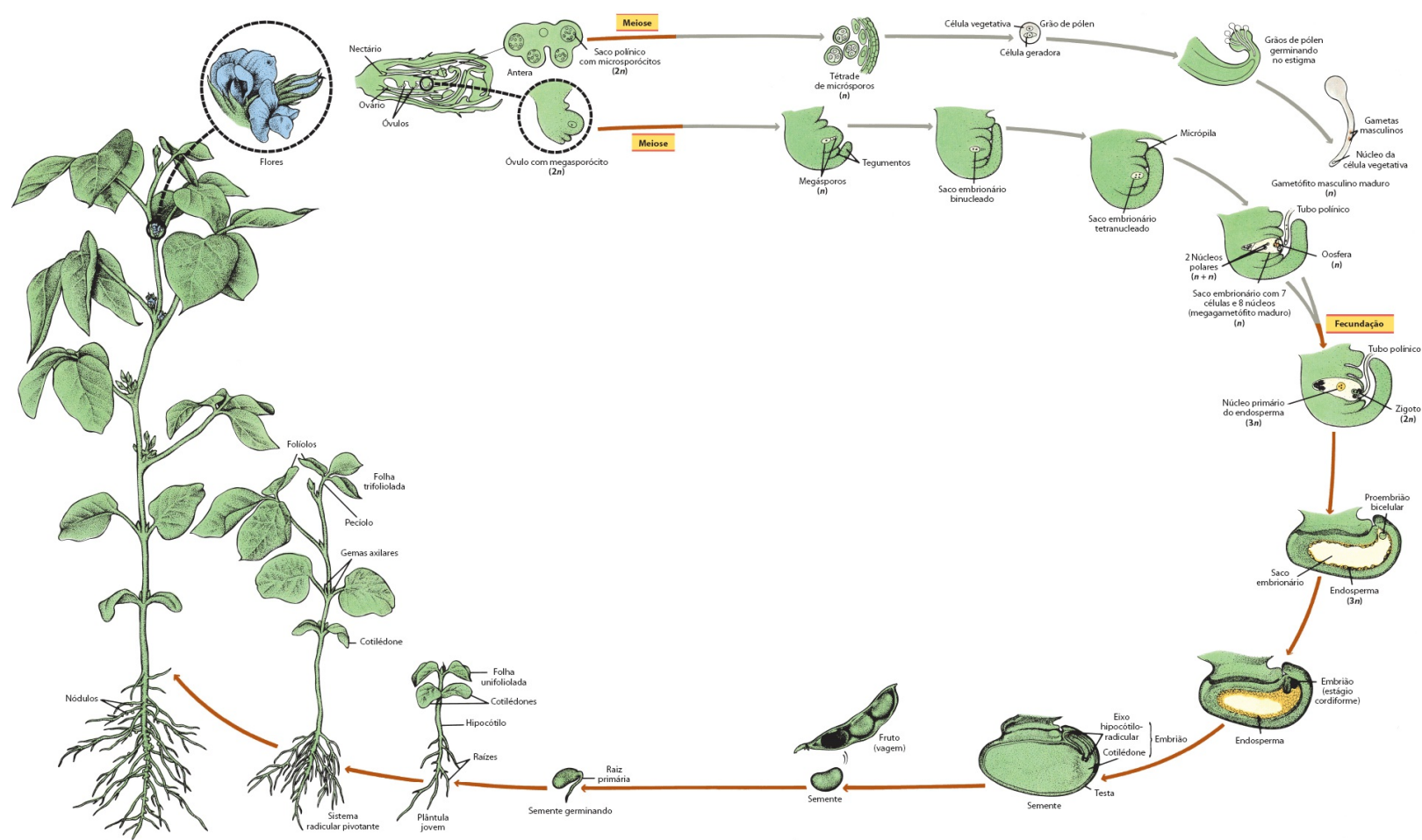
resultando no *núcleo primário do endosperma*, que é triploide ($3n$). Em *Lilium*, ilustrado nas Figuras 19.18 e 19.23, no qual um dos núcleos polares é triploide e o outro haploide, a fusão tripla resulta em um núcleo primário do endosperma pentaploide ($5n$). Em Nymphaeales e Astrobaileyales, o núcleo da célula central é haploide e a fusão desse núcleo com o núcleo do gameta masculino resulta em um núcleo primário do endosperma diploide. Outras situações ocorrem em vários grupos de angiospermas. Em qualquer caso, o núcleo da célula vegetativa (célula do tubo) degenera durante o processo da dupla fecundação, e a sinérgide remanescente e as antípodas também degeneram próximo do momento da fecundação ou na fase inicial de diferenciação do embrião.

