

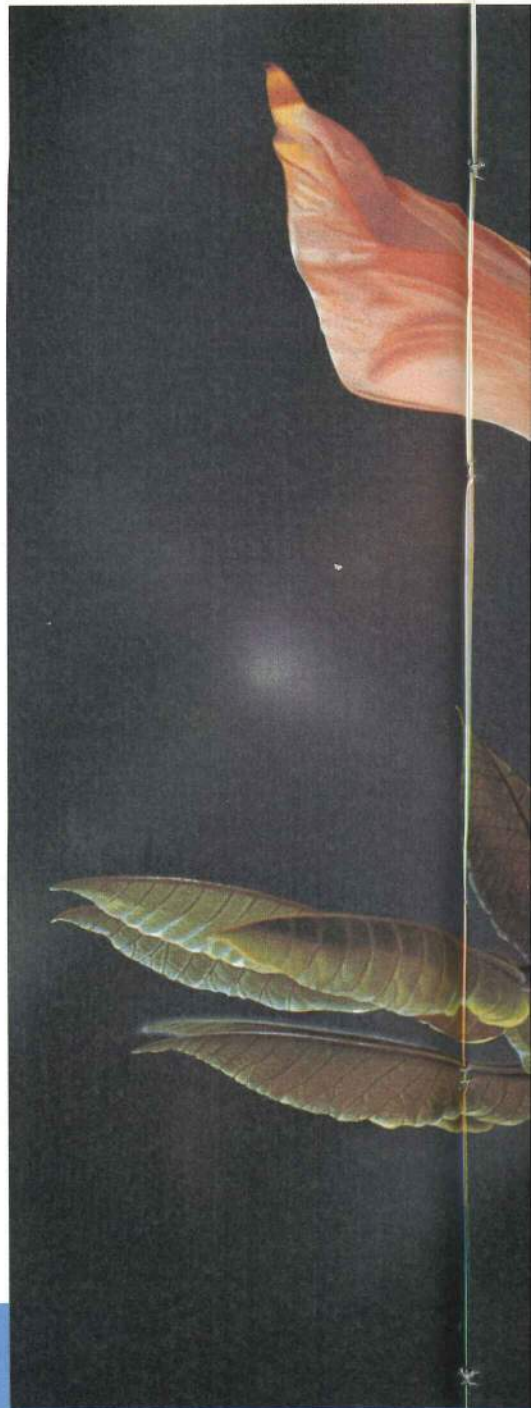
O Corpo das Angiospermas: Estrutura e Desenvolvimento

SEÇÃO 5



Sistema caulinar de *hícória* (*Carya ovata*) em desenvolvimento. Durante o inverno, esse eixo caulinar apresentava-se como uma gema terminal muito compactada. À medida que a gema se desenvolveu, as escamas protetoras (embaixo) separaram-se, dobrando-se para

baixo. Depois que o eixo caulinar estiver completamente desenvolvido, uma nova gema terminal será formada e passará por um período de dormência antes de ser capaz de desenvolver-se e repetir o ciclo.



SINOPSE

Dependendo do seu ponto de vista, quando uma plântula emergindo do solo é observada, você está testemunhando o início, o meio ou o fim de um processo. Para um jardineiro, a emergência da plântula é o primeiro sinal visível de vida — um prenúncio da flor, fruto ou folha, que é o objetivo final do jardineiro. Contudo, pelas informações contidas no Cap. 21 sabemos que a vida de uma nova planta inicia-se bem antes, com a união da célula espermática com a oosfera para formar o zígot dentro do saco embrionário. Por conseguinte, para o botânico, a emergência da plântula é meramente um estágio intermediário no desenvolvimento da planta. No presente capítulo, adotaremos ainda uma terceira perspectiva: a emergência da plântula representa o auge do desenvolvimento embrionário.

O desenvolvimento embrionário inicia-se uma vez que o zígot se divide; as duas células filhas constituem as primeiras células do embrião. Neste capítulo acompanharemos como o embrião progride através de uma série de estágios típicos, formando finalmente um embrião estruturalmente maduro, o qual apresenta uma disposição específica de tecidos e órgãos dentro da semente.

Como já é conhecido dos jardineiros, a raiz e o sistema caulinar do embrião não saíram da semente no processo da germinação até que a semente seja exposta a condições externas adequadas, incluindo unidade, temperatura e oxigênio. Ainda que estas condições sejam encontradas, algumas sementes não germinarão porque as condições dentro da semente são inadequadas. Tais sementes são consideradas como dormentes. Discutiremos os fatores que afetam a germinação das sementes e a dormência e, em seguida, descreveremos a emergência da plântula jovem.

PONTOS PARA REVISÃO

Ao término da leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder as seguintes questões:

1. De que modo a polaridade é importante no desenvolvimento embrionário das plantas?
2. Quais são os três meristemas primários das plantas e que tecidos eles dão origem?
3. Através de que sequência de estágios de desenvolvimento os embriões das eudicotiledôneas se desenvolvem? Como o desenvolvimento do embrião das monocotiledôneas difere do de eudicotiledôneas?
4. Como as mutações nos ajudaram a entender o desenvolvimento do embrião?
5. Quais são as principais partes do embrião maduro de eudicotiledôneas ou monocotiledôneas? Que estruturas adicionais estão presentes nos embriões das gramíneas?

Nesta seção anterior foi traçado o longo desenvolvimento evolutivo das angiospermas, que começou com o seu presumível ancestral, uma alga verde pluricelular relativamente complexa. Como foi mostrado, os eixos bifurcados das plantas vasculares ancestrais foram os precursores dos caules e raízes da maioria das plantas vasculares modernas.

Nesta seção estaremos envolvidos com a estrutura e o funcionamento do corpo das angiospermas, ou o esporófito, o qual é o resultado de um longo período de especialização evolutiva. Este capítulo se inicia com a formação do embrião, um processo conhecido como **embriogênese**. A embriogênese estabelece o plano do corpo da planta, composto por dois padrões sobrepostos nos sistemas de tecidos: um **padrão apical-basal** ao longo do eixo principal e um **padrão radial** concentricamente disposto (Fig. 23.1). A embriogênese é acompanhada pelo desenvolvimento da semente. A semente com seu embrião diferenciado, alimento armazenado e seus envoltórios protetores confere significativas vantagens sobre as plantas que não a apresentam. A semente aumenta a habilidade da planta para sobreviver a condições adversas do ambiente e facilita a dispersão das espécies.

É importante manter o conhecimento da evolução das plantas vasculares, que foi explorado no capítulo anterior, à medida que seguimos o desenvolvimento do corpo de uma angiosperma. Os biólogos que estudam a evolução e o desenvolvimento estão particularmente interessados no que pode ser aprendido sobre a evolução dos padrões de desenvolvimento. Grandes pro-

gressos têm sido feitos estudando os genes altamente conservados — genes com seqüências de DNA semelhantes em organismos relativamente distantes — que regulam a chave dos mecanismos de desenvolvimento. Muito do que conhecemos sobre esta regulação vem do estudo de mutações que afetam o desenvolvimento normal do embrião.

