

Evolução das Angiospermas



Planta tóxica. *Euphorbia myrsinites* (Euphorbiaceae), conhecida como rabo-de-burro. Usada inicialmente como um atraente ornamento de jardim, que requer pouca água – sendo, portanto, protetora do meio ambiente – ela é agora considerada uma planta invasora em regiões do oeste dos EUA. Ela não só eliminou muitíssimas plantas nativas, mas, como um exemplo de coevolução bioquímica, também produz látex tóxico, que causa irritações (bolhas) cutâneas e graves queimaduras nos olhos.

SUMÁRIO

- Ancestrais das angiospermas
- Período de origem e diversificação das angiospermas
- Relações filogenéticas das angiospermas
- Evolução da flor
- Evolução dos frutos
- Coevolução bioquímica

Em carta a um amigo, Charles Darwin uma vez se referiu ao surgimento aparentemente repentino das angiospermas no registro fóssil como “um mistério abominável”. Nos estratos fossilíferos mais

antigos, com cerca de 400 milhões de anos de idade, foram encontradas plantas vasculares simples, como riniófitas e trimerófitas. Em seguida, no Devoniano e no Carbonífero, houve proliferação de samambaias, licófitas, esfenófitas e progimnospermas, que dominaram até cerca de 300 milhões de anos. As primeiras plantas com sementes surgiram no período Devoniano tardio e levaram ao aparecimento das floras mesozoicas dominadas por gimnospermas. Finalmente, no início do Cretáceo, há cerca de 135 milhões de anos, as angiospermas apareceram no registro fóssil, gradualmente alcançando dominância global na vegetação ao redor de 90 milhões de anos. Há cerca de 75 milhões de anos, muitas famílias modernas e alguns gêneros modernos desse filo já existiam.

Apesar de seu surgimento relativamente tardio no registro fóssil, por que as angiospermas chegaram a dominar o mundo e depois continuaram a diversificar-se de forma tão espetacular? Neste capítulo, tentaremos responder a esta pergunta, centrando nossa discussão nos possíveis ancestrais das angiospermas, seu período de origem e diversificação; nas relações filogenéticas dentro das angiospermas; na evolução da flor e de seus polinizadores (Figura 20.1); na evolução dos frutos; e no papel de certas substâncias químicas na evolução das angiospermas. Todos os cinco tópicos ilustrarão algumas das razões para o sucesso evolutivo das plantas com flores.

Ancestrais das angiospermas

Desde o tempo de Darwin, os cientistas vêm tentando entender a origem das angiospermas. Uma abordagem é procurar por seus possíveis ancestrais no registro fóssil. Nesse trabalho, tem sido enfatizada, especificamente, a importância de avaliar qual das estruturas portadoras de óvulos de várias gimnospermas poderia ser transformada em um carpelo. Recentemente, análises filogenéticas (cladísticas) baseadas em dados fósseis, morfológicos e moleculares têm revitalizado tentativas de definir os principais grupos naturais de plantas com sementes e de entender suas inter-relações.

PONTOS PARA REVISÃO

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

1.	Quais são as principais linhagens das angiospermas e como elas se relacionam entre si?
2.	Descreva as quatro principais tendências evolutivas entre as flores.
3.	Que característica evoluiu nas angiospermas que lhes concedeu mobilidade direcionada na busca por um parceiro reprodutivo?
4.	Quais são as diferenças entre plantas polinizadas por besouros, abelhas, mariposas e morcegos?
5.	Cite algumas das adaptações de frutos, em relação a seus agentes dispersores.
6.	Como os metabólitos secundários podem ter influenciado a evolução das angiospermas?



20.1 Angiospermas e polinizadores. A evolução de plantas floríferas é, em grande parte, a história de relações cada vez mais especializadas entre as flores e seus insetos polinizadores, nas quais os besouros tiveram um importante papel inicial. O besouro *Megacylene robiniae* (Coleoptera, Cerambycidae) ataca somente a *Robinia pseudoacacia* (Leguminosae). O besouro carregado de pólen mostrado aqui está visitando flores de solidago (*Solidago* sp., Asteraceae).

Há muito tempo foi proposta a hipótese de uma ligação entre os órgãos portadores de sementes (cúpulas) de Caytoniales – um grupo de pteridófitas com sementes do Mesozoico – e os carpelos das angiospermas. (Um antigo pesquisador considerou, inicialmente, as Caytoniales como um novo grupo de angiospermas.) As Bennettitales (Triássico ao Cretáceo) também têm sido consideradas como um possível ancestral das angiospermas. Algumas (p. ex., *Wielandiella*; ver Capítulo 18) tinham estróbilos bissexuados semelhantes a flores, com esporófilos separados, que portavam óvulos ou grãos de pólen (ver Figura 18.9).

Durante grande parte das décadas de 1980 e 1990, a hipótese antófitas (ver Capítulo 18) dominou os outros conceitos relacionados com os ancestrais das angiospermas. De acordo com essa hipótese, as gnetófitas são os parentes mais próximos das angiospermas. Essa ideia foi baseada originalmente na análise de caracteres morfológicos, mas a análise molecular subsequente causou sérias dúvidas sobre a existência de um clado antófitas, indicando que as gnetófitas estão inseridas nas coníferas e que as angiospermas e gimnospermas atuais são ambas monofiléticas. Sendo monofiléticas, as angiospermas não têm qualquer parentesco próximo com as gimnospermas atuais. Embora a origem das angiospermas permaneça um mistério, contribuições recentes da paleobotânica, filogenética, biologia clássica do desenvolvimento e genética moderna do desenvolvimento (*evo-devo*, em inglês) têm ajudado bastante no entendimento do período de origem das angiospermas e de sua diversificação.

Período de origem e diversificação das angiospermas

As características exclusivas das angiospermas incluem flores, sementes contidas por um carpelo, fertilização dupla levando à formação de endosperma, microgametófito reduzido com três células, megagametófito reduzido (consistindo em sete células e oito núcleos), estames com dois pares de

sacos polínicos e a presença de elementos de tubos crivados e células companheiras no floema (ver Capítulo 23). Essas similaridades claramente indicam que os membros do filo Anthophyta derivam de um único ancestral comum. Esse ancestral comum das angiospermas teria, em última instância, derivado de uma planta com sementes, mas que não apresentava flores, carpelos e frutos.

Os fósseis mais antigos e inequívocos de angiospermas são grãos de pólen, com cerca de 135 milhões de anos de idade. Os fósseis mais antigos de angiospermas com os quais podemos obter uma boa impressão da planta inteira são os de *Archaeofructus* (ver Figura 20.8), a qual foi datada como do Cretáceo Inferior, há cerca de 125 milhões de anos. Evidências das primeiras plantas com flores aparecem como pólen no registro fóssil, ao redor de 125 a 130 milhões de anos. Entretanto, estudos moleculares recentes estimam que a idade das angiospermas esteja entre 140 e 180 milhões de anos. Evidentemente todos os caracteres típicos das angiospermas não aparecem juntos em um único ancestral – a evolução ocorre com diferentes taxas nos diferentes órgãos da planta –, portanto, o período e a natureza da origem de um grupo serão, certamente, definidos quando tiverem sido acumuladas evidências suficientes. No Cretáceo Médio, muitas das principais linhagens de angiospermas apareceram no registro fóssil e, no fim do Cretáceo, ocorreu uma grande e extensiva diversificação. As angiospermas tornaram-se as plantas dominantes em muitos dos ambientes terrestres.

Assim como as gimnospermas, as angiospermas mais antigas tinham pólen com uma única abertura (monoaperturado), como ainda hoje é encontrado em angiospermas basais e monocotiledôneas. Essa característica pode, portanto, ser considerada como ancestral e que foi retida no curso da evolução.

Relações filogenéticas das angiospermas

No Capítulo 19 discutimos sobre as duas maiores classes de angiospermas, as monocotiledôneas e as eudicotiledôneas, que juntas compreendem 97% das espécies do filo Anthophyta. As monocotiledôneas claramente tiveram um ancestral em comum, como é indicado por seu cotilédone único e por várias outras características. O mesmo é verdade para as eudicotiledôneas, que têm uma característica derivada típica, seu pólen triaperturado (pólen com três sulcos ou poros, além de outros tipos de pólen derivados do grupo triaperturado).

Os remanescentes 3% das angiospermas vivas incluem aquelas que retêm algumas das características mais primitivas. Elas consistem em diversas linhagens evolutivas que são bem distintas umas das outras. Suas relações com outros grupos de angiospermas foram especificadas com maior precisão em anos recentes, graças a comparações macromoleculares e análises estritas das relações entre linhagens evolutivas baseadas em suas características ancestrais e derivadas.

Várias linhas evolutivas de angiospermas surgiram antes da separação entre monocotiledôneas e eudicotiledôneas. Todas essas plantas arcaicas que foram vistas como “dicotiledôneas” até recentemente são tão dicotiledôneas quanto são monocotiledôneas. Todos esses grupos de plantas, como as monocotiledôneas, têm pólen monoaperturado ou alguma modificação desse tipo, indicando que o pólen triaperturado das eudicotiledôneas é uma característica derivada que marca esse último grupo.

As linhagens mais antigas das angiospermas – denominadas angiospermas da grade basal – são *Amborella trichopoda* (a única espécie da família Amborellaceae), a ordem Nymphaeales (ninfeias) e a ordem Austrobaileyales. Estudos moleculares filogenéticos indicam claramente que *Amborella*,

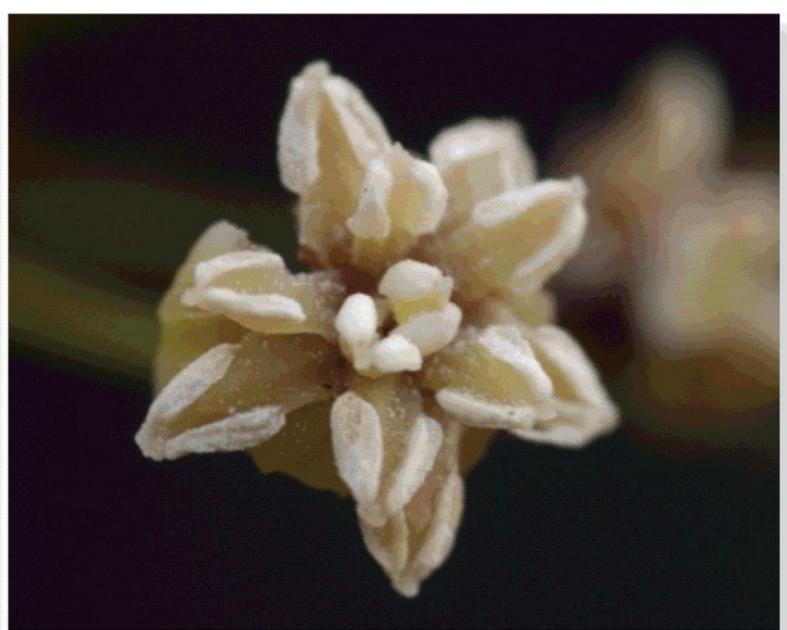
seguida de Nymphaeales e logo depois Austrobaileyales são grupos irmãos de todas as outras plantas com flor, chamadas Mesangiospermae (mesangiospermas).

Amborella é uma planta herbácea da ilha da Nova Caledônia (Pacífico Sul). Suas flores pequenas, que não apresentam distinção entre sépalas e pétalas, são imperfeitas (unissexuadas), com flores estaminadas e carpeladas em plantas separadas (Figura 20.2). As flores carpeladas, no entanto, contêm estames estéreis (estaminódios), uma indicação que *Amborella* pode ter evoluído de ancestrais com flores perfeitas (bissexuadas). Diferente da grande maioria das angiospermas, o xilema de *Amborella* não é constituído por vasos, sendo as traqueídes seu único sistema condutor de água (ver Capítulo 17). Como discutido anteriormente (ver Capítulo 19), o saco embrionário (gametófito feminino maduro) de *Amborella* é único, com oito células e nove núcleos.

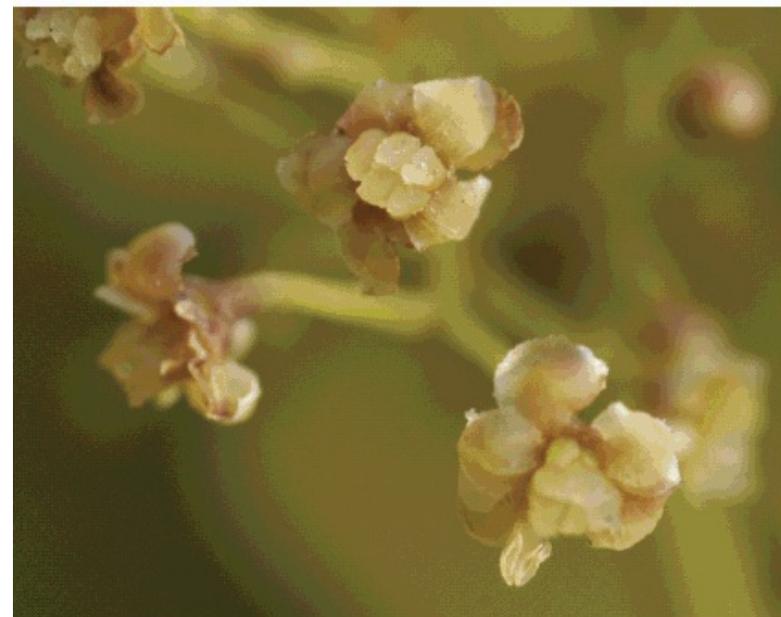
As Nymphaeales são plantas aquáticas, herbáceas adaptadas à intensidade luminosa alta (Figura 20.3). As Austrobaileyales, ao contrário, são principalmente arbustos ou pequenas árvores adaptadas à intensidade luminosa baixa e vivem nas florestas tropicais úmidas, sob a copa das árvores maiores (Figura 20.4). Vale lembrar que tanto Nymphaeales quanto Austrobaileyales têm sacos embrionários com quatro células e quatro núcleos e formam endosperma diploide. A maioria das Nymphaeales perdeu os vasos ou tem vasos que lembram traqueídes.



A



B



C



D

20.2 *Amborella trichopoda*. **A.** Planta lenhosa e perene, *Amborella trichopoda* é a única espécie na família Amborellaceae. É um arbusto rasteiro com flores pequenas nas quais os segmentos do perianto (pétalas e sépalas em muitos grupos de plantas) são indiferenciados. *Amborella* é dioica, o que quer dizer que as **(B)** flores estaminadas e **(C)** as pistiladas são encontradas em plantas diferentes. Os estames são bastante indiferenciados, sem filetes, e os poucos carpelos nas flores pistiladas se desenvolvem em **(D)** frutos (drupas) pequenos, resinosos, cada um contendo um caroço com cicatrizes. A Nova Caledônia (ilha no Pacífico Sul), que se separou da Austrália/Antártica há uns 80 milhões de anos, abriga mais grupos de angiospermas com características primitivas do que qualquer outro lugar no mundo.