O óvulo desenvolve-se na semente e o ovário, no fruto

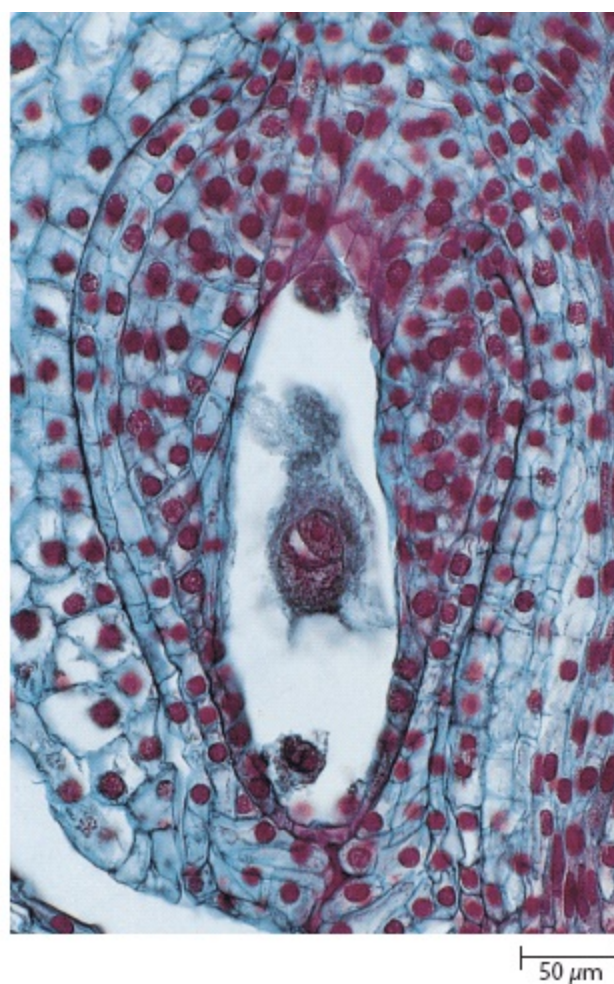
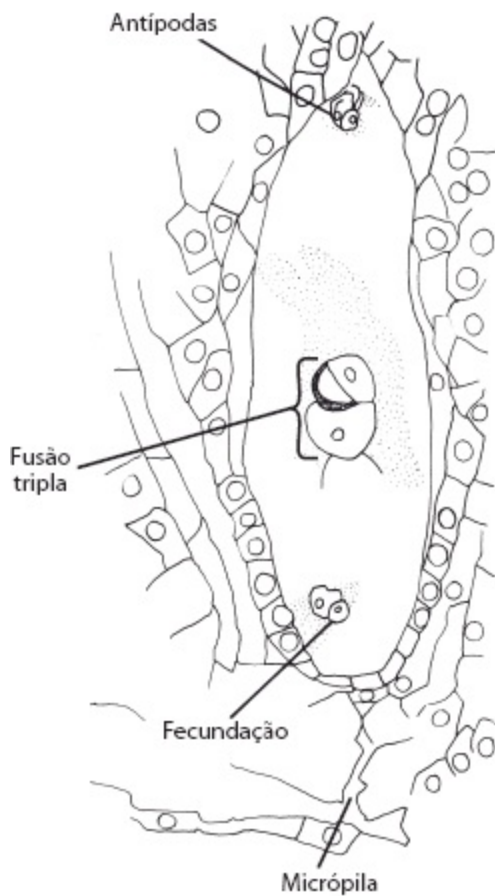
Como resultado da dupla fecundação, vários processos são iniciados para o desenvolvimento da semente e do fruto: (1) o núcleo primário do endosperma divide-se formando o *endosperma*; (2) o zigoto desenvolve-se no embrião; (3) os tegumentos desenvolvem-se na testa da semente; e (4) a parede do ovário e as estruturas relacionadas desenvolvem-se no fruto.

Diferentemente da embriogênese (desenvolvimento do embrião) da maioria das gimnospermas, que se inicia com um estágio de núcleos livres, a embriogênese nas angiospermas se parece com aquela das plantas vasculares sem sementes, na qual a primeira divisão nuclear do zigoto é acompanhada pela formação de parede celular. Nos estágios iniciais do desenvolvimento, o embrião das monocotiledôneas sofre uma sequência de divisões celulares semelhantes àquelas de outras angiospermas, e o embrião se torna globular. É com o desenvolvimento dos cotilédones que o embrião das monocotiledôneas se torna distinto, formando apenas um cotilédone. Os embriões de outras angiospermas formam dois cotilédones. Os detalhes da embriogênese das angiospermas estão apresentados no Capítulo 22.