A Formação do Embrião

Os primeiros estágios da embriogênese são essencialmente os mesmos em *Magnoliidae*, eudicotiledôneas e monocotiledôneas (Figs. 23.2 e 23.3). A formação do embrião começa com a divisão do zigoto dentro do saco embrionário do óvulo. Na maioria das angiospermas, a primeira divisão do zigoto é assimétrica e transversal em relação ao maior eixo deste (Figs. 23.2a e 23.3a). Com esta divisão, a **polaridade** do embrião é estabelecida. O pólo superior (calazal), constituído por uma pequena *célula apical*, dá origem à maior parte do embrião. O pólo inferior (micropilar), consistindo em uma grande *célula basal*, produz uma estrutura mais alongada, o **suspensor**, que ancora o embrião na micrópila. A micrópila é a abertura no óvulo, através da qual o tubo polínico entra.

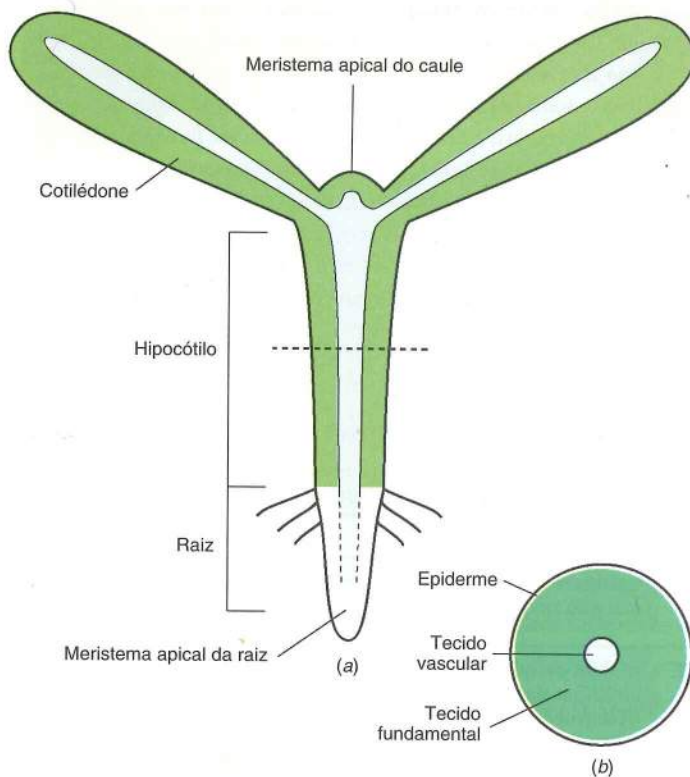
A polaridade é um componente-chave no padrão de formação biológico. O termo é empregado por analogia com o magneto (ímã), que tem um pólo positivo e um negativo. "Polaridade" significa simplesmente que qualquer coisa seja o que se está discutindo — uma planta, um animal, um órgão, uma célula ou uma molécula — ela apresenta uma terminação que é diferente da outra. A polaridade nos caules das plantas é um fenômeno familiar. Por exemplo, nas plantas que são propagadas por estacas caulinares, as raízes serão formadas na porção inferior do caule e as folhas e gemas, na porção superior.

O estabelecimento da polaridade é o primeiro passo essencial no desenvolvimento de todos os organismos superiores, porque determina o **eixo** estrutural do corpo, ou seja, o "esqueleto" no qual os apêndices laterais serão dispostos. Em algumas angiospermas, a polaridade já é estabelecida na oosfera e no zigoto; nestes, o núcleo e a maior parte das organelas citoplasmáticas estão localizados na parte superior da célula, enquanto a parte inferior contém um grande vacúolo.

Através de uma seqüência ordenada de divisões, o embrião finalmente diferencia-se no suspensor e em uma estrutura aproximadamente esférica — o **embrião propriamente dito** (Figs. 23.2d e 23.3b, c). Antes desse estágio ser atingido, o embrião em desenvolvimento é freqüentemente chamado de **pró-embrião**.

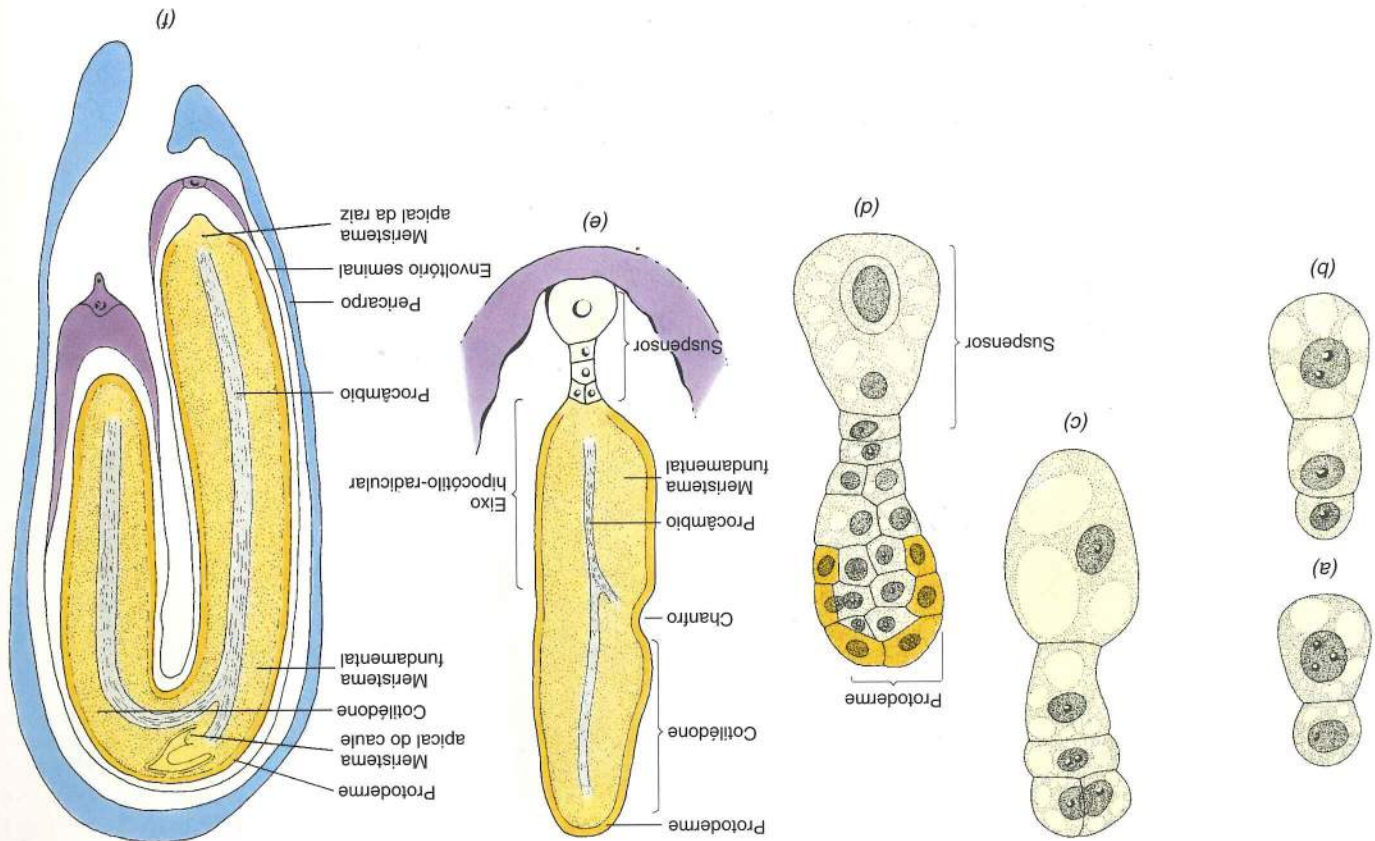
A Protoderme, o Procâmbio e o Meristema Fundamental São os Meristemas Primários

