

Figura 9.14: Ciclo de vida de uma angiosperma (modificado de Stern, 94).

A reprodução nas angiospermas inclui os seguintes fenômenos:

1. Esporogênese
2. Desenvolvimento dos gametófitos e gametogênese
3. Polinização
4. Fertilização
5. Embriogenia e desenvolvimento da semente do fruto

Esporogênese

A produção de flores com seus esporófilos marca a maturação do esporófilo das fanerógamas.

A microesporogênese, isto é, o processo de formação do micrósporo não difere, em nenhum aspecto importante, nas angiospermas e gimnospermas. Os micrósporos são produzidos em grupos de quatro a partir de microsporócitos que sofrem meiose no interior dos microsporângios do estame. Os microsporângios, no seu conjunto, constituem a antera. Os micrósporos e grãos de pólen têm paredes diversamente esculpidas e ornamentadas, bastante características para cada espécie.

A megasporogênese também é semelhante a das Gimnospermas. Já foi dito que o megasporângio das espermatófitas estão permanentemente envolvidos por integumentos, constituindo óvulos.

Nas angiospermas, os óvulos sempre ocorrem dentro da base mais ou menos dilatada do megasporófilo (carpelo), que é chamado ovário. O número de óvulos dentro do ovário, bem como o local de inserção (placentação) variam muito. O restante do megasporófilo é representado pelo estilete e pelo estigma. Este último é uma superfície receptiva especializada, onde os grãos de pólen se aderem na polinização. Como nas gimnospermas, cada óvulo produz, geralmente, somente um megasporócito, que sofre meiose para formar uma tétrade linear de megásporos, enquanto a flor ainda é botão. Somente um megásporo funcional sobrevive.

A gametogênese e o desenvolvimento de gametófitos

Se comparado com o processo nas gimnospermas, aqui o processo é rápido. Isso porque o gametófito aqui é menor e menos complexo. É comum em certas espécies, o desenvolvimento do gametófito masculino se dar dentro do micrósporo, exceto a formação do tubo polínico após a polinização, podendo ser completado antes mesmo do grão de pólen ter sido eliminado pela antera.

Por outro lado, em outras espécies, a divisão nuclear ocorre durante a germinação do tubo polínico. O gametófito masculino maduro contém somente três núcleos: um vegetativo e dois núcleos gaméticos.

Na maioria das angiospermas, o núcleo do megásporo funcional sofre três divisões sucessivas formando oito núcleos haplóides, que se diferenciam um pouco e têm uma disposição bastante característica dentro do gametófito feminino maduro.

Dos três núcleos próximos do pólo micropilar do gametófito feminino (local de entrada do gameta masculino), um funcionará como oosfera e os outros dois formarão células chamadas de sinérgides. No pólo oposto serão formadas três células denominadas antípodas. Os dois núcleos restantes, que migraram dos pólos para o centro do gametófito feminino são, por isso, denominados núcleos polares.

Não existe gametângio feminino ou arquegônio, que é representado somente pela oosfera. A medida que a flor se abre e o estigma se torna receptivo, o(s) óvulo(s) dentro do ovário contém gametófitos maduros ou em processo de maturação. Os gametófitos são parasitas do esporófito, assim como nas gimnospermas.

Polinização e Fecundação (fertilização)

Após a ântese (abertura das flores), os sacos polínicos (microsporângios das angiospermas) se abrem através de fissuras ou poros, eliminando o grão de pólen. Alguns chegam até a superfície do estigma, graças a vários agentes.

No processo de polinização aparece uma grande diferença entre angiospermas e gimnospermas: nas angiospermas, a polinização é a transferência dos grãos de pólen dos microsporângios dos estames (sacos polínicos) para o estigma do megaesporófilo, e não diretamente para a micrópila do óvulo, como se dá nas gimnospermas.