A formação do endosperma inicia com divisões mitóticas do núcleo primário do endosperma e frequentemente ocorre antes da primeira divisão do zigoto. Em algumas angiospermas, um número variável de divisões nucleares livres precede a formação de parede celular, em um processo conhecido como formação de endosperma do *tipo nuclear*. Em outras espécies, as mitoses iniciais e subsequentes são seguidas de citocinese, o que é conhecido como formação de endosperma do *tipo celular*. Embora o desenvolvimento do endosperma possa ocorrer de forma variada, a função do tecido resultante permanece a mesma: prover os nutrientes essenciais para o desenvolvimento do embrião e, em muitos casos, também para a plântula jovem. Em sementes de alguns grupos de angiospermas, o nucelo prolifera formando um tecido de reserva conhecido como *perisperma*. Algumas sementes podem conter tanto endosperma quanto perisperma, como ocorre na beterraba (*Beta vulgaris*). Em muitas eudicotiledôneas e algumas monocotiledôneas, entretanto, a maior parte desses tecidos de reserva são consumidos pelo embrião em desenvolvimento antes de a semente se tornar dormente, como em ervilhas e feijões. Os embriões de tais sementes frequentemente desenvolvem cotilédones carnosos, que armazenam nutrientes. As principais substâncias de reserva acumuladas nas sementes são carboidratos, proteínas e lipídios.



19.22 Ciclo de vida da soja. A soja (*Glycine max*), uma eudicotiledônea, é apresentada aqui como uma representante das angiospermas. Durante a germinação (embaixo, ao centro), a semente começa a formar um esporófito, o qual, na maturidade, produzirá flores. No interior das anteras da flor, as células-mãe de micrósporos ou microsporócitos, se desenvolvem. Essas sofrem meiose, dando origem a quatro micrósporos haploides. Cada micrósporo se divide mais uma vez para formar uma célula vegetativa (célula do tubo) e uma célula geradora. Essa estrutura bicelular é o microgametófito ou gametófito masculino, ou grão de pólen imaturo (no alto, à direita). Durante a germinação do grão de pólen, a célula geradora se divide, formando dois gametas masculinos. Esses gametas masculinos são transportados pelo tubo polínico até o aparelho oosférico, o qual é constituído por uma oosfera e duas sinérgides. O grão de pólen germinado, com seu núcleo da célula vegetativa e os dois gametas masculinos, constitui o microgametófito ou gametófito masculino maduro. No interior do óvulo, um único megasporócito se desenvolve e ao final sofre divisão meiótica, dando origem a quatro megásporos, três dos quais degeneram. O quarto se desenvolve no gametófito feminino ou megagametófito, que na maturidade apresenta sete células e oito núcleos, uma estrutura conhecida como saco embrionário. O grão de pólen germina no estigma, produzindo o tubo polínico, que cresce no interior do estilete até chegar ao ovário, penetrando o óvulo pela micrópila. Um gameta do tubo polínico se funde com a oosfera, produzindo o zigoto. O outro gameta masculino se funde com os dois núcleos polares do saco embrionário, produzindo o núcleo primário do endosperma, que é triploide. O embrião se desenvolve no interior do saco embrionário e os tegumentos do óvulo se transformam nos envoltórios (testa) da semente (embaixo, à direita). Finalmente, quando madura, a semente é liberada do fruto (ovário maduro).



19.23 Dupla fecundação. A união do núcleo do gameta masculino com o núcleo da oosfera pode ser visualizada na porção inferior desta fotomicrografia de *Lilium*. A fusão tripla do outro gameta com os dois núcleos polares ocorre acima (porção mediana). As três células conhecidas como antípodas podem ser visualizadas no polo calazal (porção superior), oposto à micrópila do saco embrionário.

As sementes das angiospermas diferem daquelas de gimnospermas quanto à origem de suas reservas. Em quatro filos de gimnospermas, o material armazenado provém do gametófito feminino. Em angiospermas, ele provém, pelo menos inicialmente, do endosperma, que nem é tecido gametofítico, nem esporofítico. Outra diferença interessante é que em *Gnetum* e nas angiospermas, o tecido nutritivo se forma *após* a fecundação ter ocorrido. Em outras plantas com sementes, de modo diferente, o tecido nutritivo é formado, parcialmente (em coníferas) ou inteiramente (outras gimnospermas), *antes* de ocorrer a fecundação.