20.3 Ninfeias. A ninfeia-cheirosa, *Nymphaea odorata*, é nativa da metade leste dos EUA e estende-se para o sul desde o Caribe até a América do Sul. A família das ninfeias (Nymphaeaceae) é um pequeno grupo de plantas terrestres, distintivas e bonitas, que se tornaram adaptadas a um *habitat* aquático durante o Cretáceo e assim permaneceram desde então.

A primeira linhagem a divergir dentro das Mesangiospermae foi o clado das magnoliídeas, que inclui a família das magnólias (Magnoliaceae, ordem Magnoliales; Figura 20.5), cujas flores têm numerosas partes dispostas em espiral. São, também, incluídas nesse clado as Laurales, Piperales e Canellales. As Laurales contêm as famílias Lauraceae (loureiro) e Calycanthaceae (calicanto); as Piperales consistem nas famílias Piperaceae (pimenta-do-reino) e Aristolochiaceae (aristolóquias ou papos-de-peru, Figura 20.6); e as Canellales, na família Winteraceae (drímis). Algumas outras famílias de plantas com características similares também estão inclusas, muitas das quais, em geral, concentradas ou restritas às regiões da Australásia e do hemisfério sul. Uma das suas características é que as folhas da maioria das magnoliídeas têm células oleíferas com óleos voláteis, que são a base da fragrância típica da noz-moscada, pimenta-do-reino e folha do louro. As Winteraceae não têm vasos, o que é aparentemente resultado de uma perda evolutiva. Há cerca de 20 famílias de plantas nas magnoliídeas com representantes atuais.

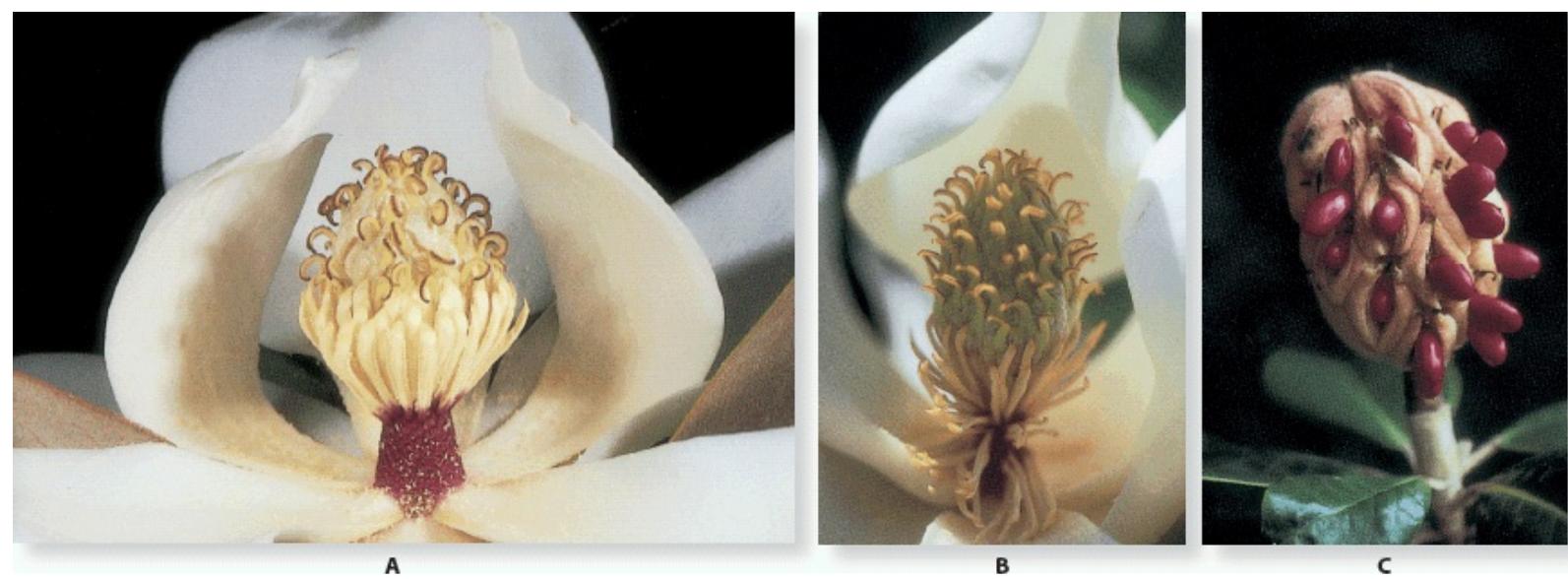
As monocotiledôneas constituem a segunda maior linhagem das mesangiospermas que retêm algumas das características basais das angiospermas, como pólen monoaperturado e trimeria das flores (partes florais em número de três). O terceiro e último maior clado das mesangiospermas é representado pelas eudicotiledôneas. A Figura 20.7 evidencia as relações entre os principais grupos das angiospermas.



20.4 *Austrobaileya scandens*. A única espécie do gênero e família, *Austrobaileya scandens*, concede seu nome para a ordem que a contém, a Austrobaileyales. Suas grandes flores exibem muitas características que apontam quais delas podiam ser semelhantes nas flores bissexuadas antigas. O verticilo floral externo consiste em tépalas (partes do perianto não diferenciado em sépalas e pétalas). O verticilo que segue consiste em estames dispostos espiraladamente, cujas anteras (amarelas) são suportadas por estruturas achatadas, em vez dos filetes. Como os estames crescem espiraladamente para o centro da flor, eles se tornam progressivamente estéreis, perdendo suas anteras para formar um novo verticilo entre estames e carpelos (pistilos). Esses estaminódios com pintas roxas aparentemente isolam os estames que contêm pólen das superfícies estigmáticas na ponta dos pistilos no centro da flor. A receptividade do estigma ao pólen termina, entretanto, antes das anteras começarem a liberar o pólen. Uma única flor contém cerca de 15 pistilos, cada um com 8 a 12 óvulos. Esta flor foi fotografada pelo Dr. Joseph Williams no coração dos trópicos úmidos do North East Queensland, Austrália.

Como mencionado anteriormente, o primeiro representante de uma angiosperma que é bem documentado no registro fóssil é *Archaeofructus* (Figura 20.8), que foi descoberta na China no final de 1980 e datada em 125 milhões de anos de idade. *Archaeofructus* era uma planta pequena, herbácea, aquática, sem flores vistosas, com ausência de perianto (sépalas e pétalas). Ramos portando estames e carpelos distendiam-se acima da superfície da água. Os numerosos estames podem ter atraído polinizadores. A natureza aquática dessa angiosperma antiga pode indicar que a evolução inicial das angiospermas ocorreu em um ambiente aberto, aquático ou úmido e sujeito a distúrbios frequentes. Tais condições podem ter favorecido plantas pequenas, com crescimento rápido e uma geração de curta duração, um conjunto de características que ainda está presente nas angiospermas atuais.

Recentemente, o primeiro fóssil intacto (porção acima do solo) de uma eudicotiledônea madura foi encontrado também na China. Designada *Leeifructus mirus*, essa planta com 125 milhões de anos foi colocada entre as Ranunculaceae (ranúnculo).

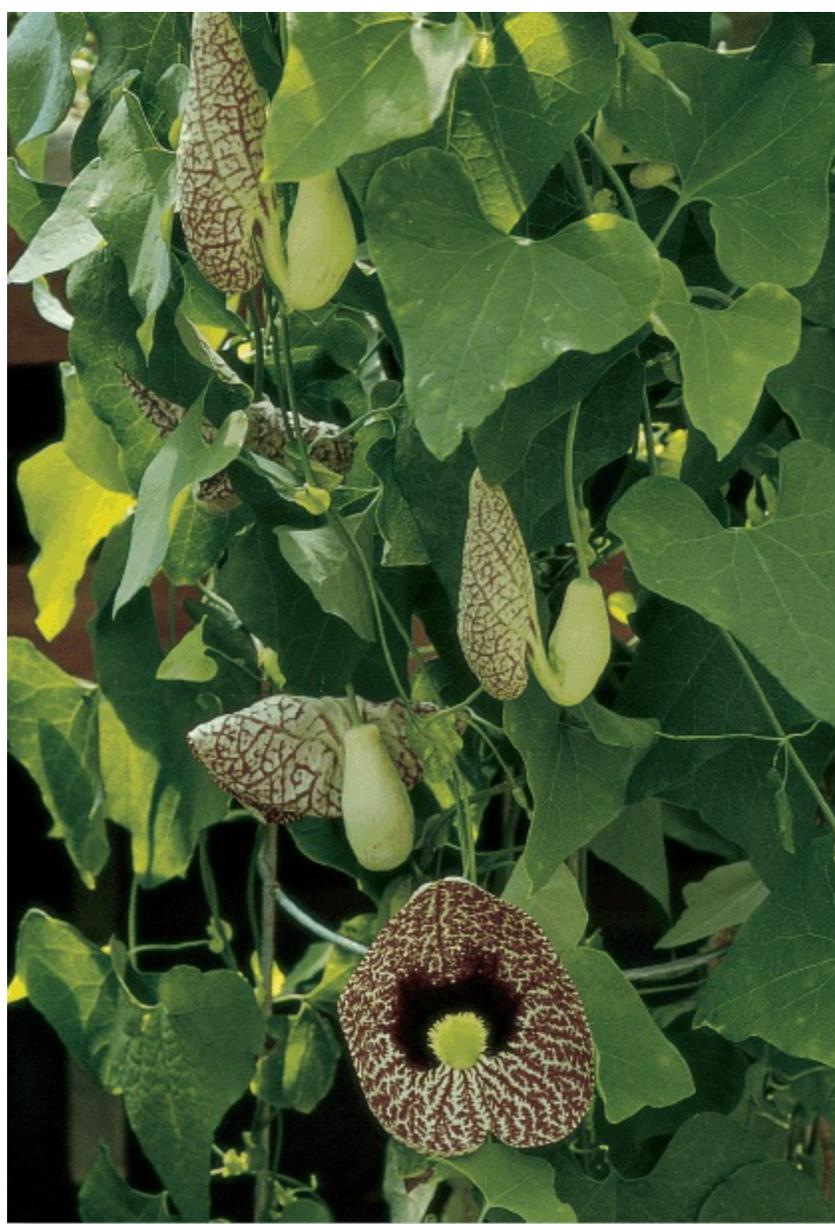


A

B

C

20.5 Magnolia. Flores e frutos da magnólia (*Magnolia grandiflora*), uma magnoliídea lenhosa. **A.** O receptáculo em forma de cone porta numerosos carpelos dispostos em espiral e destes emergem estiletes curvos. Abaixo dos estiletes estão os estames de cor creme. As anteras ainda não liberaram seu pólen, enquanto os estigmas estão receptivos. Tais flores são ditas protogínicas. **B.** O eixo floral de uma flor em seu segundo dia mostrando estigmas que não estão mais receptivos e estames que estão liberando pólen. **C.** Fruto, mostrando os carpelos, e as sementes com coloração vermelha intensa; cada semente sobrelevada está presa por um pedúnculo delgado.



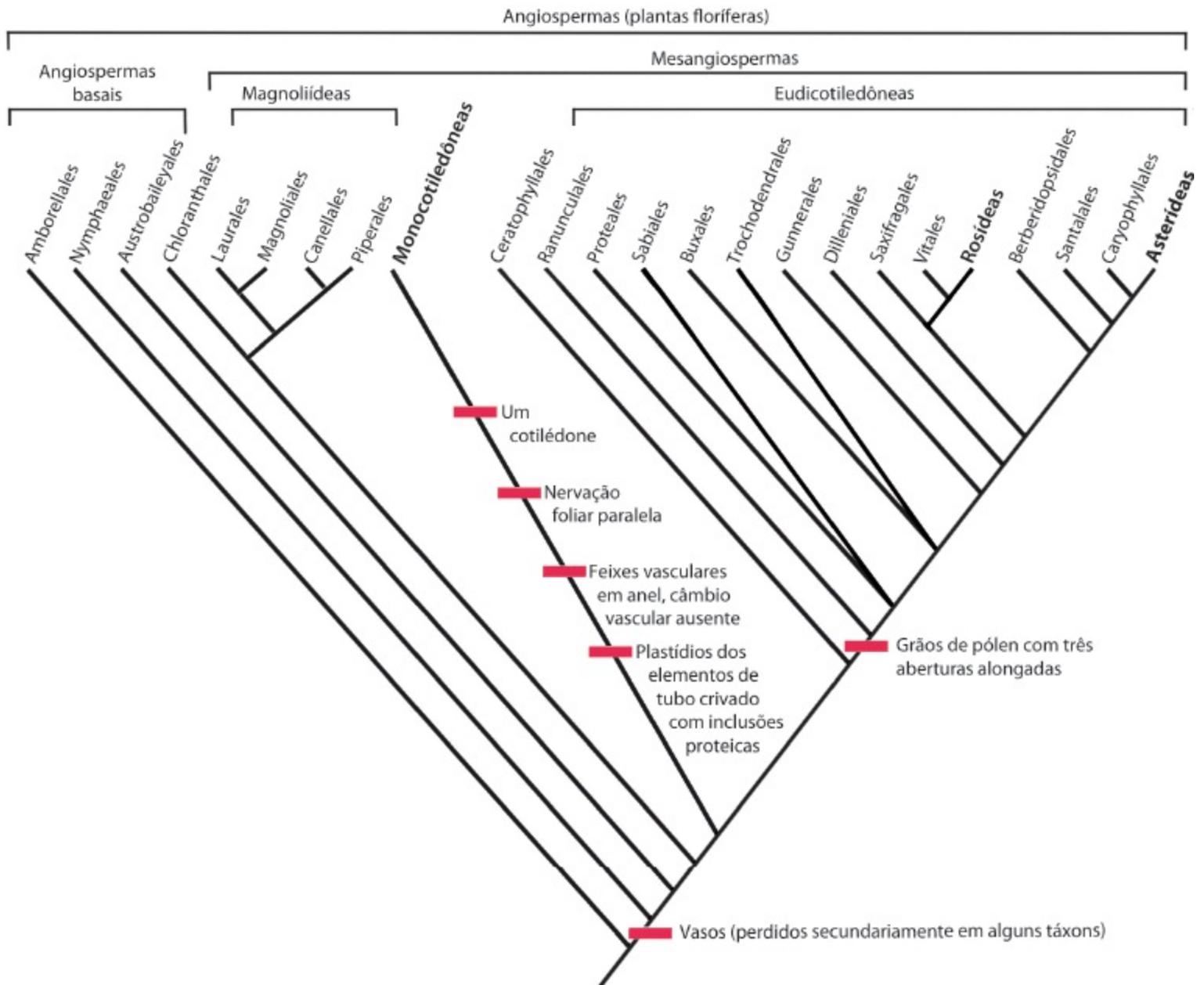
20.6 Papo-de-peru-do-grande. *Aristolochia gigantea*, o papo-de-peru-do-grande, pertence à família das aristolóquias (Aristolochiaceae), uma magnoliídea. As flores de *Aristolochia* emitem odores que variam do cítrico ao fétido (assemelhando-se ao de carne podre), todos os quais atraem insetos polinizadores.