No início da formação, o embrião propriamente dito consiste em uma massa de células relativamente indiferenciadas. Entretanto, logo depois, mudanças na sua estrutura interna resultam no desenvolvimento inicial dos sistemas de tecidos da planta. A **protoderme**, futura epiderme, é formada por divisões periclinais — divisões paralelas à superfície — nas células mais externas do embrião (Figs. 23.2d e 23.3c). Subseqüentemente, divisões anticlinais (perpendiculares à superfície) dentro do embrião resultam numa separação inicial entre o **procâmbio** e o **meristema fundamental** (Fig. 23.3d, e). O meristema fundamental, precursor do **tecido fundamental**, circunda o procâmbio, precursor dos tecidos vasculares, xilema e floema. A protoderme, o meristema



23.1

Representação diagramática do plano do corpo de uma plântula de *Arabidopsis*. (a) O padrão apical-basal consiste em um eixo com um ápice caulinar em uma extremidade e o ápice da raiz na outra. (b) Uma seção transversal através do hipocótilo mostra o padrão radial constituído por três sistemas de tecidos, representados pela epiderme, tecido fundamental e tecido vascular.

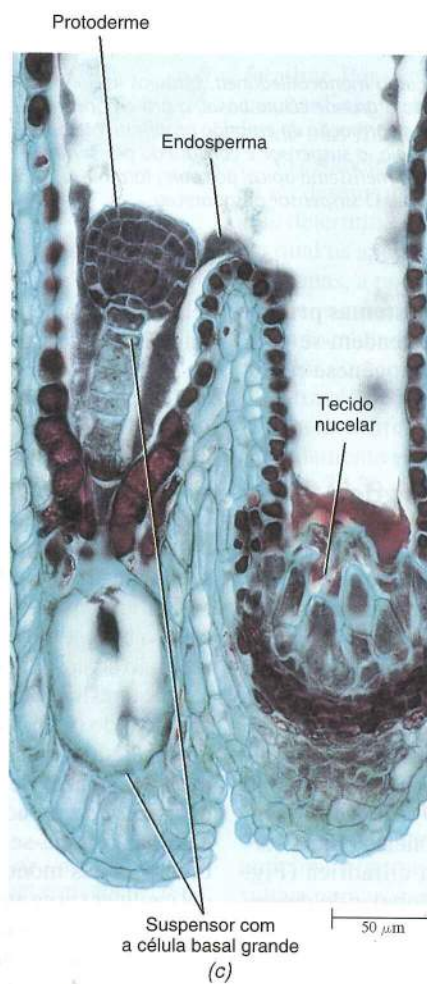
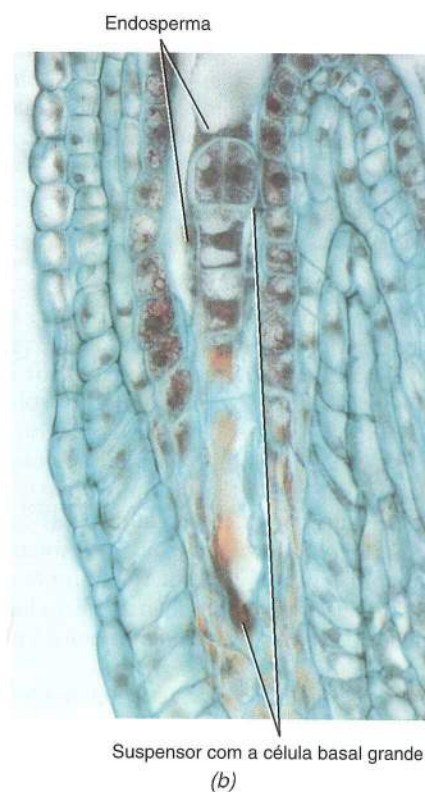
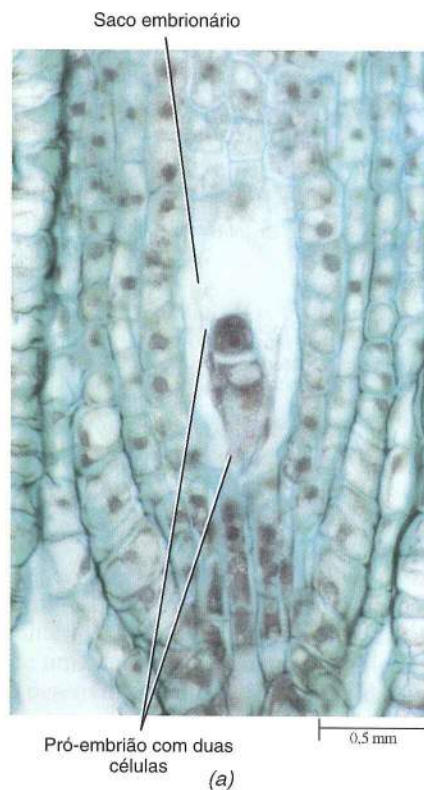


Estágios do desenvolvimento do embrião de Sagittaria, uma monocotiledônea. Estágios iniciais: (a) Estágio bicelular, resultante da divisão transversal do zigoto. (b) O pré-embrião tricelular. (c) Desconsiderando a grande célula basal, o pré-embrião está agora no estágio de quatro células. Todas as quatro células através de uma série de divisões contribuem para a formação do embrião propriamente dito. (d) A protoderme iniciou sua diferenciação na extremidade terminal do embrião propriamente dito. Neste estágio, o suspensor é constituído por somente duas células, uma das quais é a célula basal grande. Estágios finais: (e) A depressão ou chanfro (o sítio do futuro meristema apical do caule) formou-se na base do cotilédone que está emergindo. (f) O cotilédone curva-se, e o embrião está se aproximando da maturidade. O suspensor desapareceu.

fundamental e o procâmbio — os chamados **meristemas primários** ou tecidos meristemáticos primários — estendem-se para outras regiões do embrião, à medida que a embriogênese continua (Figs. 23.2e, f e 23.3e, f).

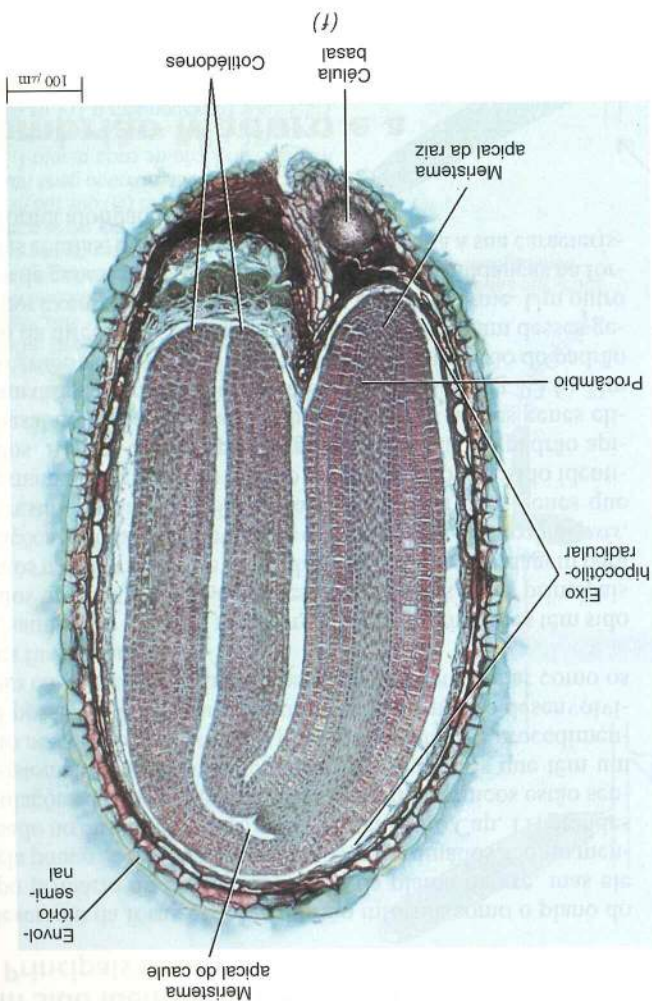
Os Embriões Tipicamente Formam-se Através de uma Sequência de Estágios de Desenvolvimento