Com o desenvolvimento do óvulo em semente, o ovário e, em algumas vezes, outras porções da flor ou inflorescência, se transforma no fruto. Quando isso ocorre, a parede do ovário ou *pericarpo*, muitas vezes espessado, se diferencia em camadas distintas – o *exocarpo* (camada externa), o *mesocarpo* (camada média) e o *endocarpo* (camada interna), ou apenas, em exocarpo e endocarpo. Essas camadas são, geralmente, mais conspícuas em frutos carnosos do que em frutos secos. Os frutos serão discutidos com mais detalhes no Capítulo 20.

O ciclo de vida de angiosperma está resumido na Figura 19.22.

RESUMO

Angiospermas ou plantas com flor constituem o filo Anthophyta

As duas maiores classes do filo Anthophyta são as Monocotyledonae (monocotiledôneas) com pelo menos 90.000 espécies e as Eudicotyledonae (eudicotiledôneas) com cerca de 200.000 espécies. As plantas com flor diferem de outras plantas com sementes, por várias características distintas, tais como o encerramento dos seus óvulos no interior de megasporófilos, chamados carpelos, o que define as angiospermas; a formação de endosperma nutritivo em suas sementes; e sua estrutura reprodutiva distinta, a flor.

A flor é um ramo com crescimento determinado, que porta esporófilos

Uma flor apresenta até quatro verticilos de apêndices. De fora para dentro, os verticilos são sépalas (coletivamente, o cálice), pétalas (coletivamente, a corola), estames (coletivamente, o androceu) e carpelos (coletivamente, o gineceu). As sépalas e as pétalas são estéreis, sendo as sépalas frequentemente verdes e protetoras, recobrando o botão floral. As pétalas são, muitas vezes, coloridas e associadas à função de atrair os polinizadores. Cada estame é, geralmente, subdividido em filamento e antera, esta contendo quatro sacos polínicos (dois pares). O carpelo é, geralmente, diferenciado em uma porção basal engrossada, o ovário, e uma porção superior alongada, o estilete, encimado por um estigma receptivo.

POLINOSE OU FEBRE DO FENO

Nas áreas temperadas do hemisfério norte, estima-se que 10 a 18% das pessoas deverão sofrer, em algum momento de sua vida, de polinose (febre do feno), a qual pode ser muito debilitante. Algumas das proteínas que ocorrem nos espaços das paredes do grão de pólen podem ser liberadas imediatamente após o contato com uma superfície úmida e são, geralmente, as culpadas por esse mal. Entre essas proteínas, algumas podem atuar como alergênicos e antígenos muito poderosos, provocando fortes reações do sistema imunológico humano. Essas proteínas provavelmente estão envolvidas nos sistemas genéticos de autoincompatibilidade das plantas. Proteínas também podem ser liberadas sob a forma de pequeníssimas partículas do tapete, menores do que os grãos de pólen, transportadas pelo ar quando da abertura da antera.

O pólen transportado pelo vento, como aquele das gramíneas, fagáceas e asteráceas é particularmente importante como um agente da febre do feno, pois é liberado em grandes quantidades diretamente no ar e, assim, mais facilmente atinge vítimas suscetíveis do que os grãos de pólen maiores, das plantas polinizadas por insetos. A quantidade de pólen inalado parece ser o fator mais importante na determinação da ocorrência de alguma resposta alérgica, porém, surpreendentemente, alguns grãos de pólen transportados pelo vento e liberados em quantidades imensas, como aqueles do milho e dos pinheiros, raramente causam qualquer problema. O aroma de algumas flores pode, também, causar reações que lembram a febre do feno, talvez em parte por aumentar a sensibilidade da mucosa nasal.

Nas áreas temperadas da América do Norte, a estação da febre do feno pode ser dividida em três partes. Na primavera, a maior parte das alergias está associada a pólen de árvores como carvalhos, olmos, aceres, álamos, pecans e bétulas. No verão, predomina o pólen de diversas gramíneas, como *Cynodon dactylon* (grama-rasteira), *Phleum pratense* (capim-rabo-de-gato) e *Dactylis glomerata* (grama-comum), cuja importância varia de região para região. No outono, as asteráceas e as gramíneas diferentes daquelas que predominavam no verão tornam-se os agentes mais importantes de irritações. A suscetibilidade de cada pessoa a diferentes tipos de plantas é extremamente variável.