Quando no estigma, os grãos de pólen germinam rapidamente formando o tubo polínico que atravessa o estilete até atingir o ovário. Lá, o tubo polínico se rompe e descarrega seus núcleos gaméticos no citoplasma do gametófito feminino. Surge uma nova diferença entre gimno e angiospermas: **a dupla fecundação**, um fenômeno muito particular das plantas frutíferas. Um dos núcleos gaméticos se une com a oosfera e o outro com os dois núcleos polares do gametófito feminino para originar um núcleo triploide ($3n$). Há, portanto, a formação de um núcleo zigótico ($2n$) e um outro $3n$, que formará o endosperma.

A ocorrência de polinização e da dupla fecundação estimula divisões nucleares e celulares no óvulo, carpelo e, freqüentemente, em estruturas estreitamente relacionadas, como o receptáculo. Como consequência, há um aumento de tamanho, controlado por fitormônios (hormônios vegetais).

Nas gimnospermas, o óvulo alcançava seu tamanho máximo na fecundação, mas nas angiospermas, o aumento continua após a fecundação. Estames e pétalas são eliminados e o ovário originará o fruto (via de regra) e os óvulos, as sementes.

O núcleo triplóide forma o endosperma celular, que é um tecido rico em metabólitos de reserva que foram transportados da planta esporofítica-mãe e serve como fonte de nutrição para o embrião.

Nas gimnospermas, vimos que o embrião é alimentado por um tecido haplóide do gametófito feminino, formado antes da fecundação. O zigoto sofre uma série de divisões nucleares e celulares para formar o esporófito embrionário da próxima geração e que recebe o nome de **embrião da semente** (fig. 9.15).

Em certas espécies, o embrião sofre um período de dormência após o desenvolvimento de algumas células da semente.

Quando o desenvolvimento do embrião se aproxima do fim, os tecidos do óvulo se tornam desidratados, os tegumentos impermeáveis e de coloração escura, os óvulos transformam-se então em sementes. A semente consiste de um esporófito embrionário (embrião) em situação dormente e imerso no endosperma e tecidos remanescentes do megasporângio, sendo tudo envolvido pelos integumentos, que agora passam a ser chamados **tegumentos da semente**.

O fruto é o ovário amadurecido (e, em certos casos, estruturas associadas) de uma ou mais flores. Os frutos são classificados segundo a origem em simples, agregados e múltiplos.

Simples: origina-se de um único ovário de uma flor.

Agregado: surge de um certo número de ovários separados, presos a um único receptáculo de uma flor.

Múltiplo: desenvolve-se de diversos ovários das flores de uma inflorescência, como é o caso da espiga de milho ou do abacaxi.