Até cerca da última metade do século 20, muitos botânicos consideravam que as primeiras angiospermas tinham flores grandes com numerosas peças florais dispostas em espiral (em vez de verticiladas), portanto parecidas com as flores de uma magnólia (Figura 20.5). No entanto, com a descoberta de *Archaeofructus* e com as filogenias recentes baseadas em estudos moleculares que colocam *Amborella* e as Nymphaeales como a primeira separação das angiospermas atuais, ficou claro que plantas com as características similares às de *Amborella* ou angiospermas aquáticas diversas precedem o aparecimento de plantas com flores semelhantes às de magnólia, por talvez 10 a 20 milhões de anos. Agora, parece ser mais provável que as flores das angiospermas primitivas fossem menores, mais simples, pouco chamativas e com sistemas de polinização simples. Assim, as flores da magnólia e toda a diversidade floral que marca as angiospermas modernas surgiram muito depois do aparecimento do primeiro grupo de angiospermas. As angiospermas disseminaram-se rapidamente ao redor do mundo e se diferenciaram à medida que os limites entre as principais zonas climáticas se tornaram mais pronunciados, sobretudo durante os últimos 70 milhões de anos,

aproximadamente.

Evolução da flor

Como eram as flores das primeiras angiospermas? É claro que não sabemos isso por meio de observação direta, mas podemos deduzir sua natureza a partir do que sabemos de certas plantas atuais e do registro fóssil. Em geral, as flores dessas plantas eram diversas, tanto no número de peças florais quanto na disposição dessas peças. A maior parte das famílias modernas de angiospermas tende a ter padrões florais mais fixos e que não variam muito em suas características estruturais básicas dentro de uma família específica. Discutiremos a derivação desses padrões ao longo do curso da evolução, abordando os diferentes verticilos da flor, de fora para dentro, do perianto ao androceu e gineceu.



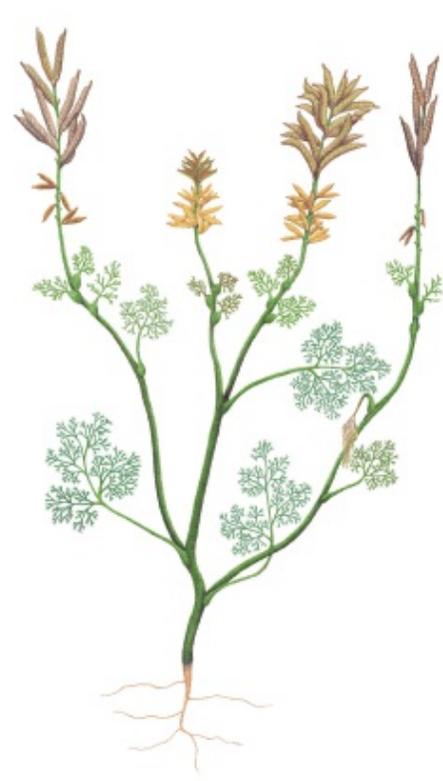
20.7 Cladograma mostrando as relações filogenéticas das angiospermas. As linhagens mais antigas das angiospermas – angiospermas da grade basal – são colocadas abaixo do resto das plantas com flor, as mesangiospermas. As mesangiospermas incluem as Chloranthales, magnoliídeas, monocotiledôneas, Ceratophyllales e eudicotiledôneas. Dentro das eudicotiledôneas estão os dois maiores grupos monofiléticos:

as rosídeas com 16 ordens e as asterídeas com 14 ordens. As rosídeas têm, tipicamente, óvulos com dois tegumentos e o nucelo constituído por duas ou mais camadas de células. As asterídeas têm, tipicamente, óvulos com um único tegumento e o nucelo composto de uma única camada de células. Algumas rosídeas comuns são: violetas, begônias, leguminosas, brassicáceas (incluindo *Arabidopsis thaliana*) e pepinos, bem como linhaça, algodoeiro e olmos. As asterídeas incluem as bem conhecidas plantas de mirtilo (*Vaccinium* spp.), boca-de-leão, *dogwoods* (*Cornus* spp.), tomates, batatas, cenouras, campânulas (campainhas), mentas (hortelãs) e margaridas.

As partes da flor fornecem evidências sobre a evolução das angiospermas

O perianto das primeiras angiospermas não tinha sépalas e pétalas distintas. Nas angiospermas mais antigas, o perianto, se presente, nunca tinha uma separação nítida entre o cálice e a corola. As sépalas e as pétalas podiam ser idênticas ou senão havia uma transição gradual em aparência entre estes verticilos, como é nas magnólias modernas e ninfeias. Em algumas angiospermas, inclusive as ninfeias, as pétalas parecem ter sido derivadas das sépalas. Em outras palavras, as pétalas podem ser vistas como folhas modificadas que se tornaram especializadas para atrair os polinizadores. Contudo, na maioria das angiospermas é provável que as pétalas tenham originalmente se derivado de estames que perderam seus esporângios – tornando-se “estéreis” – e, em seguida, foram especialmente modificados para seu novo papel. Muitas pétalas, assim como os estames, são supridas somente por um feixe vascular. Ao contrário, as sépalas são normalmente alimentadas pelo mesmo número de feixes vasculares que as folhas da mesma planta (com frequência três ou mais). Tanto nas sépalas quanto nas pétalas, os feixes vasculares costumam ramificar-se de maneira que o número de feixes que entra nelas não pode ser determinado a partir do número de nervuras no corpo principal dessas estruturas.

A fusão de pétalas ocorreu diversas vezes durante a evolução das angiospermas, resultando na conhecida corola tubular, que é característica de muitas famílias (Figura 20.9C). Quando a corola é tubular, os estames muitas vezes se fundem a ela e parecem surgir dela. Em várias famílias, as sépalas também são fundidas na forma de um tubo.



A



B



C

20.8 *Archaeofructus sinensis*. Os fósseis de *Archaeofructus sinensis*, a planta florífera mais antiga bem conhecida, têm aproximadamente 125 milhões de anos de idade. Eles foram recuperados de leitos semiaquáticos preservados no norte da China. **A.** Reconstrução de uma planta inteira, mostrando as raízes delicadas, as folhas recortadas e os eixos florais com carpelos fechados na parte de cima e estames fechados abaixo. **B.** Espécime inteiro, exceto as raízes. **C.** Vista, em detalhe, de um eixo de frutificação fértil, com os carpelos fechados, os estames e parte das folhas.

Os estames das primeiras angiospermas apresentavam estrutura e função variadas. Os estames de algumas famílias de magnoliídeas lenhosas são largos, coloridos e muitas vezes perfumados, desempenhando um papel óbvio na atração de visitantes florais. Em outras angiospermas primitivas, os estames, embora relativamente pequenos, e esverdeados podem também ser carnosos. A maioria das monocotiledôneas e eudicotiledôneas, ao contrário, tem estames com filetes em geral finos e anteras terminais espessadas (como exemplo, ver Figura 19.6).

Em algumas flores especializadas, os estames são fundidos entre si. Seus filetes fundidos podem então formar estruturas colunares, como nos membros das famílias da ervilha, do melão, da malva (Figura 20.9D) e do girassol (Figura 20.10D), ou eles podem ser fusionados à corola, como nas famílias dos flocos (*Phlox*, Polemoniaceae), *Antirrhinum majus* (Scrophulariaceae) e da menta (Lamiaceae). Em certas famílias de plantas, alguns dos estames se tornaram secundariamente estéreis: eles perderam seus esporângios e se transformaram em estruturas especializadas, como nectários. Nectários são glândulas que secretam *néctar*, um fluido açucarado que atrai polinizadores e fornece alimento a eles. A maioria dos nectários, contudo, em vez de serem estames modificados, surgiram de outras formas. Durante o curso da evolução da flor de angiospermas, a infertilidade dos estames, como descrito anteriormente, também desempenhou um papel importante na evolução das pétalas.

Os carpelos de muitas das primeiras angiospermas não eram especializados. Um bom número de angiospermas primitivas tem carpelos, às vezes parecidos com folhas, sem áreas especializadas para capturar grãos de pólen e que possam ser comparadas aos estigmas especializados da maior parte das angiospermas atuais. Os carpelos de muitas magnoliídeas lenhosas e outras plantas que retêm características primitivas são livres uns dos outros, em vez de serem unidos como na maioria das angiospermas contemporâneas. Em poucas angiospermas atuais, os carpelos apresentam fechamento incompleto, embora a polinização ocorra de modo sempre indireto – ou seja, o pólen não entra em contato direto com os óvulos. Na grande maioria das angiospermas atuais, os carpelos são fechados e com diferenciação nítida em estigma, estilete e ovário. Há muita variação no arranjo dos óvulos entre as eudicotiledôneas: os óvulos podem ser posicionados junto à parede interna do ovário, no eixo central; algumas vezes, um único óvulo é preso na base ou mesmo no ápice do ovário (ver Figura 19.9).

Quatro tendências evolutivas entre as flores são evidentes

A polinização por insetos muito provavelmente acelerou a evolução inicial das angiospermas, tanto pelas possibilidades que ela proporcionou com o isolamento de pequenas populações quanto pela polinização indireta, a qual promove a competição entre os numerosos grãos de pólen germinando no tecido estigmático. As flores bissexuadas e unissexuadas apareceram muito cedo na evolução das angiospermas, por isso não podemos assumir qual delas é a ancestral. O perianto indiferenciado das

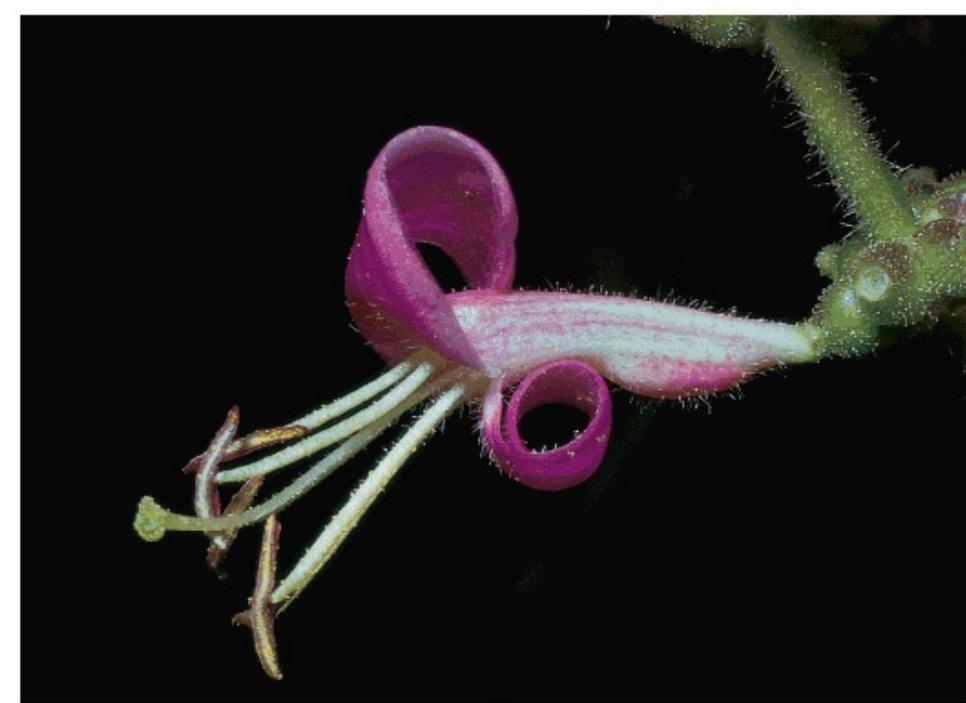
primeiras angiospermas logo deu origem a pétalas e sépalas distintas. À medida que as angiospermas continuaram a se diversificar, as relações com polinizadores especializados se tornaram mais sólidas e o número e a organização dos padrões florais se tornaram mais estereotipados. As seguintes quatro tendências evolutivas generalizadas são evidentes (como mostradas nos exemplos da Figura 20.9):