O estágio do desenvolvimento do embrião que precede a formação do cotilédone — isto é, quando o embrião propriamente dito é freqüentemente referido como o *estágio globular* — é freqüentemente referido como o *estágio globular*. O desenvolvimento dos cotilédones, as primeiras folhas da planta, pode começar durante ou após o período no qual o procâmbio torna-se discernível. À medida que o cotilédone se desenvolve, o embrião globular nas eudicotiledôneas gradualmente assume uma forma bilobada ou em forma de coração, e esse estágio é freqüentemente chamado *estágio cordiforme* (Fig. 23.3d). O embrião globular nas monocotiledôneas, o qual forma somente um cotilédone, adquire a forma cilíndrica (Fig. 23.2e). É durante a transição entre o estágio globular de desenvolvimento e a emergência do(s) cotilédone(s) que o padrão apical-basal do embrião torna-se discernível, com a divisão do eixo em meristema do ápice caulinar, cotilédone(s), hipocótilo

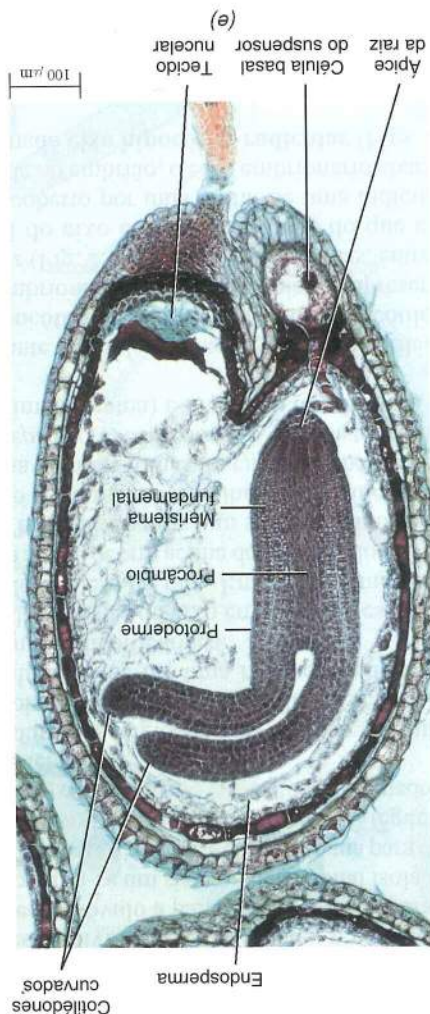


23.3

Estágios do desenvolvimento do embrião de bolsa-de-pastor (*Capsella bursa-pastoris*), uma eudicotiledônea. (a) Estágio bicelular, resultante da divisão transversal do zigoto, formando uma célula apical superior e uma célula basal inferior. (b) Pró-embrião de seis células. O suspensor é agora distinto das duas células terminais, que se desenvolverão formando o embrião propriamente dito. O endosperma fornece alimento para o embrião em desenvolvimento. (c) O embrião propriamente dito é globular e tem uma protoderme, que originará a epiderme. A grande célula próxima à base é a célula basal do suspensor. (d) Embrião no estágio cordiforme, quando os cotilédones, primeiras folhas da planta, começam a emergir.



(e) O embrião aqui visto está no estágio de torpedão. Em Capsella, os embriões se curvam. O meristema fundamental, o precursor do tecido fundamental, envolve o procâmbio, que originará os tecidos vasculares, xilema e floema. (f) Embrião maduro. A parte do embrião abaixo dos cotilédones é o hipocótilo. Na extremidade inferior do hipocótilo há uma raiz embrionária, ou radícula.



O Suspensor Desempenha Um Papel de Suporte no Desenvolvimento do Embrião Propriamente Dito

que esses tecidos são a fonte de todas as novas células responsáveis pelo desenvolvimento das plântulas e da planta adulta.

Os suspensores associados com os embriões de *Selaginella*, uma planta vascular sem semente (Cap. 20), e de pinheiro funcionam simplesmente para empurrar os embriões em desenvolvimento nos tecidos nutritivos. No passado, acreditou-se que os suspensores das angiospermas desempenhavam um papel similar. Entretanto, sabe-se agora que os suspensores das angiospermas não desempenham um papel de sustentação no desenvolvimento inicial do embrião propriamente dito, fornecendo-lhe nutrientes e reguladores de crescimento, principalmente giberelinas. Em alguns embriões, o suspensor produz substâncias proteicas, as quais são então absorvidas pelo embrião em crescimento. O suspensor tem uma vida curta, com morte celular programada (Cap. 24) no estágio de torpedão do desenvolvimento do embrião. Dessa

maneira, não está presente na semente madura (Fig. 23.2f). Várias linhas de evidência indicam que o desenvolvimento normal do embrião propriamente dito limita o crescimento e a diferenciação do suspensor, cujas células têm potencial para regenerar o embrião. Tal evidência é fornecida por vários mutantes, embriões defeituosos de *Arabidopsis*, tais como *raspberry 1* (do inglês, "framboesa"), *sus* (de "suspensor") e *twn* (do inglês *twin*, "gêmeo"), nos quais o desenvolvimento do embrião propriamente dito é interrompido. Em todos esses mutantes, a interrupção do desenvolvimento do embrião leva diretamente à proliferação de células do suspensor. Algumas dessas células do suspensor adquirem características normalmente restritas a células do embrião propriamente dito, incluindo a produção de reservas. Os mutantes *twn* são os mais afetados dos mutantes embrião-defeituosos de *Arabidopsis*. Nesses mutantes, as células do embrião sofrem transformações embriogênicas, resultando na formação de sementes com dois embriões viáveis e ocasionalmente três (Fig. 23.4). Os resultados desses estudos revelam que ocorrem interações entre o suspensor e o embrião propriamente dito. Tem-se sugerido que durante o desenvolvimento normal o embrião propriamente dito transmite sinais inibitórios específicos ao suspensor, suprimindo o processo embriogênico deste.

Têm Sido Identificados Genes Que Determinam os Principais Eventos da Embriogênese

A descrição da formação do embrião informa como o plano do corpo primário do desenvolvimento da planta ocorre, mas ele revela pouco acerca dos mecanismos subordinados. Como mencionado no ensaio de *Arabidopsis thaliana*, no Cap. 11, grandes populações dessas plantas tratadas com mutagênicos estão sendo sistematicamente selecionadas para mutações que têm um efeito no desenvolvimento da planta. Usando esse procedimento, é possível identificar os genes que governam o desenvolvimento da planta, um primeiro estágio para determinar como os genes funcionam.