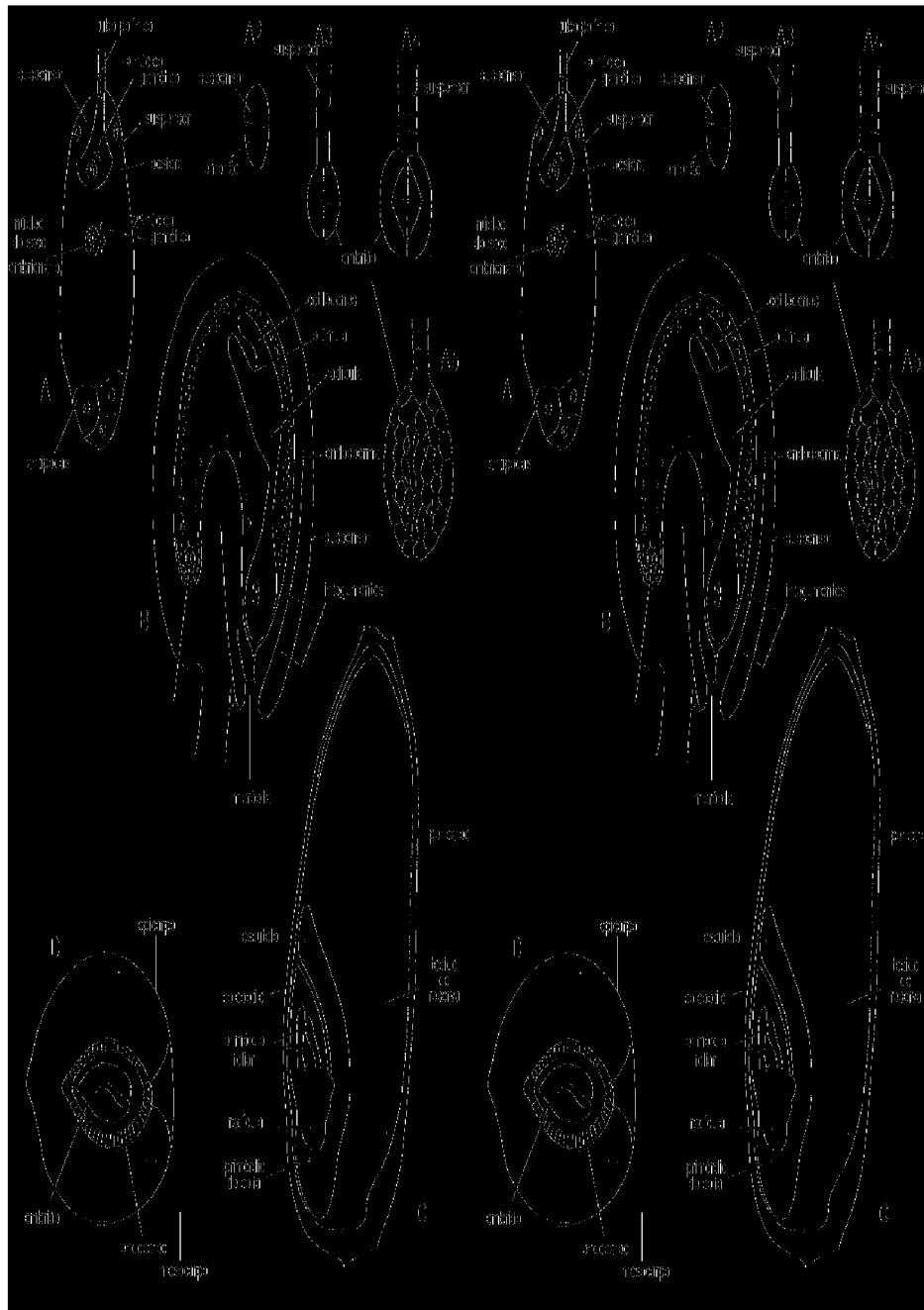


Figura 9.15. A1) Saco embrionário em processo de fecundação. A 2-5) fases sucessivas de formação do embrião. B Corte esquemático num óvulo fecundado. C) corte transversal de um fruto (cariopse) de gramínea. D) Corte transversal esquemático de um fruto carnoso (pêsego).

Os frutos simples podem ser secos ou carnosos. Exemplo de frutos carnosos são as **bagas** como tomate e uva e as **drupas** como a cereja, pêsego e ameixa.

Maçã, pera e marmelo são frutos simples que se originam de ovários compostos; durante o desenvolvimento, o receptáculo e outras partes acessórias aumentam de tamanho e se tornam carnosas.

A embriogenia e desenvolvimento o fruto, processos também envolvidos na reprodução das angiospermas, já foi discutido anteriormente (veja capítulo sobre frutos).

Os Agentes Polinizadores

Os vegetais terrestres, ao contrário da maior parte dos animais, não podem se locomover de um lugar para o outro a fim de encontrar alimento ou abrigo e muito menos, sair em busca de seus parceiros para a reprodução. De modo geral, eles precisam satisfazer as necessidades passivamente. As plantas floríferas, ou melhor, as angiospermas desenvolveram uma série de características que lhes possibilitaram “movimentar-se” a procura do parceiro, características estas que estão incorporadas à flor. A medida que atraem insetos e outros animais, dirigem suas atividades de modo que isto resulte numa alta frequência de fecundação cruzada entre os vegetais conseguindo, de certo modo, transcender sua condição de imobilidade.

As primeiras fanerógamas, entre elas vários grupos de gimnospermas, polinizavam-se passivamente pela ação do vento. Os óvulos que eram conduzidos sobre as folhas ou dentro dos cones, transpiravam gotas de seiva viscosa pela micrópila, como ocorre até hoje nas coníferas. Estas gotas levaram os grãos de pólen até as micrópilas. Insetos, provavelmente besouros, que se alimentavam dessa seiva e da resina dos caules e folhas devem ter se deparado com os grãos de pólen ricos em proteína e com as gotículas viscosas dos óvulos. O fato de tais insetos passarem a retornar regularmente a estas fontes de alimento, fizeram deles os primeiros agentes polinizadores.