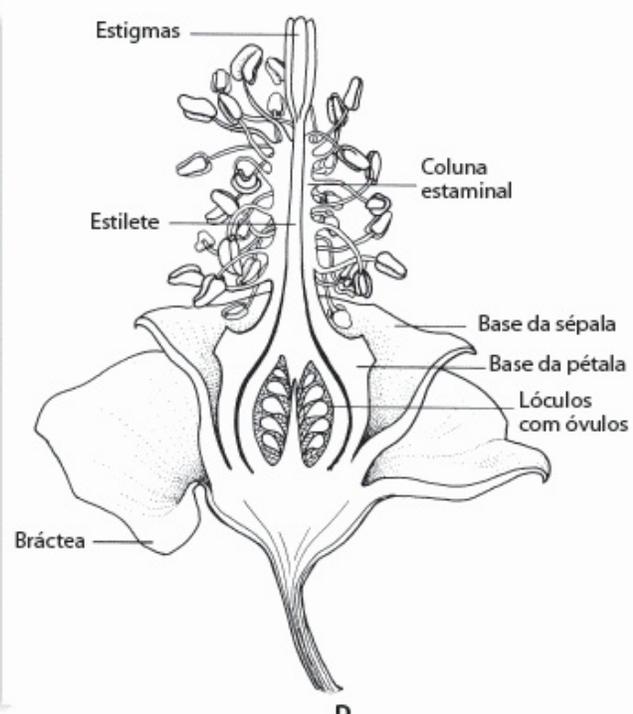
A



B



C

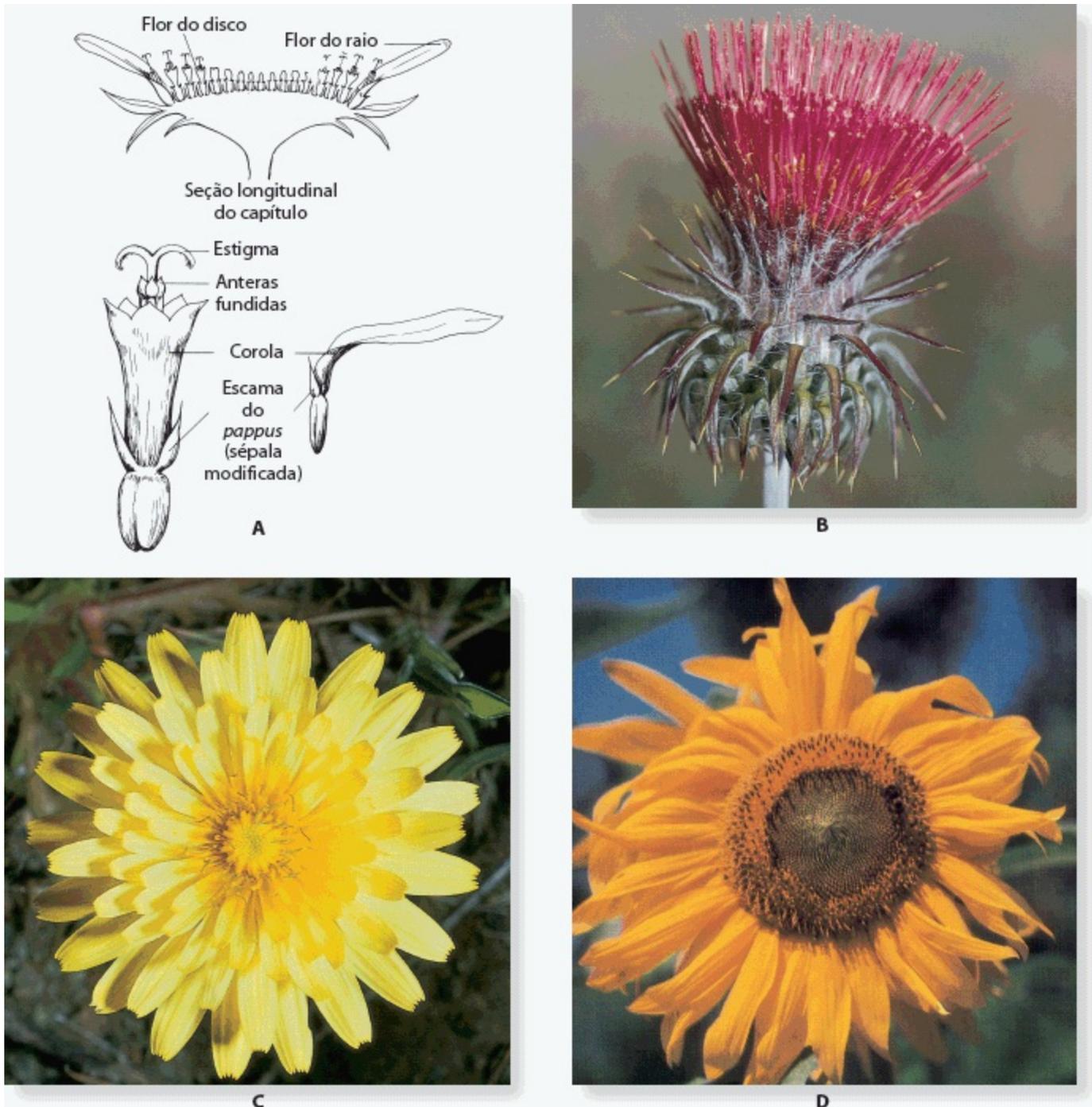


D

20.9 Exemplos de flores especializadas. **A.** Erva-diurética, *Chimaphila umbellata* (Ericaceae). As sépalas (não visíveis) e as pétalas são em número de cinco em cada verticilo, os estames são dez, e os cinco carpelos são fundidos em um gineceu composto que apresenta um único estigma. **B.** Lótus, *Nelumbo lutea* (Nelumbonaceae). As numerosas tépalas (perianto não diferenciado em sépalas e pétalas) e os estames são dispostos em espiral; os carpelos são inseridos em um receptáculo com o topo achatado. **C.** Madressilva-do-chaparral, *Lonicera hispidula* (Caprifoliaceae). O ovário é ínfero e tem dois ou três lóculos; as sépalas são reduzidas a “pequenos dentes” em sua ponta. As pétalas apresentam-se fundidas na corola tubular dessa flor zigomorfa (com simetria bilateral); os cinco estames, protrusos em relação ao tubo, estão aderidos à parede interna dele. O estilete é mais longo do que os estames e o estigma é elevado acima deles. Um polinizador que visite esta flor entrará em contato primeiro com o estigma, de forma que se estiver carregando pólen de outra flor depositará este pólen no estigma antes de chegar às anteras. Frutos dessa espécie são mostrados na Figura 20.28B. **D.** Diagrama da seção longitudinal da flor do algodoeiro (*Gossypium*), da família das

malváceas, com as sépalas e as pétalas removidas e mostrando a coluna de estames fundida em torno do estilete.

1. As flores tinham partes florais em número indefinido; com a evolução surgiram flores com algumas partes em número definido.
2. O eixo floral tornou-se encurtado de forma que a disposição original das peças florais em espiral não é mais evidente. As peças florais, em geral, tornaram-se fundidas.
3. O ovário tornou-se ínfero, em vez de súpero, e o perianto tornou-se diferenciado com cálice e corola distintos.
4. A simetria radial (regular) ou actinomorfa das flores primitivas cedeu lugar para a simetria (irregular) bilateral ou zigomorfa nas mais derivadas.



20.10 Compostas (família Asteraceae). **A.** Diagrama mostrando a organização do capítulo de um membro dessa família. As flores do disco e as do raio estão subordinadas à disposição geral do capítulo, que funciona como uma única flor na atração de polinizadores. **B.** Cardo, *Cirsium pastoris*. Os membros da tribo

dos cardos têm somente flores do disco. Esta espécie de cardo em particular tem flores de um vermelho vivo e é frequentemente visitada por beija-flores, que são seus principais agentes de polinização. **C. Agoseris**, um parente silvestre do dente-de-leão (*Taraxacum*). Nas inflorescências da tribo das chicórias (o grupo de compostas ao qual o dente-de-leão e seus parentes pertencem) não há flores do disco. As flores do raio na margem, no entanto, são geralmente grandes. **D. Girassol**, *Helianthus annuus*.

Asteraceae e Orchidaceae são exemplos de famílias especializadas

Entre as flores mais especializadas em termos evolutivos estão aquelas da família Asteraceae (Compositae), que são eudicotiledôneas e as da família Orchidaceae, que são monocotiledôneas. Em termos de número de espécies, essas são as duas maiores famílias de angiospermas.

As flores de Asteraceae são densamente agrupadas no capítulo. Em Asteraceae (compostas), as flores epíginas são relativamente pequenas e densamente reunidas em uma inflorescência denominada capítulo. Cada uma das minúsculas flores tem um ovário ínfero constituído por dois carpelos fundidos e com um único óvulo em um lóculo (Figura 20.10).

Nas flores das compostas, os estames são reduzidos a cinco em número e são em geral fundidos entre si (conatos) e à corola (adnatos). As pétalas, também cinco, são fundidas umas às outras e ao ovário, e as sépalas são ausentes ou reduzidas a uma série de pelos ou escamas, conhecidas como *pappus*. O *pappus* serve, frequentemente, para auxiliar a dispersão pelo vento, como é o caso da planta conhecida como dente-de-leão ou amor-de-homem (*Taraxacum officinale*), um membro das asteráceas (ver Figuras 20.25 e 20.26B). Em outros membros dessa família, como o picão (*Bidens*), o *pappus* pode ser farpado, servindo para aderir o fruto a um animal que passe e assim aumentar suas chances de ser disperso de um lugar para outro. Em muitos representantes da família Asteraceae, cada capítulo apresenta dois tipos de flores: (1) as flores do disco, que formam a porção central do capítulo e (2) as flores do raio, que estão dispostas na porção periférica. As flores do raio são frequentemente pistiladas (com carpelos), mas às vezes são completamente estéreis. Em alguns membros das asteráceas, como os girassóis, as margaridas e as margaridas-de-miolo-escuro (*Rudbeckia hirta*), a corola fundida de cada flor do raio apresenta simetria bilateral (zigomorfa) e forma uma longa “pétala” em forma de fita.

Em geral, o capítulo das compostas tem a aparência de uma única flor grande. Contudo, ao contrário de muitas flores simples, o capítulo amadurece em alguns dias, com as flores individuais abrindo-se em série em um padrão espiralado, de fora para dentro. Como consequência, os óvulos de um determinado capítulo podem ser fecundados por pólen de diferentes doadores. O sucesso dessa estratégia evolutiva é comprovado pela abundância dos membros das asteráceas e também por sua grande diversidade que, com cerca de 22.000 espécies, faz delas a segunda maior família de plantas floríferas.

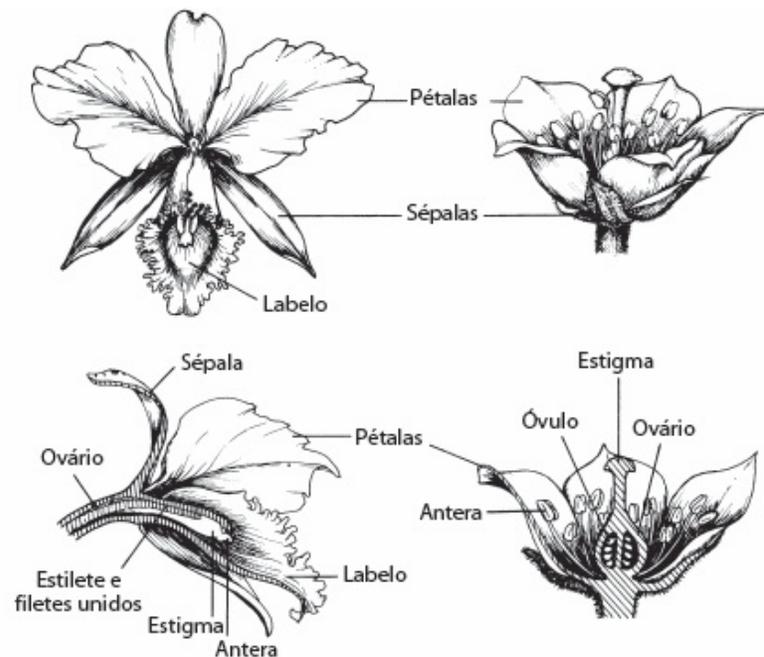
Orchidaceae é a maior família das angiospermas. Outra estratégia floral de sucesso é o das orquídeas (Orchidaceae) que, diferentemente das compostas, são monocotiledôneas. Existem provavelmente pelo menos 24.000 espécies de orquídeas, constituindo, assim, a maior família de plantas floríferas. No entanto, diferentemente das compostas, as espécies de orquídeas raramente são muito abundantes em número de indivíduos. A maioria das espécies de orquídeas é tropical, e apenas cerca de 140 espécies são nativas dos EUA e do Canadá, por exemplo. Nas orquídeas, os três carpelos são fundidos e o ovário é ínfero, como nas compostas (Figura 20.11). Entretanto, ao contrário das

compostas, cada ovário de orquídea contém muitos milhares de minúsculos óvulos e, como consequência, cada evento de polinização pode resultar na produção de um imenso número de sementes. Em geral há somente um estame presente [em uma subfamília, nas orquídeas conhecidas como sapato-de-vênus (*Paphiopedilum*), há dois], e este é tipicamente fundido com o estilete e o estigma, formando uma única estrutura complexa – a *coluna*. Todo o conteúdo de uma antera é mantido junto e disperso como uma unidade – a *polínia* ou *polinário*. As três pétalas das orquídeas são modificadas de maneira que as duas laterais formam alas e a terceira forma o labelo (estrutura em taça com forma de lábio), o qual é muitas vezes bem grande e chamativo. As sépalas, também três, são muitas vezes coloridas e semelhantes às pétalas. A flor tem sempre simetria bilateral, e, com frequência, sua aparência é estranha.

Entre as orquídeas há espécies com flores do tamanho de uma cabeça de alfinete e outras com flores com mais de 20 cm de diâmetro. Vários gêneros não têm clorofila e sobrevivem como micoheterótrofos (apresentam simbiose com fungos em suas raízes). Duas espécies australianas crescem inteiramente debaixo da terra, e suas flores aparecem através de rachaduras no solo, onde são polinizadas por moscas. Na produção comercial de orquídeas, as plantas são clonadas por meio de uma técnica em que o tecido meristemático é dividido e milhares de plantas idênticas podem ser produzidas de forma rápida e eficiente (ver Capítulo 10). Há mais de 60.000 híbridos registrados de orquídeas, muitos deles envolvendo dois ou mais gêneros. Os frutos de orquídeas do gênero *Vanilla* são a fonte do aromatizante natural conhecido como baunilha.



A



B

20.11 Orquídeas (família Orchidaceae). A. Uma orquídea do gênero *Cattleya*. As orquídeas têm flores extremamente especializadas. B. Uma comparação das partes de uma flor de orquídea, mostrada à

esquerda, com aquelas de uma flor com simetria radial, à direita. O labelo é uma pétala modificada que serve como plataforma de pouso para insetos.

Os animais contribuem como os principais agentes da evolução floral

As plantas, diferentemente da maior parte dos animais, não podem se mover de um lugar para outro para encontrar alimento, abrigo ou para procurar um parceiro reprodutivo. Em geral, as plantas devem satisfazer essas necessidades por meio de respostas de crescimento e das estruturas que elas produzem. Muitas angiospermas, entretanto, desenvolveram um conjunto de características que, na prática, lhes proporciona mobilidade direcionada na busca por um parceiro reprodutivo. Esse conjunto de atributos toma forma na flor. Ao atraírem os insetos e outros animais com suas flores, direcionando o comportamento desses animais de forma que a polinização cruzada (e, assim, fecundação cruzada) ocorresse com grande frequência, as angiospermas transcenderam a sua condição de organismos sésseis. Assim, elas se tornaram tão móveis quanto os animais. Como isso foi possível?

Coevolução entre as flores e os insetos. As plantas primitivas portando sementes eram polinizadas de forma passiva. Grandes quantidades de pólen eram espalhadas pelo vento, chegando à proximidade dos óvulos somente por acaso. Os óvulos, que eram formados nas folhas ou em estróbilos, exsudavam gotas de polinização aderentes em suas micrópilas; essas gotas serviam para capturar os grãos de pólen e atraí-los para a micrópila. Como ocorre na maioria das Cycadaceae (ver Capítulo 18) e gnetófitas atuais, os insetos que se alimentavam de pólen e de outras partes florais começaram a voltar a essas novas fontes de alimento descobertas, transferindo, assim, o pólen de uma planta para outra. Tal sistema é mais eficiente do que a polinização passiva pelo vento e possibilitou a polinização muito mais acurada com uma quantidade menor de grãos de pólen.

A atração de insetos para os óvulos nus dessas plantas resultava, às vezes, na perda de alguns deles para estes animais. A evolução para um carpelo fechado, assim, deu a certas plantas com sementes – os ancestrais das angiospermas – uma vantagem reprodutiva e, conseqüentemente, seletiva. As demais mudanças na forma da flor, tais como a evolução do ovário ínfero, podem ter representado formas adicionais de impedir que os óvulos fossem consumidos por insetos e outros animais, fornecendo assim uma vantagem reprodutiva ainda maior.

Outro evento evolutivo importante foi o aparecimento da flor bissexuada. A presença de carpelos e estames em uma única flor (contrapondo-se, por exemplo, aos estróbilos microsporangiaados e megasporangiaados que se apresentam separados nas coníferas atuais) oferece uma vantagem seletiva por tornar cada visita de um polinizador mais eficaz. O polinizador pode coletar e depositar pólen a cada parada.

Quando uma dada espécie vegetal é polinizada por somente um ou poucos tipos de visitantes, a seleção favorece especializações relacionadas com as características destes visitantes. Muitas das modificações que evoluíram nas flores promoveram a compatibilidade de um tipo específico de visitante àquela classe de flor. Por exemplo, muitas angiospermas modernas são polinizadas somente ou principalmente por besouros e, outras, por moscas (Figura 20.12). Ambas dependem de odores florais que são frutados ou se parecem com estrume ou carniça, e, em flores polinizadas por besouros, as partes florais essenciais são muitas vezes cobertas e assim protegidas de seus visitantes vorazes.