Usando esse método, muitos resultados promissores têm sido obtidos na identificação de genes responsáveis pelos principais eventos na embriogênese de *Arabidopsis*. (Uma abordagem para mutações produzidas, afetando a embriogênese em *Arabidopsis*, está resumida na Fig. 23.5.) Mais de 50 diferentes genes que governam a formação do padrão embriogênico têm sido identificados. Alguns desses genes reguladores afetam o padrão apical-basal do embrião e da plântula. Mutações nesses genes eliminam diferentes regiões do padrão apical-basal (Fig. 23.6). Um outro grupo de genes está envolvido na determinação do padrão radial da diferenciação tissular. As mutações em um desses genes, por exemplo, impede a formação da protoderme. Um outro grupo de genes está envolvido na regulação de mudanças na forma das células, que dão ao embrião e à plântula a sua característica forma alongada.

O Embrião Maduro e a Semente

Durante o período de formação do embrião há um contínuo fluxo de nutrientes da planta parental para os tecidos do óvulo, re-

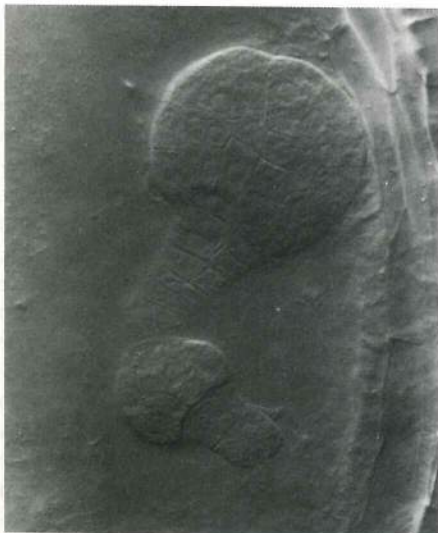
sultando em um massivo acúmulo de reservas alimentícias dentro do endosperma, perisperma (tecido nucelar) ou cotilédones da semente em desenvolvimento. Finalmente, o pedúnculo ou **funículo**, que conecta o óvulo à parede do ovário, separa-se do óvulo e este último torna-se um sistema nutricional isolado. Por último, a semente desidrata à medida que perde água para o ambiente externo, e o seu envoltório, o qual é derivado dos tegumentos, endurece, envolvendo o embrião e o alimento armazenado como uma "armadura protetora".

O embrião maduro das angiospermas consiste em um eixo portando um ou dois cotilédones (Figs. 23.2f, 23.3f e 23.7), dependendo, naturalmente, se for uma monocotiledônea, uma *Magnoliidae* ou uma eudicotiledônea.

Nas extremidades opostas do eixo embrionário estão os meristemas apicais do caule e da raiz. Em alguns embriões, somente o meristema apical ocorre acima do(s) cotilédono(s) (Figs. 23.2f, 23.3f e 23.7b, c). Em outros, um sistema caulinar embrionário, consistindo em um eixo semelhante ao caule, chamado **epicótilo**, com uma ou mais folhas jovens e um meristema apical, ocorre acima (*epi-*) do(s) cotilédono(s). Esse sistema caulinar embrionário (a primeira gema) é chamado de **plúmula** (Figs. 23.7a, d e 23.8).

O eixo semelhante ao caule, abaixo (*hypo-*) dos cotilédones, é denominado **hipocótilo**. Na parte inferior do hipocótilo pode existir uma raiz embrionária ou **radícula** quando apresenta características de raiz (Fig. 23.8b). Em muitas plantas, entretanto, a porção terminal do eixo consiste não mais do que em um meristema apical coberto por uma coifa. Se uma radícula não pode ser distinguida no embrião, o eixo embrionário abaixo dos cotilédones é chamado **eixo hipocótilo-radicular** (Figs. 23.2e, 23.3f e 23.7a, b, c).

Na discussão do desenvolvimento da semente de angiosperma no Cap. 21, nota-se que em muitas eudicotiledôneas a maior parte ou todo o endosperma, que armazena alimento, e o perisperma, se estiver presente, é absorvido pelo embrião em



(a)

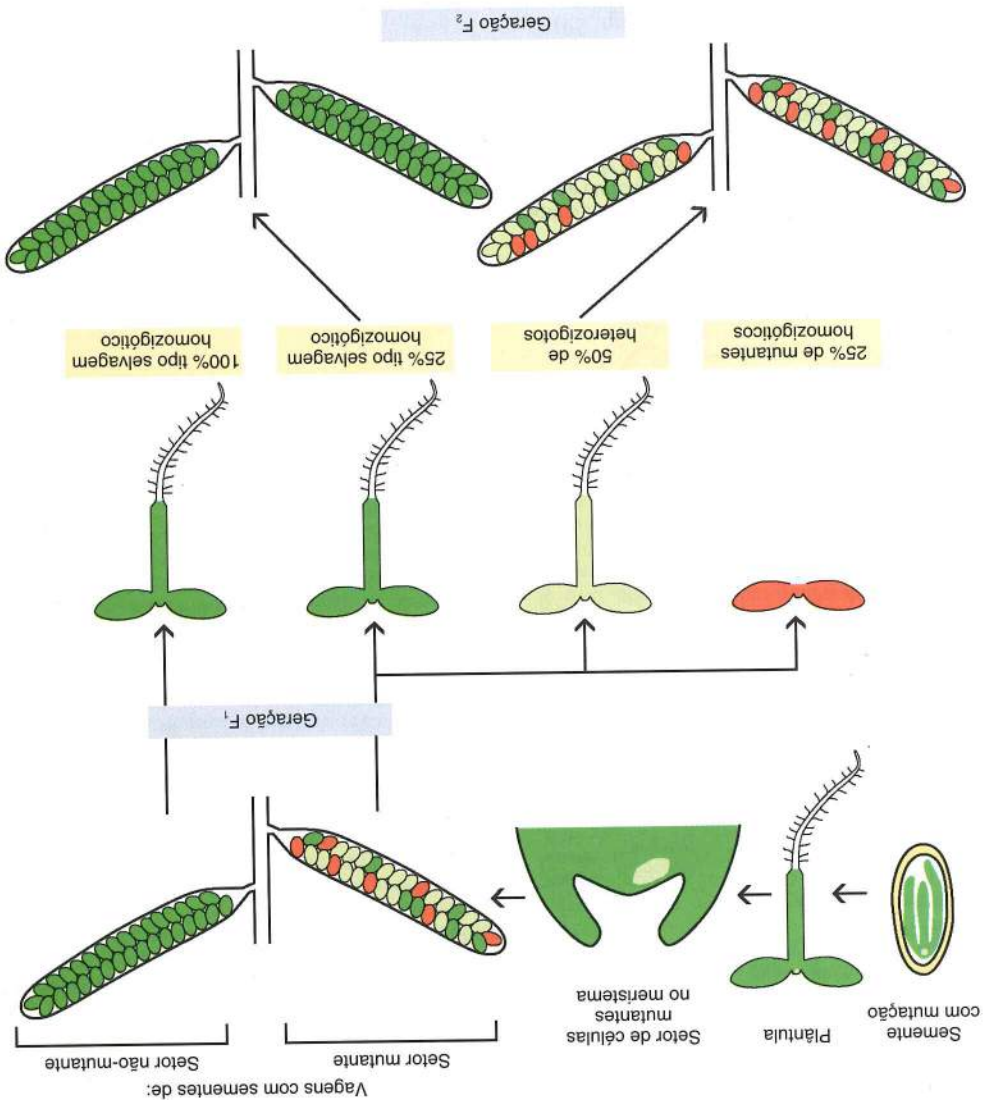


(b)