Quanto mais atrativas fossem as plantas para o inseto, mais frequentemente eles as visitariam e mais sementes seriam produzidas. Assim, qualquer mutação que ocasionalmente tornasse as visitas mais eficientes ou freqüentes, ofereciam uma vantagem seletiva imediata.

Muitos progressos evolutivos são considerados como uma consequência direta, da polinização por meio de insetos. Além de fontes comestíveis da flor e do pólen, as plantas também evoluíram de modo a desenvolver glândulas especializadas em suas flores, conhecidas como nectários. Tais glândulas secretam o néctar, atrativo para insetos.

O fato de se atrair insetos para flores provocou benefícios e problemas. Problemas porque houve a necessidade de proteger o óvulo dos insetos predadores. A evolução por seleção natural do carpelo fechado provavelmente foi uma consequência disto. Mudanças posteriores da flor (como ovário ínfero, por ex.) podem também servir para proteger os óvulos.

Um outro desenvolvimento foi a flor bissexuada. A presença de carpelos e estames na mesma flor serve para tornar mais eficiente cada visita de um polinizador. Isto, por sua vez, conduziu ao desenvolvimento precoce da auto incompatibilidade genética, ou seja, a inabilidade de um organismo autofecundar-se. A auto incompatibilidade genética naturalmente provoca a fecundação cruzada.

No início da era cenozóica, abelhas, vespas, borboletas e mariposas deram entrada ao cenário evolutivo. O aumento da diversificação destes insetos de trombas compridas, para os quais as flores são freqüentemente a única fonte de alimento, foi uma consequência direta da evolução das angiospermas.

Os insetos tiveram, por sua vez, grande influência no curso evolutivo das angiospermas e contribuíram duplamente para a sua diversificação. Uma parte dos insetos visita um grupo muito restrito de plantas para sua alimentação, porém uma dada espécie

vegetal quase nunca depende completamente de um só agente polinizador. A maior parte das flores é visitada por mais de um tipo de inseto. Inversamente, um inseto quase nunca depende de um só tipo de flor, até aqueles que parecem mais limitados a uma espécie, na verdade, freqüentam diversas espécies a medida que florescem.

Se a espécie vegetal é visitada por um grupo relativamente pequeno de insetos, tende a se especializar de acordo com as características destes polinizadores. Muitas das modificações que a flor primitiva sofreu foram essenciais para estimular a constante visita dos insetos.

Estas modificações foram:

?? cores, odores e formas altamente distintas de outras flores, sinalizando a orientação de seus polinizadores;

?? alterações estruturais para excluir determinados polinizadores. Por exemplo: mudança no tubo da corola, adaptada só para insetos de tromba longa, fusão de partes da flor, como carpelos, que permitiu com uma única porção de pólen a fertilização de um grande número de óvulos que fossem simultaneamente produzidos.



polinização cruzada.

Por exemplo:

Besouros - Flores brancas ou de cores sombrias

Abelhas - Visitam flores azuis ou amarelas (pois enxergam no U.V.)

- Orquídeas: têm trilhas que forçam-nas a seguirem determinados caminhos para dentro e para fora da flor.

Um exemplo curioso de co-evolução é a polinização da orquídea do gênero *Ophrys* (ao lado), cuja flor é semelhante a fêmea do inseto polinizador. O macho pratica uma pseudo-cópula com a flor, enganado pela aparência semelhante dessa e após muitas “visitas” a várias flores, acaba disseminando o pólen entre elas e promovendo, assim a

Flores Polinizadas por Insetos (Entomofilia)

Lepdópteros:

Estímulos visuais e olfativos atraem estes insetos. Algumas borboletas são capazes de ver o vermelho, o azul e o amarelo. Já a maioria das mariposas voa à noite e o tipo característico de flor que elas polinizam é branca (pois destaca-se no escuro) e possui uma

forte fragrância adocicada. Ex.: tabaco e dama-da-noite. Outras flores que não são brancas, mas que sobressaem no fundo escuro da noite são polinizadas por mariposas, como por ex.: *Amaryllis belladonna*, que é rosa.