A



B

20.12 Flores polinizadas por besouros e abelhas. **A.** Besouro (*Asclera ruficornis*) que se alimenta de pólen, na flor aberta e em forma de tigela da anêmona-americana (*Hepatica nobilis* var. *obtusa*, Ranunculaceae). As espécies da família Oedemeridae, à qual esse besouro pertence, alimentam-se somente de pólen, quando adultas. **B.** As flores malcheirosas e de cor frequentemente escura de muitas espécies latescentes (família Apocynaceae), como as dessa planta suculenta africana, *Stapelia schinzii*, são polinizadas por moscas-varejeiras.

As abelhas, porém, representam o grupo mais importante de insetos que visitam flores, sendo responsável pela polinização de mais espécies de plantas do que qualquer outro grupo. Na verdade, as abelhas e as plantas floríferas se diversificaram juntas ao longo dos últimos 80 milhões de anos.

Tanto os machos quanto as fêmeas de abelhas vivem de néctar e as fêmeas também coletam pólen para alimentar as suas larvas. As abelhas têm partes bucais, pelos no corpo e outros apêndices com adaptações especiais que as tornam adequadas para coletar e transportar néctar e pólen (Figura 20.13). Como Karl von Frisch e outros investigadores de comportamento de insetos mostraram, as abelhas podem aprender rapidamente a reconhecer cores, odores e contornos. A parte do espectro luminoso visível para a maioria dos insetos, inclusive para as abelhas, é um tanto diferente daquela visível para os seres humanos. Diferentemente dos humanos, as abelhas enxergam o ultravioleta como uma cor distinta; no entanto, elas não veem a cor vermelha, a qual tende a misturar-se com as imagens de fundo.

As flores de abelhas têm pétalas chamativas e com cores vivas, em geral azuis ou amarelas. Elas muitas vezes apresentam padrões distintivos por meio dos quais as abelhas podem reconhecê-las com eficiência. Tais padrões incluem “guias de néctar”, que são marcas especiais que indicam a posição do néctar (Figura 20.14).



20.13 Polinização por abelhas. As abelhas tornaram-se tão especializadas quanto as flores às quais elas se associaram ao longo de sua evolução. Suas partes bucais tornaram-se fundidas em um tubo sugador que contém uma língua. O primeiro segmento de cada um dos três pares de patas tem um conjunto de cerdas em sua superfície interna. Aqueles do primeiro e do segundo pares são escovas de pólen que recolhem o pólen aderido aos pelos do corpo da abelha. No terceiro par de patas, as cerdas formam um pente de pólen que recolhe o pólen dessas escovas e do abdome. Do pente, o pólen é empurrado para os cestos de pólen, superfícies côncavas cercadas por pelos no segmento superior do terceiro par de patas. Aqui mostramos uma abelha (*Apis mellifera*) forrageando em uma flor de alecrim (*Rosmarinus officinalis*). Na flor de alecrim, os estames e o estigma se curvam para cima e para fora da flor e ambos entram em contato com o dorso peludo de qualquer abelha visitante, que tenha o tamanho certo. Nessa fotografia é possível ver as anteras depositando grãos de pólen brancos na abelha.

As flores que são regularmente polinizadas por borboletas e mariposas diurnas (aquelas ativas durante o dia, em vez da noite) são semelhantes, em geral, às flores polinizadas por abelhas, mas geralmente têm “plataformas de pouso” na estrutura da flor (Figuras 20.11B e 20.15). Aquelas polinizadas por mariposas noturnas (que voam à noite) são em geral brancas ou de cor pálida e muitas vezes têm um perfume doce e penetrante, emitido somente após o pôr do sol. O nectário em uma flor de mariposa ou borboleta é frequentemente localizado na base do tubo de corola longo e estreito ou em um calcar e é, em geral, acessível somente para as peças bucais longas e sugadoras desses insetos.

Algumas plantas floríferas, incluindo cerca de um terço das espécies de orquídeas, atraem os insetos polinizadores por “decepção alimentar”. Tais plantas sinalizam a presença de recompensa alimentar, como néctar e pólen, sem fornecê-los. Muito frequentemente, os “enganadores de alimentos” atraem polinizadores mimetizando a aparência de flores com recompensa alimentar. Uma forma pouco comum de decepção, conhecida exclusivamente nas orquídeas, é a “decepção sexual”. Nesse exemplo, a polinização é feita por insetos machos enganados, que se esforçam em copular com a flor. Tais flores mimetizam a aparência de insetos fêmeas e emitem uma fragrância que se assemelha bastante aos feromônios dela.



20.14 Guias de néctar. Os chamados guias de néctar nas flores da dedaleira (*Digitalis purpurea*, Scrophulariaceae) servem como sinais indicadores para os insetos visitantes. O lábio inferior da corola fundida serve como plataforma de pouso do tipo que é comumente encontrado em flores de abelhas.



20.15 Polinização por borboletas. A borboleta-cobre (*Lycaena gorgon*) sugando néctar das flores de uma margarida. As longas partes bucais sugadoras de mariposas e borboletas ficam enroladas quando em repouso e se esticam para obter alimento. Seu comprimento varia entre as espécies. Com somente alguns milímetros em algumas das menores mariposas, elas chegam a 1 ou 2 cm em muitas borboletas, 2 a 8 cm em algumas mariposas da família Sphingidae da zona Temperada Norte, e chegam a 25 cm em alguns tipos de mariposas tropicais da mesma família.

As flores polinizadas por morcegos e aves produzem copioso néctar. As flores polinizadas por aves produzem néctar abundante e ralo, mas comumente exalam pouco odor porque o sentido do olfato não é muito desenvolvido em aves. As aves, porém, têm uma boa percepção de cores e as flores que eles visitam são normalmente coloridas, sendo as vermelhas e as amarelas mais comuns (Figura 20.16). Tais flores incluem aquilégia-vermelha (*Aquilegia canadensis*, Ranunculaceae), maracujá com flores vermelhas (*Passiflora coccinea*) e hibisco (Malvaceae).

Alguns grupos de plantas, sobretudo nos trópicos, têm flores que são normalmente polinizadas por morcegos. Os morcegos que obtêm a maior parte de seu alimento em flores têm focinhos esguios e alongados e línguas longas e extensíveis, algumas vezes com a ponta em forma de escova (Figura 20.17). A maioria das flores polinizadas por morcegos produz copiosas quantidades de néctar e tem coloração pouco vistosa, e muitas delas se abrem somente à noite. Tais flores muitas vezes pendem de longos pedicelos abaixo da folhagem ou se fixam nos troncos das árvores, onde os morcegos podem chegar com facilidade. As flores de morcego caracteristicamente têm odores muito fortes de fermentação ou semelhante ao de frutos, ou ainda odores que se pareçam com aqueles produzidos pelos morcegos para atrair uns aos outros.



20.16 Polinização por aves. O beija-flor (*Calypte anna*) macho com uma flor de mímulo (*Mimulus cardinalis*, Scrophulariaceae) no sul da Califórnia (EUA). Repare no pólen na testa do beija-flor, que está em contato com o estigma da flor.



20.17 Polinização por morcegos. Ao introduzir sua cabeça na corola tubular de uma flor de cacto (*Stenocereus thurberi*), o morcego (*Leptonycteris curasoae*) consegue coletar néctar com sua língua comprida e cheia de cerdas. Parte do pólen aderido à cabeça e ao pescoço do morcego será transferida para a próxima flor que ele visite. Essa espécie de morcego, um dos morcegos mais especializados em se alimentar de néctar, migra desde o centro e sul do México até os desertos do sudoeste dos EUA durante o fim da primavera e o início do verão. Lá ele se alimenta do néctar e do pólen de cactos (*Stenocereus thurberi* e *Carnegiea gigantea*) e das flores de agaves.

As flores polinizadas pelo vento não produzem néctar. As flores polinizadas pelo vento e que não dependem de animais polinizadores não produzem néctar, têm cores apagadas e são relativamente inodoras. As pétalas dessas flores são pequenas ou ausentes e os sexos apresentam-se, muitas vezes, separados na

mesma planta. Elas estão mais bem representadas em regiões temperadas, onde muitos indivíduos da mesma espécie costumam crescer juntos e a dispersão de pólen em geral ocorre no início da primavera, antes que as plantas tenham formado suas folhas. Os carvalhos, as bétulas (Figura 20.18A) e as gramíneas (Figura 20.18B, C) são exemplos conhecidos de plantas polinizadas pelo vento. As flores polinizadas pelo vento em geral têm anteras bem expostas, que prontamente soltam seu pólen para o vento. Os grandes estigmas são caracteristicamente expostos e, muitas vezes, ramificados ou com projeções plumosas, adaptadas para interceptar os grãos de pólen transportados pelo vento.

Os pigmentos mais importantes na coloração floral são os flavonoides

A cor é um dos traços mais conspícuos das flores de angiospermas – uma característica que faz dos membros do filo facilmente reconhecidos. As cores variadas nos diferentes tipos de flores evoluíram em relação aos seus sistemas de polinização e, em geral, funcionam como avisos para tipos específicos de animais, como vimos anteriormente.

Os pigmentos responsáveis pelas cores das flores de angiospermas são geralmente comuns em todas as plantas vasculares. No entanto, é a forma como eles estão concentrados nas flores das angiospermas e, sobretudo em suas corolas, que constitui uma característica especial das plantas floríferas. Surpreendentemente, todas as cores de flores são produzidas por um pequeno número de pigmentos. Muitas flores vermelhas, alaranjadas ou amarelas devem sua coloração à presença dos pigmentos carotenoides, semelhantes aos de folhas (ver Capítulo 2; eles também são encontrados em todas as plantas, nas algas verdes e alguns outros organismos). Os pigmentos mais importantes para a coloração floral, porém, são os *flavonoides*, que são compostos por dois anéis de seis carbonos ligados por uma unidade de três carbonos. Os flavonoides são encontrados, provavelmente, em todas as angiospermas e aparecem esporadicamente entre os membros de outros grupos de plantas. Nas folhas, os flavonoides bloqueiam a radiação ultravioleta extrema, a qual é destrutiva para os ácidos nucleicos e as proteínas. Eles em geral possibilitam a passagem seletiva da luz nos comprimentos de ondas referentes ao azul-esverdeado e vermelho, que são importantes para a fotossíntese.

As *antocianinas*, pigmentos que pertencem a uma das principais classes de flavonoides, são os mais importantes determinantes da coloração das flores (Figura 20.19). A maioria dos pigmentos vegetais vermelhos e azuis são antocianinas, os quais são solúveis em água e encontrados nos vacúolos. Diferentemente, os carotenoides são solúveis em óleo e encontrados em plastídios. A cor do pigmento antocianina depende da acidez do conteúdo vacuolar. A cianidina, por exemplo, é vermelha em solução ácida, violeta em solução neutra e azul em solução alcalina. Em algumas plantas, as flores mudam de cor após a polinização, em geral por causa da produção de grandes quantidades de antocianinas; dessa maneira, elas se tornam menos conspícuas aos insetos.



A

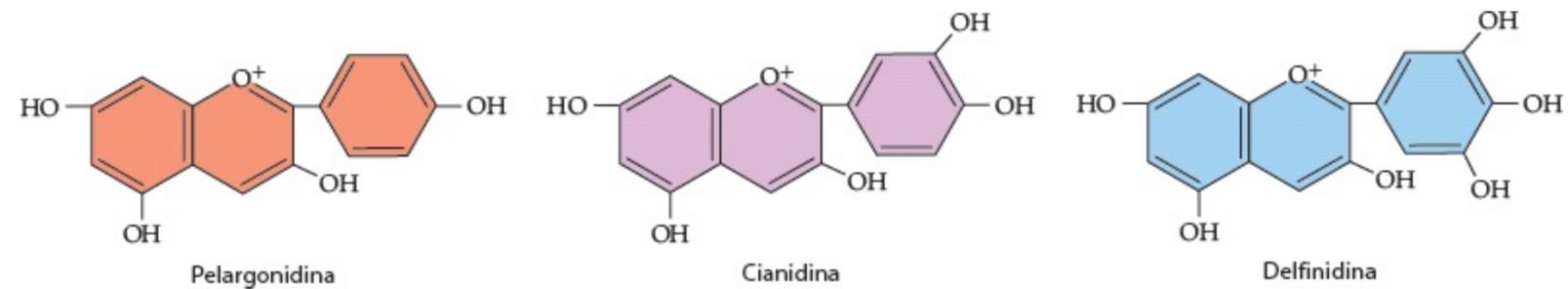


B



C

20.18 Polinização pelo vento. Aqui são mostradas flores de dois tipos de plantas polinizadas pelo vento. **A.** As flores estaminadas de uma bétula (*Betula papyrifera*) estão em inflorescências (amentilhos), que se apresentam como ramos pendentes, flexíveis, finos e com vários centímetros de comprimento. Essas inflorescências balançam com as brisas que passam, e o pólen quando maduro é assim espalhado pelo vento. **B.** Gramíneas, como o milho (*Zea mays*), caracteristicamente têm estigmas amplos e frequentemente plumosos, eficazes em capturar o pólen liberado pelas anteras pendentes e transportado pelo vento. O “cabelo” nas espigas de milho consiste em muitos estigmas, cada um levando a um grão na espiga jovem, abaixo localizada. **C.** Os “pendões” no alto do caule de milho são inflorescências estaminadas.



20.19 Antocianinas. Esses três pigmentos de antocianina são os pigmentos básicos dos quais a coloração das flores em muitas angiospermas depende: pelargonidina (vermelho), cianidina (violeta) e delfinidina (azul). Compostos semelhantes, conhecidos como flavonóis, são amarelos ou de cor marfim, e os carotenoides são vermelhos, laranja ou amarelos. As betacianinas (betalaínas) são pigmentos vermelhos que ocorrem em um grupo de eudicotiledôneas. Misturas desses pigmentos diversos, em conjunto com mudanças no pH celular, produzem a gama inteira de coloração floral nas angiospermas. Mudanças na cor das flores proporcionam “sinais” aos polinizadores, dizendo-lhes quais flores se abriram recentemente e têm maior probabilidade de fornecer alimento.

Os *flavonóis*, outro grupo de flavonoides, são encontrados comumente em folhas e também em muitas flores. Vários desses compostos são incolores ou quase, mas podem contribuir aos tons marfim ou branco de certas flores.