Quando novos tipos de plantas, como a canola, começam a ser amplamente cultivadas, elas podem acarretar novos casos de polinose. Por exemplo, na zona árida do sudoeste dos EUA, a irrigação de grandes áreas de gramados e campos de golfe e a

introdução de muitos tipos de ervas daninhas na área tornaram comum a polinose onde era praticamente desconhecida.

A incidência de polinose nos EUA aumentou rapidamente nos últimos 60 anos, mesmo se sabendo que a quantidade de pólen está diminuindo em muitas áreas. Parte desse aumento está relacionada com a melhor detecção do problema, porém há certamente um verdadeiro aumento no número de casos de alergia. Para compreender por que isso tem ocorrido, será necessário melhor conhecimento do sistema imunológico humano.

A estrutura floral varia muito. Um ou mais dos quatro verticilos pode faltar em algumas flores, as quais são chamadas incompletas; flores completas têm todos os quatro verticilos. Flores perfeitas são aquelas tanto com estames quanto carpelos; flores imperfeitas são unissexuais e estaminadas ou carpeladas. As flores podem ser regulares (com simetria radial) ou irregulares (com simetria bilateral).

Em angiospermas, a polinização é seguida de dupla fecundação

A polinização das angiospermas ocorre pela transferência do pólen da antera para o estigma. O grão de pólen é um gametófito masculino (microgametófito). No momento da dispersão, tal gametófito pode conter duas ou três células. Inicialmente há a célula vegetativa (célula do tubo) e a célula geradora, e esta última se divide antes ou depois da dispersão, dando origem aos dois gametas. O grão de pólen germinado com o núcleo da célula vegetativa e os dois gametas é o microgametófito maduro.

O gametófito feminino maduro (megagametófito) de uma angiosperma é chamado saco embrionário. Em muitas angiospermas, o saco embrionário tem oito núcleos e sete células: um aparato oosférico formado pela oosfera e duas sinérgides no polo micropilar; três antípodas no polo calazal; e uma célula central com dois núcleos. O número de células e núcleos é variável em diferentes grupos. Os dois gametas masculinos atuam durante a fecundação das angiospermas (dupla fecundação). Um se une com a oosfera, produzindo o zigoto diploide. O outro se une com os dois núcleos polares, dando origem ao núcleo primário do endosperma, o qual é em geral triploide ($3n$). O núcleo primário do endosperma se divide, produzindo um tipo único de tecido nutritivo, o endosperma, o qual pode ser absorvido pelo embrião antes de a semente se tornar madura ou pode persistir na semente madura. Nenhuma das linhagens antigas da grade basal tem saco embrionário com sete células e oito núcleos. O saco embrionário de *Amborella* tem três sinérgides e consiste, assim, em oito células e nove núcleos; os sacos embrionários de Nymphaeales e Austrobaileyales têm quatro células e quatro núcleos. As angiospermas compartilham a dupla fecundação com as gnetófitas *Ephedra* e *Gnetum*, porém, nessas gimnospermas, o processo resulta na formação de dois embriões, mas somente um deles sobrevive.

O óvulo desenvolve-se na semente, e o ovário, no fruto

O ovário (eventualmente associado a algumas partes florais) desenvolve-se em fruto, que contém a(s) semente(s). Juntamente com a flor da qual é derivado, o fruto é uma característica distintiva das angiospermas.

Autoavaliação

1. Faça a distinção entre os termos a seguir: cálice, corola e perianto; estigma, estilete e ovário;

flor completa e flor incompleta; flor perfeita e flor imperfeita; androceu e gineceu.

2. Faça um esquema com legenda, o mais completo possível, de uma flor hipógina, em que todas as partes florais estão separadas.
3. Uma flor imperfeita é, automaticamente, incompleta, porém nem todas as flores incompletas são perfeitas. Justifique.
4. Faça um esquema com a legenda completa de um gametófito masculino maduro (grão de pólen germinado) e de um gametófito feminino maduro (saco embrionário) de uma angiosperma. Compare esses gametófitos com seus correspondentes nos pinheiros.
5. A dupla fecundação, seguida pela formação do endosperma, é uma condição exclusiva das angiospermas. Como a dupla fecundação nas gnetófitas *Ephedra* e *Gnetum* difere daquela encontrada em angiospermas?

* N.T.: O pistilo é a unidade morfológica, e o carpelo, a unidade estrutural. O correto é considerar o gineceu formado por pistilo(s) e cada pistilo por um ou mais carpelos.