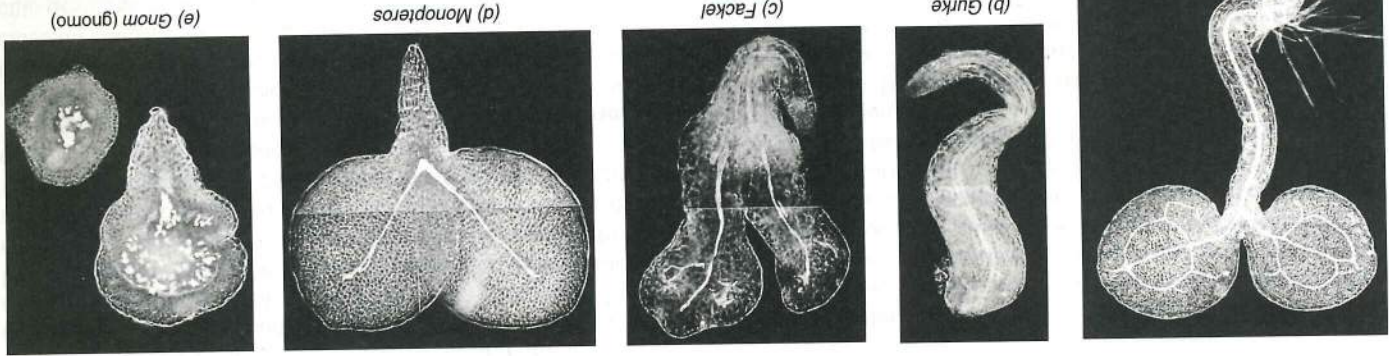


(c)

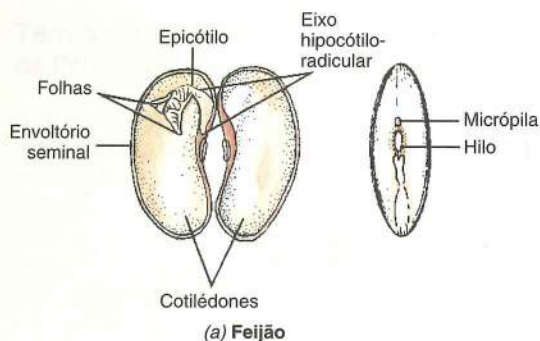
23.4 Desenvolvimento de embriões gêmeos no mutante *twn* de *Arabidopsis thaliana*, uma eudicotiledônea. (a) Um embrião secundário pode ser visto, desenvolvendo-se a partir do suspensor do embrião primário maior. Ambos os embriões estão no estágio globular. (b) Os cotilédones do embrião primário estão parcialmente desenvolvidos. O desenvolvimento do cotilédono no embrião secundário está num estágio inicial. (c) Plântulas gêmeas geradas a partir da germinação de uma semente. A plântula à esquerda assemelha-se à plântula do tipo selvagem (não-mutante). A sua irmã tem um grande cotilédono.



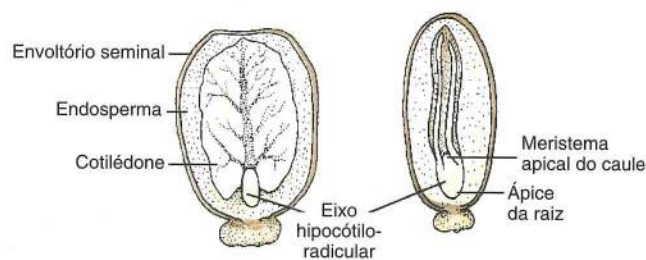
Um procedimento para identificar mutantes de Arabidopsis. Uma grande população de sementes é tratada com o agente mutagênico químico metassulfonato de etila. Mutações aleatórias nas células do meristema do sistema caulinar do embrião dão origem a setores com células mutantes na planta adulta. As flores produzidas por essas partes dão origem a sementes (F_1) que são heterozigotas para um determinado gene mutante. A autofecundação de cada planta F_1 forma a prole F_2 que segregam na proporção 1:2:1 (que corresponde a 1/4 de homozigotos do tipo selvagem, 1/2 de heterozigotos mutantes). Efeitos no fenótipo resultantes das mutações recessivas serão assim perceptíveis na geração F_2 das populações tratadas com o agente mutagênico e podem ser selecionadas para estudos posteriores.



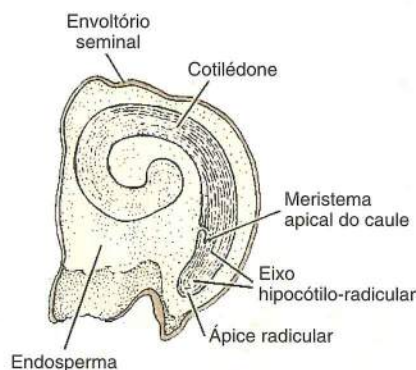
Plantas mutantes de Arabidopsis. (a) Uma planta normal (tipo selvagem) para comparação com os quatro tipos de mutantes que não têm as partes principais da estrutura da planta. Entre as plantas mutantes aqui mostradas, (b) não possui o meristema apical do sistema caulinar e os cotilédones são ligados diretamente à raiz; (d) não apresenta raiz; e (e) não possui as porções apical e basal — o caule remanescente contém epiderme, tecido fundamental e tecido vascular. As plantas foram classificadas para mostrar o tecido vascular em seu interior.



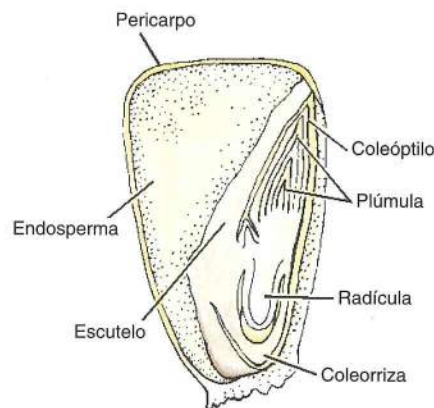
(a) Feijão



(b) Mamona



(c) Cebola



(d) Milho

23.7

Sementes de algumas eudicotiledôneas e monocotiledôneas comuns. (a) Sementes de feijão (*Phaseolus vulgaris*), uma eudicotiledônea, mostradas: aberta e em vista lateral. O embrião do feijão apresenta uma plúmula acima dos cotilédones, consistindo em um caule curto (epicótilo), dois pares de folhas não-cotiledonares e um meristema apical. O meristema apical é encontrado entre as folhas não-cotiledonares e não pode ser visto aqui. Os cotilédones carnosos do embrião do feijão contêm o alimento armazenado. (b) Sementes de mamona (*Ricinus communis*), outra eudicotiledônea, abertas para evidenciar o embrião em vista frontal e lateral. O embrião da mamona tem apenas um meristema apical acima dos cotilédones. O alimento armazenado localiza-se no endosperma. Os embriões das monocotiledôneas (c) cebola (*Allium cepa*) e (d) milho (*Zea mays*) são mostrados em vista longitudinal. O meristema apical do caule do embrião da cebola localiza-se lateralmente e na base do cotilédone, e é bem maior do que o restante do embrião. O embrião de milho tem um escutelo (cotilédone) bem desenvolvido e uma raiz ou radícula. O alimento armazenado em ambas as sementes localiza-se no endosperma.

desenvolvimento. Os embriões de tais sementes desenvolvem cotilédones grandes e carnosos, armazenadores de alimento, que nutrem o embrião quando ele retoma o crescimento. Exemplos comuns de sementes com cotilédones consideráveis e sem endosperma são o girassol, a noz, a ervilha e o feijão (Fig. 23.7a). Em eudicotiledôneas que apresentam grandes quantidades de endosperma, tal como a mamona, os cotilédones são finos e membranosos (Fig. 23.7b). Esses cotilédones servem para absorver o alimento armazenado no endosperma, durante a retomada de crescimento do embrião.