Em todas as plantas floríferas, as diferentes misturas de flavonoides e de carotenoides (assim como mudanças no pH celular) e as diferenças nas estruturas, que alteram as propriedades refletivas

das partes florais, produzem as cores características. As cores vivas das folhas no outono surgem quando grandes quantidades de flavonóis incolores são convertidas em antocianinas, na medida em que a clorofila se degrada (ver Capítulo 2). Nas flores completamente amarelas do malmequer-dos-brejos (*Caltha palustris*), a porção externa que reflete a luz ultravioleta (UV) é colorida por carotenoides, enquanto a porção interna que absorve o UV é amarela a nossos olhos devido à presença de uma chalcona amarela, um tipo de flavonoide. Para uma abelha ou outro inseto, a porção externa da flor parece ser uma mistura de amarelo e ultravioleta, a chamada cor “púrpura-das-abelhas”, enquanto a porção interna aparece como amarelo puro (Figura 20.20). Grande parte da capacidade das flores em refletir o UV está ligada à presença de carotenoides; desse modo, os padrões de ultravioleta são mais comuns em flores amarelas do que em outras.

Nas famílias do quenopódio (Chenopodiaceae), do cacto (Cactaceae) e da onze-horas (Portulacaceae), bem como em outros membros da ordem Caryophyllales, os pigmentos avermelhados não são antocianinas nem mesmo flavonoides, mas um grupo de compostos aromáticos mais complexos, conhecidos como *betacianinas* (ou betalainas). As flores vermelhas da primavera ou três-marias (*Bougainvillea*) e a cor vermelha das beterrabas (*Beta*) devem-se à presença de betacianinas. Nessas plantas não há antocianina; as famílias caracterizadas pela presença de betacianinas são bastante aparentadas entre si.



A



B

20.20 Cor púrpura-das-abelhas. A percepção de cor da maioria dos insetos é um pouco diferente daquela dos seres humanos. Para uma abelha, por exemplo, a luz ultravioleta (UV), invisível para humanos, é vista como uma cor distinta. Essas fotografias mostram uma flor do malmequer-dos-brejos (*Caltha palustris*, Ranunculaceae) (A) em luz natural, mostrando a coloração amarela forte como a flor aparece para humanos, e (B) em luz UV. As partes da flor que aparecem claras em (B) refletem tanto luz amarela quanto UV, as quais se combinam para formar a cor “púrpura-das-abelhas”, enquanto as partes escuras da flor absorvem luz UV e, portanto, aparecem em amarelo puro quando vistas por uma abelha.

Evolução dos frutos

Assim como as flores evoluíram em relação à sua polinização por meio de muitos tipos diferentes de animais e outros agentes, os frutos evoluíram para a dispersão por mecanismos muito diversos. A dispersão de frutos, assim como a polinização, é um aspecto fundamental da radiação evolutiva das angiospermas. Entretanto, antes de considerarmos essa questão com mais detalhes, precisamos

apresentar algumas informações básicas sobre a estrutura dos frutos.

Em sentido estrito, o fruto é um ovário maduro

O fruto é um ovário maduro, mas, definindo-o de forma ampla, o fruto é um ovário maduro com um tecido não carpelar – *tecido acessório* –, o qual se une com o ovário durante a maturação dele. Em alguns táxons, o tecido acessório domina sobre o tecido carpelar no fruto maduro, como no morango, que consiste em grande parte no receptáculo expandido. Os frutos podem se desenvolver sem fecundação e sem a formação de sementes. Este fenômeno é conhecido como partenocarpia, e os frutos são chamados *frutos partenocárpicos*. A partenocarpia é bastante comum, especialmente em espécies com grande número de óvulos, como a banana, laranja, abóbora, figo e abacaxi.

Os frutos são, em geral, classificados como simples, múltiplos ou agregados, dependendo da disposição do(s) carpelo(s) a partir do(s) qual(is) o fruto se desenvolve. *Frutos simples* desenvolvem-se a partir de um único carpelo ou de vários (dois ou mais) carpelos unidos (vagem, cereja, tomate). *Frutos agregados* são formados a partir de gineceu – gineceu apocárpico – no qual cada carpelo retém sua identidade no estágio maduro (magnólia, framboesa e morango). Os carpelos individuais ou ovários maduros são conhecidos como *frutículos* (Figura 20.5C). *Frutos múltiplos* são derivados de uma inflorescência, isto é, a partir da união de gineceus de muitas flores (figo, amora, abacaxi). Qualquer fruto que contenha tecido acessório é chamado de *fruto acessório*, seja simples, agregado ou múltiplo. Assim, os frutos de maçã e pera, nos quais o tubo floral se torna a principal (maior) parte carnosa, é um fruto acessório simples; o morango é um fruto acessório agregado; e o abacaxi é um fruto acessório múltiplo.

Os frutos simples são de longe os mais diversos dos três grupos. Quando maduros eles podem ser carnosos ou mais ou menos secos. Há três tipos principais de frutos carnosos – bagas, drupas e pomos. As *bagas* são frutos carnosos com uma a muitas sementes; todas as partes são carnosas ou polposas, com exceção do exocarpo, o qual pode ser fino (“película”) ou rígido (tomates, uvas, tâmaras, laranjas, abóboras). A camada interna da parede do fruto é carnosa. As *drupas* (frutos com caroço) têm, na maioria das vezes, uma semente; o exocarpo, em geral, é fino e forma uma “película” (casca fina), o mesocarpo é carnoso e o endocarpo é duro (“pétreo”), o qual envolve a semente (pêssegos, cerejas, azeitonas, ameixas) (Figura 20.21). Os cocos também são drupas, com a camada externa fibrosa em vez de carnosa; porém, nas mercearias em regiões temperadas vemos, em geral, a camada interna do fruto (endocarpo) que é dura. Os *pomos* desenvolvem-se a partir de um ovário ínfero composto. A maior parte do conteúdo carnoso é derivado de tecido não carpelar (tubo floral), e o endocarpo envolvendo as sementes é cartilaginoso (maçã, pera, marmelo e outros gêneros do grupo das rosáceas).

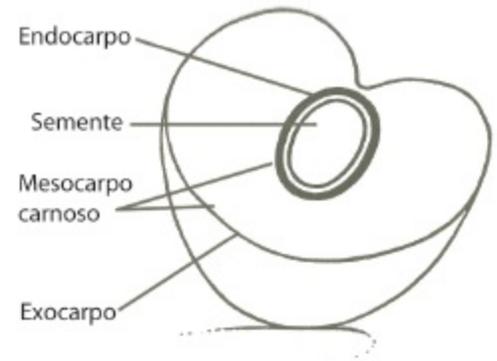
Os frutos simples secos são classificados como deiscentes (Figuras 20.22 e 20.23) ou indeiscentes (Figura 20.24). Os *frutos deiscentes* abrem-se na maturidade e contêm, geralmente, várias sementes. Os *frutos indeiscentes* não se abrem na maturidade e se originam, em geral, de um ovário no qual somente uma semente se desenvolve embora mais de um óvulo possa estar presente.

Há vários tipos de frutos simples, secos e deiscentes. O *folículo* é derivado de um único carpelo que se abre em um dos lados quando maduro, como nas aquilégias (Ranunculaceae), asclépias (Apocynaceae) (Figura 20.22A) e magnólias (Figura 20.5C). Na família da ervilha (Fabaceae), o fruto característico é um *legume*. Os legumes parecem-se com folículos, mas eles se abrem ao longo dos dois lados (Figura 20.23). Na família da mostarda (Brassicaceae), o fruto é chamado de *síliqua*

e é formado por dois carpelos fundidos. Quando maduros, os dois lados do fruto se separam, deixando as sementes ligadas a uma porção central persistente (Figura 20.22C). O tipo mais comum de fruto simples seco e deiscente é a *cápsula*, que é formada por um ovário composto (mais de um carpelo). As cápsulas liberam suas sementes de diversas maneiras. Na família da papoula (Papaveraceae), as sementes são muitas vezes liberadas quando a cápsula se abre longitudinalmente, mas em alguns membros dessa família elas são liberadas através de furos na porção superior desse fruto (Figura 20.22B).



A

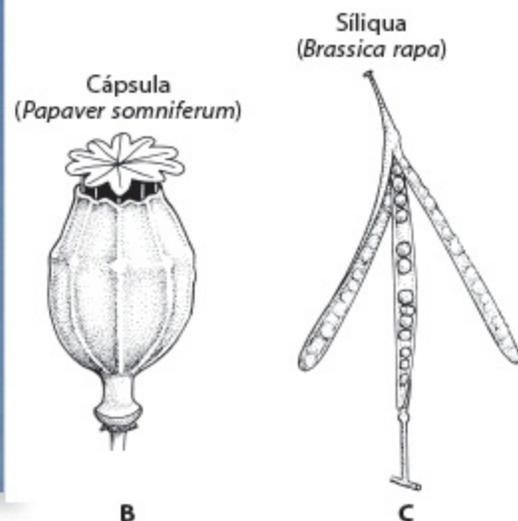


B

20.21 Drupas (frutas com caroço). As drupas têm, geralmente, uma semente; o fruto maduro é composto de três partes distintas: o exocarpo, relativamente fino, apresenta-se como uma “película” (casca fina); mesocarpo carnosos espessado; e endocarpo duro (“pétreo”). O endocarpo é constituído por esclereídes compactamente dispostas (células pétreas) e que formam o caroço do fruto. A semente fica envolta pelo endocarpo. **A.** Fruto de nectarina (*Prunus persica nectarina*) seccionado, mostrando o caroço (endocarpo), que é circundado pelo mesocarpo carnosos. O exocarpo é uma película. **B.** Diagrama de uma drupa.



A



B

C

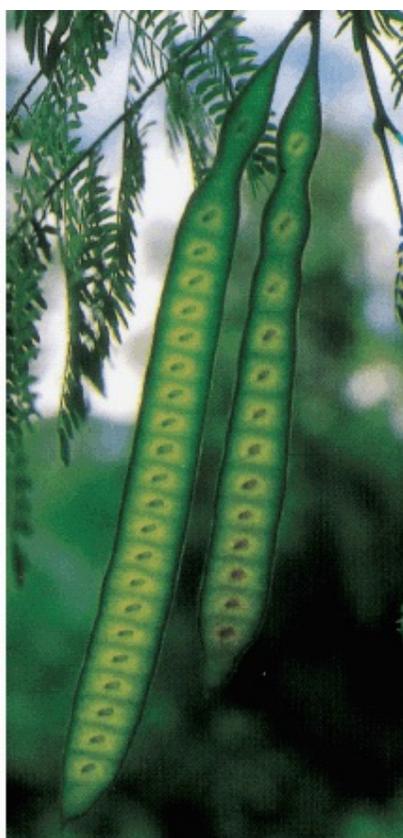
20.22 Frutos deiscentes. **A.** Folículos explosivos de oficial-de-sala (*Asclepias curassavica*, Apocynaceae). **B.** Em alguns membros da família da papoula (Papaveraceae), como as papoulas vermelhas (*Papaver somniferum*), a cápsula solta suas sementes através de poros localizados na porção superior do fruto. **C.** Plantas da família da mostarda (Brassicaceae) têm um fruto característico conhecido como síliqua, no qual as sementes ficam presas em uma partição central, e as duas valvas protetoras se abrem quando o fruto amadurece.

Os frutos simples secos e indeiscentes são encontrados em muitas famílias de plantas. O mais

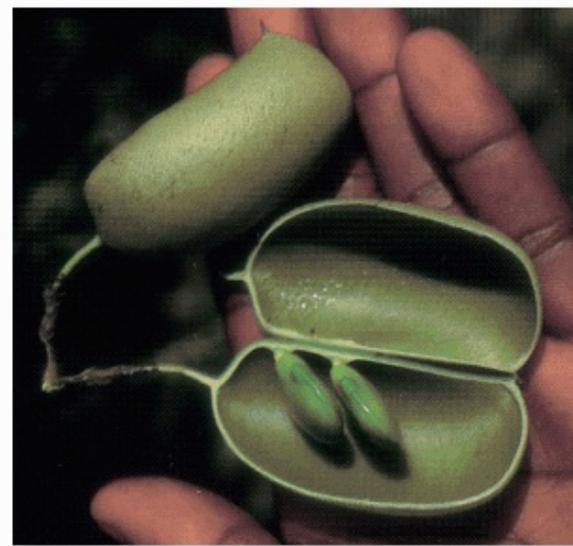
comum é o *aquênio*, um fruto pequeno e com uma única semente, a qual fica solta na cavidade interna do fruto, exceto por sua ligação pelo funículo. Conseqüentemente, o pericarpo é facilmente separado do envoltório da semente. Os aquênios são característicos da família do ranúnculo (Ranunculaceae) e na família do trigo-sarraceno (Polygonaceae). Aquênios alados, como os encontrados em olmos e freixos, são comumente conhecidos como *sâmaras* (Figura 20.24). Nas Asteraceae, o fruto parecido com um aquênio é derivado de um ovário ínfero; tecnicamente, é chamado *cipsela* (Figura 20.25). O fruto parecido com um aquênio que ocorre em gramíneas (Poaceae) é conhecido como *cariopse*, ou grão; nele, o revestimento da semente está firmemente unido ao pericarpo em toda a sua superfície. As bolotas (frutos de carvalho, *Quercus*) e avelãs são exemplos de *nozes*, com um pericarpo duro ou pétreo. A noz desenvolve-se, em geral, de um ovário composto com somente um carpelo funcional; tem, em regra, uma semente. Finalmente, na família da salsa (Apiaceae) e do bordo ou ácer (Sapindaceae), assim como em vários outros grupos não aparentados, o fruto é um *esquizocarpo*, ou seja, quando maduro divide-se em duas ou mais partes, cada uma delas com uma semente (Figura 20.26A).



A

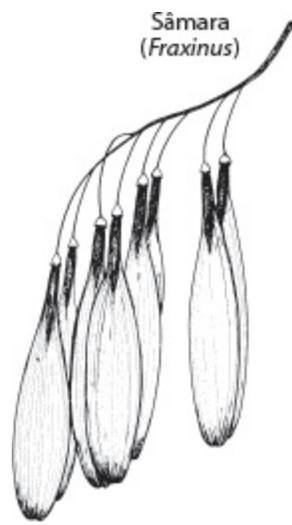


B



C

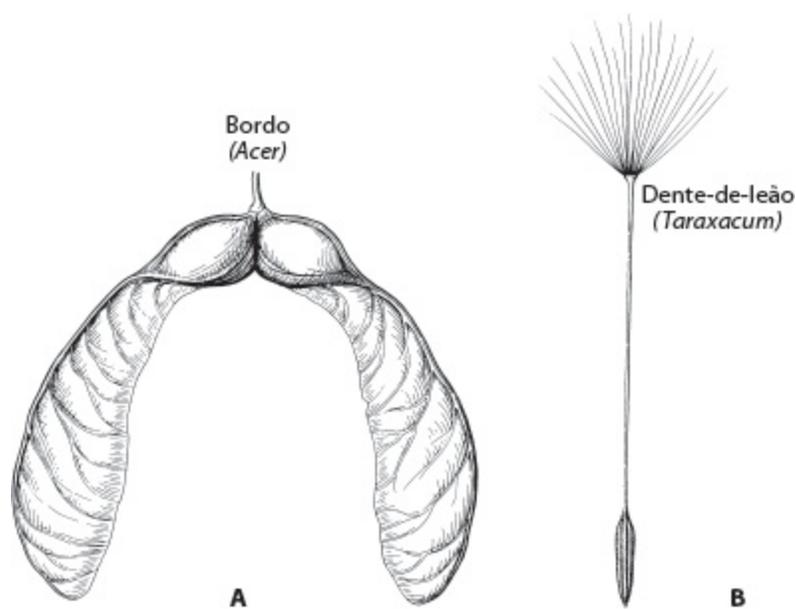
20.23 Legumes, frutos deiscentes. O legume, um tipo de fruto em geral deiscente, é característico da família da ervilha, Fabaceae (também chamada de Leguminosae). Com cerca de 18.000 espécies, Fabaceae é uma das maiores famílias de plantas floríferas. Muitos membros da família são capazes de fixar nitrogênio, por causa da presença em suas raízes de bactérias dos gêneros *Bradyrhizobium* e *Rhizobium*, que formam nódulos (ver Capítulo 29). Por esse motivo, essas plantas são, com frequência, as primeiras colonizadoras em solos inférteis, como nos trópicos, e elas podem crescer rapidamente ali. As sementes de várias plantas dessa família, como ervilhas, feijões e lentilhas, são importantes alimentos. **A.** Legumes da ervilha-de-jardim, *Pisum sativum*. **B.** Legumes de *Albizzia polyphylla*, crescendo em Madagascar. Cada semente está em um compartimento separado do fruto. **C.** Legume de *Griffonia simplicifolia*, uma árvore do oeste da África. As duas valvas do legume estão separadas, revelando as duas sementes dentro dele.