As flores são de corola tubulosa onde na base há o nectário, de modo que o acesso só é possível para as trombas longas das mariposas e borboletas.

Besouros :

Muitas espécies de angiospermas atuais são polinizadas principalmente por besouros. Essas plantas têm flores grandes e solitárias, como as de magnólia, ou então são pequenas agregadas em inflorescências, como alguns membros da família da erva-doce (Apiaceae). Nos besouros o olfato é muito mais desenvolvido que a visão, sendo as flores geralmente brancas e opacas, mas com forte odor (de frutas ou de fermentação). Os besouros podem alimentar-se diretamente das pétalas, pólen ou outras partes florais.

Abelhas vespas e moscas:

As abelhas formam o mais importante grupo de visitantes florais, sendo animais responsáveis pela polinização de mais espécies vegetais que qualquer outro grupo animal. Fêmeas e machos alimentam-se de néctar, e as fêmeas ainda coletam pólen para alimentar as larvas. As abelhas têm peças bucais, pêlos e outros apêndices com adaptações especiais para a coleta e transporte do néctar e pólen. Diferente de nós, as abelhas podem perceber o ultravioleta como uma cor distinta, porém não o fazem com o vermelho.

As flores que são visitadas por abelhas têm pétalas vistosas, geralmente azuis ou amarelas, com um padrão distintivo (guias de néctar, etc.) pelo qual as abelhas podem reconhecê-las. Essas flores nunca são puramente vermelhas e frequentemente têm características especiais não detectáveis no visível.

Flores Polinizadas por pássaros (Ornitofilia)

Alguns pássaros visitam flores regularmente para se alimentarem do néctar, das partes florais e dos insetos que vivem nas flores, servindo assim de polinizadores.

Na América do Sul, os principais pássaros polinizadores são os beija-flores. As flores vermelhas puras mostram-se inconspícuas para os insetos, sendo portanto, polinizadas por pássaros. Na Europa, não há pássaros polinizadores, pois não se encontram flores nativas desta cor.

As flores polinizadas por pássaros são praticamente inodoras, geralmente com néctar abundante e coloridas, predominando o vermelho e o amarelo (ex.: brinco-de-princesa, eucalipto, hibisco, musáceas, etc.). São grandes ou então constituem parte de grandes inflorescências.

Flores Polinizadas por Morcegos (Quiropterofilia)

Os morcegos que alimentam-se total ou parcialmente das flores têm focinhos finos alongados e línguas extensíveis, cuja extremidades se assemelha às vezes a uma escova. Seus dentes frontais são geralmente reduzidos ou nulos.

As flores polinizadas por morcegos parecem-se em muitos pontos àquelas polinizadas por pássaros. São grandes, possuem abundante quantidade de néctar. São geralmente de cor sombria e abrem-se à noite, já que morcegos têm hábitos noturnos. Na maioria são tubulosas, ou então, protegem o néctar de outra forma. Os morcegos são atraídos principalmente pelo olfato, sendo uma das características dessas flores possuir fortes odores como os que se desprendem da fermentação ou os que se assemelham aos frutos. Os morcegos costumam voar de árvore em árvore em bandos ruidosos, lambendo o néctar, comendo o pólen e outras partes florais e carregando assim o pólen em seu pêlo.

Flores polinizadas pelo vento (Anemofilia)

Acreditou-se por muito tempo que as flores anemófilas eram as mais primitivas das angiospermas devido a semelhança com a polinização das coníferas. Entretanto, muitas plantas recentes, como as monocotiledôneas têm sua polinização realizada pelos ventos.

As flores anemófilas são geralmente de cores sombrias, existem em grande número e são relativamente inodoras, não têm néctar, possuem pétalas pequenas ou inexistentes e os sexos geralmente separados. Os estames e estigmas geralmente são grandes, há um número abundante de grãos de pólen e as flores muitas vezes acham-se reunidas em inflorescências.