Nas monocotiledôneas, o cotilédone único, além de funcionar como um órgão de reserva de alimento ou fotossintetizante, também desempenha uma função de absorção (Fig. 23.7c, d). Incluso no endosperma, o cotilédone absorve o alimento proveniente deste, que foi digerido por atividade enzimática. Esse alimento é então transportado através do cotilédone para as regiões de crescimento do embrião. Os embriões das gramíneas são os mais diferenciados dos embriões das monocotiledôneas (Figs. 23.7d e 23.8). Quando totalmente formado, o embrião de gramíneas possui um cotilédone grande, o **escutelo**. Este, como os cotilédones de muitas monocotiledôneas, tem a função de absorção do alimento armazenado no endosperma. O escutelo está unido lateralmente ao eixo do embrião, que tem a radícula

na extremidade inferior e uma plúmula na extremidade superior. Tanto a radícula quanto a plúmula estão envolvidas por estruturas protetoras semelhantes a uma bainha chamadas **coleoriza** e **coleóptilo**, respectivamente (Figs. 23.7d e 23.8).

Todas as sementes estão recobertas por uma capa, o **envoltório seminal** ou envoltório da semente, que se desenvolve a partir do(s) tegumento(s) do óvulo e fornece proteção ao embrião. O envoltório seminal é comumente mais fino que o(s) tegumento(s) do qual este se formou. O envoltório seminal fino e seco pode ter uma textura papirácea, mas em muitas sementes este é duro e muito impermeável à água.

A micrópila é frequentemente visível como um pequeno poro no envoltório da semente. Comumente a micrópila está associada com uma cicatriz chamada **hilo** (Fig. 23.7a), a qual é deixada no envoltório após a semente ter-se separado do funículo.

Condições para a Germinação da Semente

O crescimento do embrião é geralmente retardado enquanto a semente amadurece e é dispersada. A retomada do crescimento do embrião ou **germinação** da semente é dependente de muitos fato-

De modo semelhante a todas as gramíneas, o trigo do pão (*Triticum aestivum*) é uma monocotiledônea e seus frutos — os grãos — têm uma semente no interior. O endosperma e o embrião são circundados por camadas de proteção compostas pelo pericarpo e os envoltórios remanescentes da semente. Mais de 80% do volume do grão de trigo é constituído pelo endosperma amiláceo. A camada mais externa do endosperma, chamada camada de aleurona, contém reservas lipídicas e proteicas. A camada de aleurona circunda tanto o endosperma amiláceo quanto o embrião. A farinha branca é feita a partir do endosperma amiláceo. Na moagem do trigo, o farelo — constituído das camadas de cobertura e a camada de aleurona — é removido. O farelo constitui cerca de 14% do grão. Na verdade, o farelo de certo modo diminui o valor nutricional do grão de trigo. Uma vez que o farelo é em grande parte celulósico, ele não pode ser digerido pelo ser humano e tende a aumentar a velocidade de passagem do alimento pelo trato intestinal, resultando em menor absorção. O embrião ("germe do trigo"), que representa cerca de 3% do grão, é também removido durante a moagem, porque seu alto conteúdo em óleo reduziria o período durante o qual a farinha pode ser armazenada. O farelo e o germe de trigo, que contêm a maior parte

res externos e internos. Entre os fatores externos ou ambientais, três são particularmente importantes: água, oxigênio e temperatura. Além disso, pequenas sementes, tais como as de alface (*Lactuca sativa*) e de muitas ervas daninhas geralmente requerem exposição à luz para germinação (ver Cap. 29). A maioria das sementes maduras é extremamente desidratada, contendo somente 5 a 20% de seu peso total em água. Assim, a germinação não é possível até que a semente absorva a água necessária para as atividades metabólicas. As enzimas já presentes na semente são ativadas e algumas outras são sintetizadas para a digestão e utilização dos alimentos armazenados nas células desta durante o período de formação do embrião (ver Cap. 28). As mesmas células que inicialmente estavam sintetizando grandes quantidades de substâncias de reserva, agora reverterem completamente seus processos metabólicos e digerem o alimento armazenado. A expansão e a divisão celular são iniciadas no embrião e seguem os padrões característicos das espécies. O crescimento subsequente requer um contínuo suprimento de água e nutrientes. A medida que a semente absorve água, ela aumenta de tamanho, e uma pressão considerável pode desenvolver-se dentro dela (ver o ensaio "Embebição" no Cap. 4). Durante os estágios iniciais da germinação, a quebra da glicose pode ser um processo totalmente anaeróbico, mas tão logo o envoltório da semente é rompido, passa a ocorrer a respiração, que requer oxigênio. Se o solo está alagado, a quantidade de oxigênio disponível pode ser inadequada para a respiração aeróbica da semente e esta não se desenvolverá em uma plântula. Embora muitas sementes germinem em uma faixa razoavelmente ampla de temperatura, elas normalmente não germinarão acima ou abaixo de uma determinada faixa de temperatura es-

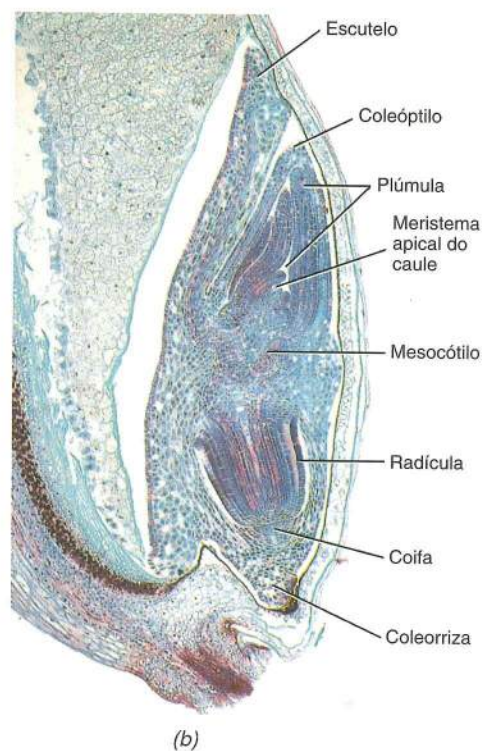
pecífica para a espécie. O mínimo de temperatura para muitas espécies é de 0°C a 5°C e a máxima é de 45°C a 48°C, e a faixa ótima está entre 25°C e 30°C.