20.24 Fruto indeiscente. A sâmara, um fruto indeiscente alado característico de freixos (*Fraxinus*, Oleaceae) e olmos (*Ulmus*, Ulmaceae), retém sua única semente quando maduro. As sâmaras são dispersas pelo vento.



20.25 Cipselas. Os conhecidos frutos indeiscentes, pequenos, de dentes-de-leão (*Taraxacum*, Asteraceae), que são tecnicamente conhecidos como cipselas (mas com frequência chamados de aquênios), têm um cálice modificado, plumoso, chamado *pappus* e são espalhados pelo vento. Esta fotografia mostra os capítulos em frutificação de uma planta do gênero *Agoseris*, que é parente próximo dos dentes-de-leão.



20.26 Frutos dispersos pelo vento. **A.** Nos bordos (*Acer*, Sapindaceae), cada metade do esquizocarpo tem uma longa ala. **B.** Os frutos do dente-de-leão ou amor-de-homem (*Taraxacum*) e de muitas outras compostas têm um cálice modificado, chamado *pappus*, que fica aderido à cipsela madura e pode formar uma estrutura semelhante a uma pluma que ajuda na dispersão pelo vento.

Os frutos e as sementes evoluíram em relação a seus agentes dispersores

Assim como as flores evoluíram de acordo com as características dos polinizadores que as visitam repetidas vezes, os frutos também evoluíram em relação aos seus agentes dispersores. Em ambos os sistemas que coevoluíram, houve, em geral, muitas mudanças dentro de determinadas famílias em relação aos diferentes agentes dispersores. Há também uma grande quantidade de eventos de evolução convergente, que geraram estruturas com aparência e funções similares. Faremos aqui uma revisão de algumas das adaptações de frutos, em relação a seus agentes dispersores.

Muitas plantas têm os frutos e as sementes transportados pelo vento. Algumas plantas têm frutos ou sementes leves, que são dispersos pelo vento (Figuras 20.22A, 20.24 a 20.26). As sementes pequenas como poeira de todos os membros da família das orquídeas, por exemplo, são transportadas pelo vento. Outros frutos têm alas, que são às vezes formadas por partes do perianto, possibilitando que eles sejam levados de um lugar ao outro. Nos esquizocarpos dos bordos, por exemplo, cada carpelo desenvolve uma longa ala (Figura 20.26A). Os dois carpelos separam-se e caem quando maduros. Muitos membros das Asteraceae – por exemplo, dentes-de-leão (*Taraxacum*) – desenvolvem um *pappus* plumoso que ajuda a manter os frutos leves em suspensão no ar (Figuras 20.25 e 20.26B). Em algumas plantas, a semente em si, e não o fruto, apresenta-se plumosa ou tem ala. A linária (*Linaria vulgaris*, Plantaginaceae) tem uma semente alada, e espécies tanto do gênero *Chamaenerium* (Onagraceae) quanto do oficial-de-sala (*Asclepias* (Figura 20.22A) têm sementes plumosas. Em chorões e álamos (família Salicaceae), o envoltório da semente é recoberto por pelos lanosos. Em salsola ou cardo-russo (*Salsola*, Amaranthaceae), a planta inteira (ou uma parte dela) é levada pelo vento, espalhando sementes pelo caminho.

Outras plantas lançam suas sementes no ar. Na maria-sem-vergonha ou beijo (*Impatiens*, Balsaminaceae), as valvas das cápsulas separam-se subitamente, lançando as sementes a certa distância. Na hamamelis (*Hamamelis*, Hamamelidae), o endocarpo contrai-se à medida que o fruto seca, disparando as sementes com tanta força que elas às vezes chegam a percorrer 15 m a partir da

planta. Outro exemplo de autodispersão aparece na Figura 20.27. Ao contrário desses métodos ativos de dispersão, as sementes ou frutos de muitas plantas simplesmente caem por terra e são dispersas de forma mais ou menos passiva (ou esporádica, como pela água da chuva ou por enchentes).

Os frutos e as sementes adaptados para a flutuação são dispersos pela água. Os frutos e as sementes de muitas plantas, sobretudo daquelas crescendo em fontes de água ou perto delas, são adaptados para a flutuação, porque há ar retido em alguma parte da sua estrutura ou elas têm tecidos com grandes espaços aeríferos. Alguns frutos são especialmente adaptados para a dispersão por correntes oceânicas. O mais notável entre eles é o coco-da-baía (*Cocos nucifera*, Arecaceae), razão pela qual quase todo atol recém-formado no Pacífico rapidamente obtém seu próprio coqueiro. A chuva, outro meio também comum de dispersão de frutos e sementes, é particularmente importante para plantas que vivem em colinas ou encostas de montanhas.

Os frutos e as sementes que são carnosos ou têm adaptações para se aderirem são dispersos por animais. A evolução de frutos carnosos, doces e muitas vezes com coloração viva esteve nitidamente implicada na coevolução de animais e plantas floríferas. A maioria dos frutos nos quais grande parte do pericarpo é carnosa – bananas, cerejas, framboesas, *dogwoods*, uvas – é comida por vertebrados. Quando tais frutos são consumidos por aves ou mamíferos, as sementes que o fruto contém são espalhadas após passar incólumes pelo trato digestivo ou, em aves, ao serem regurgitadas longe do lugar onde foram ingeridas (Figura 20.28). Algumas vezes, uma digestão parcial auxilia a germinação de sementes ao “enfraquecer” o seu revestimento.

Quando os frutos carnosos amadurecem, eles passam por uma série de mudanças características, mediadas pelo hormônio etileno, que será discutido no Capítulo 27. Entre essas mudanças está o aumento no conteúdo de açúcar, amolecimento do fruto causado pela quebra de substâncias pécticas e, frequentemente, uma mudança na coloração, de verde, semelhante a folha, inconspícuo, a vermelho vivo (Figura 20.28A), amarelo, azul ou preto. As sementes de algumas plantas, sobretudo as tropicais, muitas vezes têm apêndices carnosos ou arilos com as cores vivas características dos frutos carnosos, e, como estes, sua dispersão é feita por vertebrados.

Algumas angiospermas têm frutos ou sementes que são dispersos aderindo-se à pelagem ou às penas (Figura 20.29). Esses frutos e sementes têm ganchos, farpas, espinhos, pelos ou revestimentos aderentes que lhes possibilitam ser transportados, frequentemente por grandes distâncias, presas aos corpos de animais.

Outros agentes dispersores de sementes, importantes em algumas plantas, são as formigas. Tais plantas desenvolveram uma adaptação especial no exterior de suas sementes, chamado de elaiossomo, um apêndice carnoso pigmentado que contém lipídios, proteína, amido, açúcares e vitaminas. As formigas em geral carregam tais sementes para os seus ninhos, onde os elaiossomos são consumidos por outras operárias ou por larvas e as sementes são deixadas intactas. As sementes prontamente germinam nesse local, e mudas frequentemente se estabelecem, protegidas de seus predadores e talvez se beneficiando também dos nutrientes do local. Mais de um terço das espécies em algumas comunidades de plantas, como o sub-bosque herbáceo nas florestas decíduas do centro e leste dos EUA, são dispersas por formigas dessa maneira. Entre essas espécies de plantas estão incluídas a claitônia (*Claytonia virginica*, Portulacaceae), a dicentra ou calças-do-holandês (*Dicentra cucullaria*, Papaveraceae), a sanguinária-do-canadá (*Sanguinaria canadensis*,

Papaveraceae), e muitas espécies de violetas (*Viola*; ver Figura 12.2) e tréguas (*Trillium*, ver Figuras 1.5 e 19.3C).



A

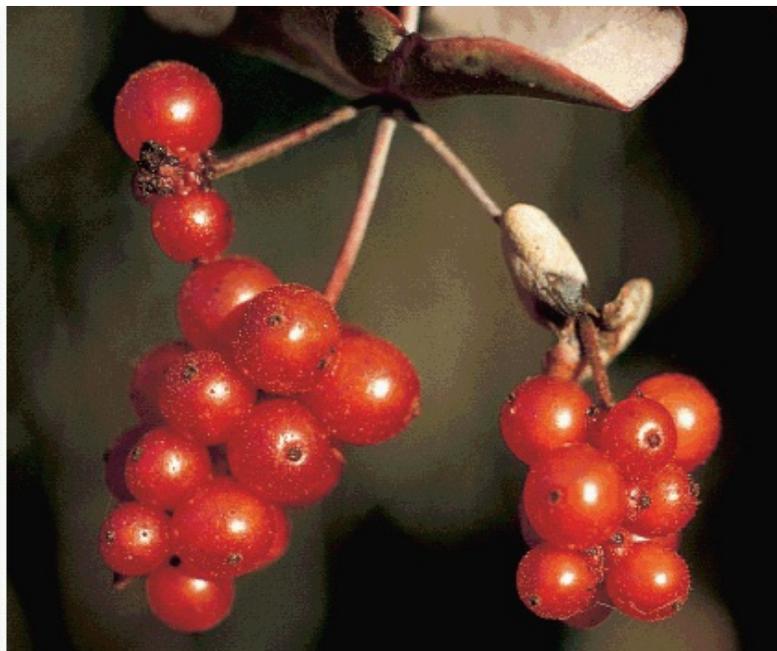


B

20.27 Autodispersão de sementes. Arceutóbio (*Arceuthobium*), uma eudicotiledônea parasita que é a causa séria de perda de produtividade florestal no oeste dos EUA. **A.** Uma planta crescendo em um ramo de pinheiro na Califórnia. **B.** O disparo de sementes. Uma pressão hidrostática muito alta se forma no fruto e lança as sementes lateralmente a até 15 m de distância. As sementes têm uma velocidade inicial de cerca de 100 km por hora. Esse é um dos modos pelos quais as sementes são espalhadas de uma árvore para outra, embora elas também sejam pegajosas e possam ser levadas de uma árvore até a outra por distâncias muito maiores aderidas aos pés ou penas de aves.



A



B

20.28 Frutos carnosos. As sementes de frutos carnosos são, em geral, dispersas por vertebrados que comem os frutos e depois regurgitam as sementes ou as eliminam em suas fezes. Alguns exemplos de frutos dispersos por vertebrados são mostrados aqui. **A.** Morangos (*Fragaria*), um exemplo tanto de fruto agregado quanto de fruto acessório. Os aquênios são encontrados na superfície de um receptáculo carnosos, que constitui a maior parte do fruto. Os morangos imaturos, assim como os estágios imaturos de muitos frutos dispersos por aves ou mamíferos, são verdes, mas se tornam vermelhos quando as sementes estão maduras e, dessa maneira, prontas para a dispersão. **B.** As bagas da madressilva-do-chaparral (*Lonicera hispidula*). Esses frutos se desenvolvem a partir de ovários íferos e, portanto, incorporam parte dos verticilos florais

externos fundidos – tecidos acessórios. Uma flor dessa espécie aparece na Figura 20.9C.



A



B

20.29 Ganchos e espinhos. **A.** Os frutos da planta africana *Harpagophytum*, um membro da família do gergelim (Pedaliaceae), são equipados com ganchos, que se prendem à pelagem ou às patas de grandes mamíferos. Dessa maneira, os frutos são espalhados de um lugar a outro. **B.** Infrutescências maduras de espinho-de-carneiro (*Xanthium*), que se prendem a animais que passam e são, assim, dispersadas. Neste caso, a infrutescência inteira é a unidade de dispersão, em vez dos frutos sozinhos, como em *Harpagophytum*. O espinho-de-carneiro é um membro da família Asteraceae.

Coevolução bioquímica

Igualmente importantes na evolução das angiospermas são os chamados *metabólitos secundários*, ou *produtos secundários das plantas* (ver Capítulo 2). Antes vistos como dejetos, esses produtos incluem uma gama de compostos químicos independentes, como *alcaloides* (incluindo morfina, cocaína, cafeína e nicotina; ver Figura 2.22); *terpenoides* (que incluem óleos essenciais, taxol, borracha, glicosídeos cardíacos e isopreno; ver Figura 2.23); *fenóis* (incluindo flavonoides, taninos, ligninas, catecóis e ácido salicílico; ver Figura 2.28); *quinonas* (inclusive coenzima Q; ver Figura 6.9); e até mesmo ráfides (cristais de oxalato de cálcio em forma de agulhas; ver Figura 3.20). A presença de alguns desses compostos pode caracterizar famílias inteiras, ou grupos de famílias, de plantas floríferas.

Na natureza, esses produtos químicos parecem exercer um papel central em restringir a palatabilidade das plantas nas quais eles estão presentes ou em fazer com que os animais evitem as

plantas completamente (Figura 20.30). Quando uma dada família de plantas é caracterizada por um grupo distinto de metabólitos secundários, essas plantas só podem ser comidas por insetos que pertençam a certas famílias. A família da mostarda (Brassicaceae), por exemplo, é caracterizada pela presença de glicosídeos de óleo de mostarda, assim como das enzimas associadas que quebram esses glicosídeos para liberar os odores pungentes associados ao repolho, à raiz-forte e à mostarda. A maior parte dos fitófagos ignora as plantas da família da mostarda e não se alimenta delas mesmo que estejam famintos. No entanto, certos grupos de percevejos e besouros, além das larvas de alguns grupos de mariposas, alimentam-se somente das folhas de plantas da família Brassicaceae. As larvas da maior parte dos membros da subfamília de borboletas Pierinae (que inclui *Pieris rapae*, a borboleta-da-couve, e *Antiocharis cardaminus*) também se alimentam dessas plantas. Os mesmos produtos químicos que funcionam como empecilho para a maior parte dos grupos de insetos herbívoros com frequência agem como estímulos alimentares para esses forrageadores restritos.



20.30 Sumagre-venenoso. O composto do metabolismo secundário, catecol 3-pentadecanodienil, produzido pelo sumagre-venenoso (*Toxicodendron radicans*, Anacardiaceae), causa urticária na pele de muitas pessoas. A capacidade de produzir essa substância fenólica provavelmente evoluiu sob a pressão seletiva exercida pelos herbívoros. Afortunadamente, a planta é fácil de ser identificada por suas características folhas compostas com três folíolos.

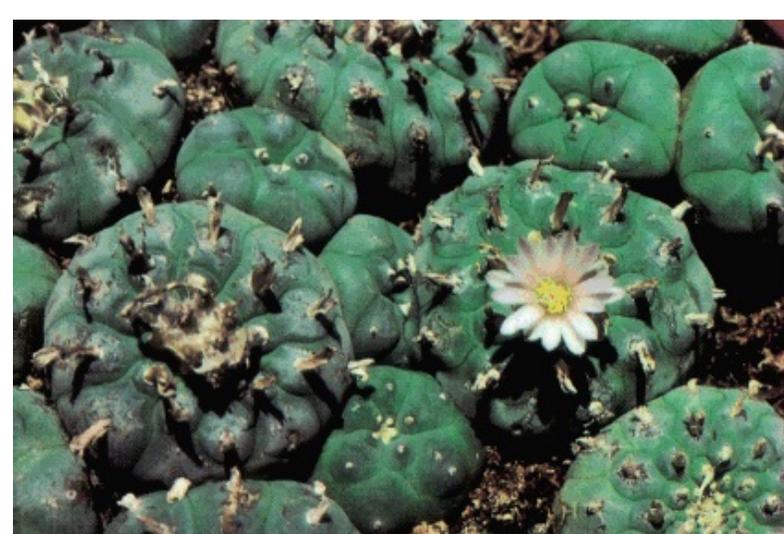
É óbvio que a capacidade de produzir esses glicosídeos de óleo de mostarda e armazená-los em seus tecidos é um passo evolutivo importante que protege as plantas da família Brassicaceae da maioria dos herbívoros. Do ponto de vista dos herbívoros em geral, tais plantas com essas defesas representam uma fonte de alimentos inexplorada para qualquer grupo de insetos que possa tolerar ou quebrar os venenos produzidos pela planta.

Insetos herbívoros com hábitos alimentares restritos a grupos de plantas com certos metabólitos secundários muitas vezes têm coloração chamativa. Essa coloração serve como aviso para seus predadores de que eles contêm produtos químicos nocivos como alcaloides ou glicosídeos cardiotônicos em seus corpos e são, portanto, impalatáveis (ver Capítulo 2). Várias drogas e substâncias químicas psicodélicas, como os ingredientes ativos na maconha (*Cannabis sativa*,

Cannabaceae) e o ópio retirado da papoula (*Papaver somniferum*), entre outros, são também produtos do metabolismo secundário das plantas que, na natureza, presumivelmente atuam como dissuasores do ataque de herbívoros (Figura 20.31).

Sistemas ainda mais complexos são conhecidos. Quando as folhas da batata ou do tomate são atacadas pelo besouro, *Leptinotarsa decemlineata*, a concentração de inibidores de proteinase –, que interferem nas enzimas digestivas nos intestinos do besouro –, rapidamente aumenta nos tecidos lesionados. Outras plantas fabricam moléculas que se parecem com os hormônios de insetos ou outros predadores e dessa maneira interferem no crescimento e desenvolvimento normais destes predadores.

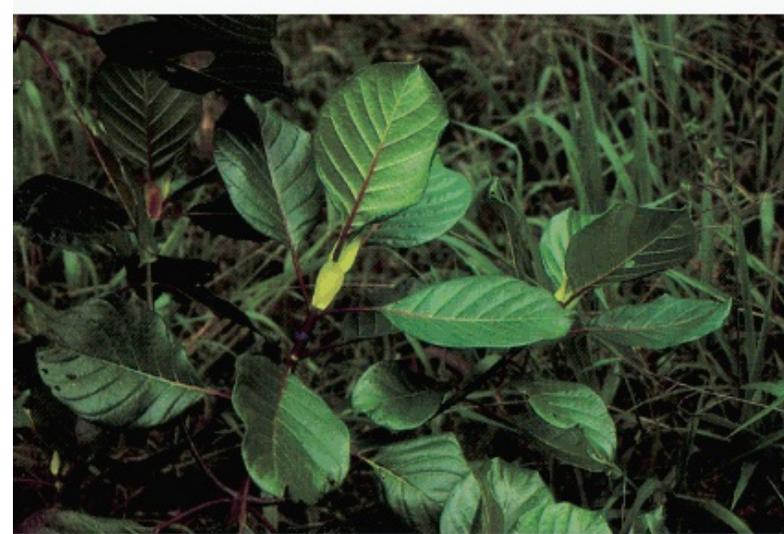
Como mencionado anteriormente neste capítulo, os sistemas de polinização e de dispersão de frutos desenvolveram padrões coevolutivos específicos nos quais as variantes possíveis evoluíram não uma, mas diversas vezes dentro de uma família ou mesmo de um gênero específico de plantas. O conjunto de formas resultantes dá a muitos grupos de angiospermas uma ampla variedade de mecanismos de polinização e de dispersão de frutos. No caso das relações bioquímicas, porém, os passos evolutivos parecem ter sido grandes e definitivos, e famílias inteiras de plantas podem ser caracterizadas bioquimicamente e associadas aos seus principais grupos de insetos fitófagos. Essas relações bioquímicas parecem ter desempenhado um papel central no sucesso das angiospermas, que apresentam uma gama muito mais diversa de produtos do metabolismo secundário do que qualquer outro grupo de plantas.



A



B



C



D

20.31 Compostos alucinógenos e medicinais. **A.** Mescalina, do cacto peiote (*Lophophora williamsii*), é usada em cerimônias por muitos grupos indígenas do norte do México e do sudoeste dos EUA. **B.** Tetraidrocanabinol (THC) é a mais importante molécula ativa na maconha (*Cannabis sativa*). **C.** Quinino, valioso fármaco antigamente usado no tratamento e na prevenção de malária, é derivado de árvores e arbustos tropicais do gênero *Cinchona* (Rubiaceae). **D.** Cocaína (ver Capítulo 2), substância que vem recentemente sendo consumida com exagero sem precedentes, é derivada da coca (*Erythroxylum coca*, Erythroxylaceae), uma planta cultivada do noroeste da América do Sul. É mostrada aqui uma mulher peruana colhendo as folhas da coca cultivada. Os metabólitos secundários identificados nessas plantas em princípio as protegem das depredações de insetos, mas também são fisiologicamente ativos em seus predadores vertebrados, incluindo humanos.

RESUMO

Os ancestrais das angiospermas continuam a ser averiguados

Vários grupos de plantas com sementes – Caytoniales, Bennettitales e gnetófitas – em vários momentos têm sido considerados hipoteticamente como os ancestrais das angiospermas.

Vários fatores ajudam a explicar o sucesso global das angiospermas

Os mais antigos vestígios indiscutíveis de angiospermas datam do Cretáceo Inferior, há cerca de 125 a 130 milhões de anos; eles incluem tanto flores quanto pólen. As plantas floríferas tornaram-se dominantes por todo o mundo entre 90 e 80 milhões de anos. As razões possíveis para o seu sucesso incluem várias adaptações para resistência à seca, incluindo a evolução do hábito decíduo, assim como a evolução de mecanismos eficientes e muitas vezes especializados de polinização e dispersão de sementes.

Alguns grupos relativamente pequenos de angiospermas retêm as características ancestrais

Algumas angiospermas apresentam características que são encontradas na história antiga do grupo. Essas incluem as linhagens evolutivas como o arbusto da Nova Caledônia (Ilha do Pacífico Sul), *Amborella*, as ninfeias (Nymphaeales) e *Austrobaileya* (Austrobaileyales). Outra dessas linhagens evolutivas consiste nas magnoliídeas, com cerca de 20 famílias, incluindo a família da magnólia e a do louro. Todas essas plantas têm pólen monoaperturado (com um único poro ou sulco), como é o caso das monocotiledôneas, as quais constituem cerca de 22% das angiospermas vivas. As eudicotiledôneas, com pólen triaperturado, ou seja, apresentam três aberturas (poros ou sulcos), compreendem cerca de três quartos das espécies de angiospermas.

Os quatro verticilos das peças florais evoluíram de diferentes maneiras

A maioria das flores de angiospermas consiste em quatro verticilos. O verticilo mais externo é composto por sépalas, folhas especializadas que protegem a flor em botão. Em contrapartida, as pétalas da maior parte das angiospermas evoluíram a partir de estames que perderam seus esporângios ao longo da evolução. Estames com anteras que compreendem dois pares de sacos polínicos são uma das características diagnósticas das angiospermas. Ao longo da evolução, a diferenciação entre a antera e o delgado filete parece ter aumentado. Carpelos são de certa forma estruturas semelhantes a folhas que foram transformadas durante o curso da evolução para abrigar os

óvulos. Na maioria das plantas, os carpelos tornaram-se especializados e diferenciados, constituídos pelo ovário alargado e basal, estilete esguio e estigma terminal receptivo. A perda de verticilos florais individuais ou a fusão entre verticilos adjacentes e no próprio verticilo conduziram à evolução de muitos tipos florais especializados, que são muitas vezes característicos de determinadas famílias.

As angiospermas são polinizadas por agentes diversos

A polinização por insetos é uma característica básica em angiospermas, e os primeiros agentes polinizadores foram provavelmente besouros. O fechamento do carpelo, do ponto de vista evolutivo, pode ter contribuído para a proteção dos óvulos dos ataques pelos insetos visitantes. As interações de polinização com os grupos mais especializados de insetos parecem ter evoluído mais tarde na história das angiospermas, e vespas, moscas, borboletas e mariposas deixaram cada um a sua marca na morfologia de certas flores de angiospermas. As abelhas, contudo, são os insetos mais especializados e constantes dentre aqueles que visitam as flores e tiveram provavelmente o efeito mais profundo na evolução das flores de angiospermas. Cada grupo de animais que visitam flores está associado a um conjunto específico de características florais relacionadas com os sentidos visual e olfatório dos animais. Algumas angiospermas se tornaram polinizadas pelo vento, lançando copiosas quantidades de polens pequenos e não aderentes e apresentando estigmas bem desenvolvidos, frequentemente plumosos, que são eficientes em capturar os polens do ar. As plantas polinizadas pela água têm grãos de pólen filamentosos que flutuam até flores submersas, ou têm várias maneiras de transmitir pólen através da superfície da água ou dentro dela.

Diversos fatores afetam a relação entre a planta e o polinizador

As flores que são regularmente visitadas e polinizadas por animais com altas exigências energéticas, como beija-flores, grandes mariposas e morcegos, devem produzir grandes quantidades de néctar. Essas fontes de néctar devem então ser protegidas e escondidas de outros visitantes potenciais com baixas necessidades energéticas. Tais visitantes poderiam saciar-se com o néctar de uma única flor (ou das flores de uma única planta) e deixar de ir para outra planta da mesma espécie, não efetuando assim a polinização cruzada. A polinização pelo vento é mais eficaz quando plantas individuais crescem juntas em grandes grupos, enquanto insetos, aves ou morcegos podem carregar o pólen por grandes distâncias de uma planta para outra.

A coloração das flores é determinada principalmente por carotenoides e flavonoides

Os carotenoides são pigmentos amarelos e solúveis em óleo que ocorrem em plastídios (cloroplastos e cromoplastos) e agem como pigmentos acessórios na fotossíntese. Os flavonoides são compostos do grupo dos polifenóis, solúveis em água e presentes no vacúolo. As antocianinas, que são pigmentos azuis ou vermelhos, constituem uma das classes principais dos flavonoides; são especialmente importantes em determinar a coloração das flores e de outras partes das plantas.

Os frutos são basicamente ovários maduros

Os frutos são tão diversos quanto as flores das quais eles derivaram, e podem ser classificados morfológicamente em termos de sua estrutura e desenvolvimento ou, funcionalmente, em termos de

seus métodos de dispersão. Os frutos são basicamente ovários maduros, mas se partes florais adicionais ficam retidas em sua estrutura madura, são chamados frutos acessórios. Frutos simples são derivados de um único carpelo ou de dois ou mais carpelos unidos; frutos agregados vêm dos carpelos livres de uma mesma flor; e, frutos múltiplos, de uma inflorescência. Os frutos deiscentes se abrem para liberar as sementes, enquanto os frutos indeiscentes não se abrem.

Os frutos e as sementes são dispersos por vento, água ou animais

Os frutos ou as sementes transportados pelo vento são leves e com frequência têm alas ou tufo de pelos que ajudam em sua dispersão. Os frutos de algumas plantas liberam suas sementes de forma explosiva. Algumas sementes ou frutos são levados pela água e nesse caso têm que ser capazes de flutuar e ter revestimentos à prova d'água. Outros são disseminados por aves ou mamíferos e frequentemente apresentam coberturas carnosas comestíveis ou então têm ganchos, espinhos ou outros dispositivos que os aderem à pelagem de mamíferos ou às penas de aves. As formigas dispersam as sementes e os frutos de muitas plantas; tais unidades de dispersão caracteristicamente têm um apêndice oleoso, o elaiossomo, que as formigas consomem.

Os metabólitos secundários são importantes na evolução das angiospermas

Coevolução bioquímica foi um aspecto importante do sucesso evolutivo e da diversificação das angiospermas. Certos grupos de angiospermas desenvolveram vários produtos secundários, ou metabólitos secundários, como alcaloides, que as protegem da maior parte dos herbívoros. Entretanto, certos herbívoros (normalmente aqueles com hábitos alimentares mais restritos) são capazes de alimentar-se daquelas plantas e são geralmente encontrados em associação a elas. Competidores em potencial são excluídos das mesmas plantas por causa de sua inabilidade em lidar com as toxinas. Esse padrão indica que surgiu um modelo gradual de interação coevolutiva, e parece provável que as primeiras angiospermas também tenham sido protegidas por sua capacidade de produzir algumas substâncias químicas que funcionavam como venenos para os herbívoros.

Autoavaliação

1. Quais as características exclusivas de Antophyta (angiospermas) que indicam que os membros deste filo são derivados de um único ancestral comum?
2. Com a descoberta de *Archaeofructus* e os resultados de estudos filogenéticos moleculares indicando que *Amborella* é irmã de todos os outros grupos de plantas floríferas, nosso conceito da estrutura floral das angiospermas ancestrais mudou. Explique.
3. Na evolução, as pétalas aparentemente derivaram de duas fontes diferentes. Quais são elas?
4. Explique o que quer dizer coevolução e forneça dois exemplos envolvendo insetos e plantas diferentes.
5. Por que as angiospermas polinizadas pelo vento têm mais representantes nas regiões temperadas e são relativamente raras nos trópicos?
6. Faça a distinção entre frutos simples, agregados e múltiplos, e dê um exemplo de cada um.