Sementes Dormientes Não Germinarão Mesmo Sob Condições Externas Favoráveis

Mesmo quando as condições externas são favoráveis, algumas sementes não germinarão. Tais sementes são conhecidas como **dormientes**. As causas mais comuns da dormência nas sementes são a imaturidade fisiológica do embrião e a impermeabilidade do envoltório à água e algumas vezes ao oxigênio. Algumas séries de mudanças enzimáticas e bioquímicas, coletivamente chamadas **pós-maturação**, antes delas poderem germinar. Nas regiões temperadas, a pós-maturação é desencadeada pelas baixas temperaturas do inverno. Assim, a necessidade de um período de pós-maturação ajuda a evitar a germinação da semente durante o inclemente período de inverno, quando a plântula teria pouca probabilidade de sobreviver. A dormência é de grande valor de sobrevivência para a planta. Assim como visto no exemplo de pós-maturação, a dormência é um método que assegura que as condições estejam favoráveis para o crescimento da plântula, quando a germinação ocorrer. Algumas sementes devem passar através do trato digestivo de pássaros ou mamíferos antes de germinarem, resultando em uma dispersão mais ampla das espécies. Algumas sementes de espécies do deserto germinarão somente quando os inibidores de seus envoltórios forem eliminados pela chuva; essa adaptação assegura que a semente só



das vitaminas encontradas na semente, estão sendo cada vez mais usados para o consumo humano, tanto quanto para a alimentação de animais de corte. Durante os últimos anos, o farelo de aveia (*Avena sativa*) tornou-se um item alimentar popular entre as pessoas esclarecidas sobre os problemas de saúde, em muitas partes do mundo. Os resultados de pesquisas indicam que o farelo de aveia, como parte de uma dieta com baixas calorias, pode ajudar a reduzir a quantidade de colesterol do sangue. Aparentemente, as fibras do farelo de aveia solúveis em água formam um gel no intestino delgado que aprisiona o colesterol e impede a sua reabsorção na circulação sanguínea. Em vez disso, o colesterol aprisionado é eliminado com outros resíduos orgânicos. O colesterol também reduzido pelas fibras solúveis em água em contradição ao farelo do arroz (*Oryza sativa*) e da cevada (*Hordeum vulgare*).



23.8

Seção longitudinal do fruto maduro, ou grão, do trigo (*Triticum aestivum*), uma monocotiledônea. (a) O endosperma amiláceo é envolto por uma camada de aleurona contendo proteína. As camadas de revestimento do grão de trigo consistem em grande parte no pericarpo, a parede madura do ovário. O envoltório da semente, que acaba fundindo-se ao pericarpo, desintegra-se durante o desenvolvimento do grão. (b) Detalhe do embrião maduro do trigo, mostrando o grande cotilédono, conhecido como escutelo. A coleorriza e o coleóptilo, semelhantes a uma bainha, envolvem a radícula e a plúmula, respectivamente. A parte do eixo do embrião entre o ponto de inserção do escutelo e o do coleóptilo é conhecida como o mesocótilo.

germinará durante aqueles raros intervalos, em que as chuvas do deserto fornecem água suficiente para a plântula se desenvolver. Outras sementes devem ser rompidas mecanicamente pelo choque contra os cascalhos no leito de uma corredeira. Outras sementes, ainda, ficam dormentes nos cones ou frutos até que o calor de um incêndio as libere. A vegetação do clima tipo mediterrâneo das comunidades de chaparral da Califórnia, dominadas pela *Arctostaphylos*, é dependente de queimadas longas, porque o fogo

induz a germinação das sementes dessa espécie (Fig. 23.9). Finalmente, as sementes de espécies que vivem nas clareiras das florestas dependem ou da morte do dossel das árvores ou de algum outro distúrbio que forme uma abertura no dossel antes destas poderem germinar. Consequentemente, as estratégias de germinação das plantas estão muito ligadas aos problemas ecológicos existentes em seus habitats particulares (ver Cap. 29, para posterior discussão sobre a dormência em sementes).

Quando o dobramento, ou *ganchinho* (como é chamado) chega à superfície do solo, ele desdobra-se e empurra os cotilédones e a plântula para cima. Essa modalidade de germinação de semente, na qual os cotilédones são elevados acima do nível do solo, é chamada **epígea**. Durante a germinação e o subsequente desenvolvimento da plântula, o alimento armazenado nos cotilédones é digerido e os produtos são transportados para as partes em crescimento da planta jovem. Os cotilédones gradualmente diminuem de tamanho, murcham e ao final caem ao solo. Nesse momento, a plântula está *estabelecida*; isto é, ela não é mais dependente do alimento armazenado na semente para a sua nutrição. A plântula é agora um organismo fotossintetizante autotrófico.

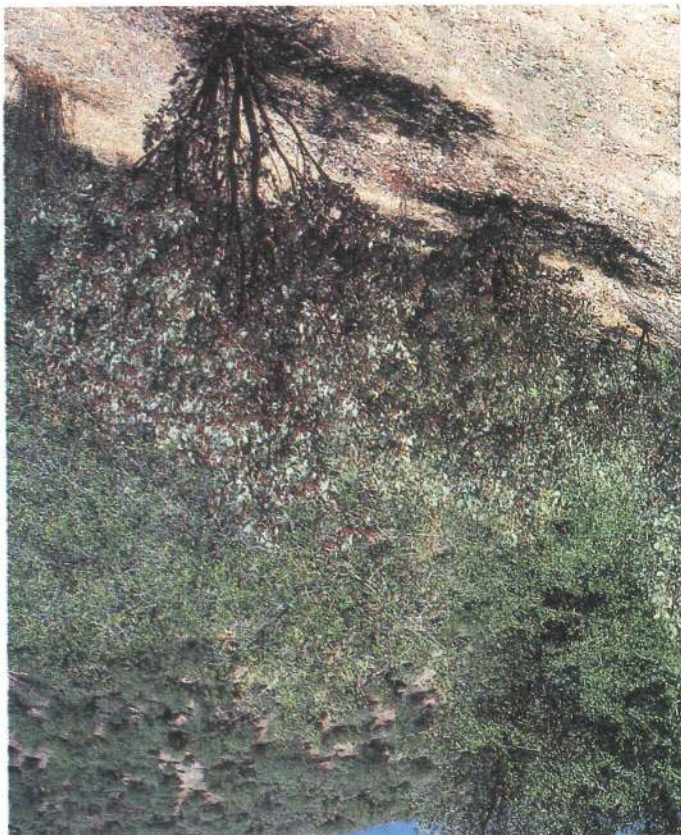
A germinação da mamona (*Ricinus communis*) (Fig. 23.10b) é essencialmente semelhante à do feijão, exceto que na mamona o alimento armazenado é encontrado no endosperma. A medida que o ganchinho se desdobra, o endosperma e, freqüentemente, o envoltório da semente são elevados juntamente com os cotilédones e a plântula. Durante esse período, os alimentos digeridos provenientes do endosperma são absorvidos pelos cotilédones e são transportados para as partes da plântula em crescimento. Tanto no feijão quanto na mamona, os cotilédones tornam-se verdes após exposição à luz, mas eles não apresentam uma função fotossintetizante importante. Em algumas plantas, tais como a abóbora (*Cucurbita maxima*), os cotilédones tornam-se importantes órgãos fotossintetizantes.

Na ervilha (*Pisum sativum*), o epicótilo é a estrutura que se alonga e forma o ganchinho. A medida que o epicótilo se desdobra, a plântula emerge acima da superfície do solo. Os cotilédones permanecem no solo (Fig. 23.10c), onde eles finalmente se decompõem depois que o alimento armazenado tenha sido mobilizado para o crescimento da plântula. Esse tipo de germinação de semente, no qual os cotilédones permanecem sob o solo, é chamado **hipógea**.

Na grande maioria das sementes de monocotilédones, o alimento armazenado é encontrado no endosperma (Fig. 23.7c, d). Em sementes de monocotilédones relativamente simples, tais como aquelas da cebola (*Allium cepa*), é o cotilédono tubular único que emerge da semente e forma o ganchinho (Fig. 23.11a). Quando o cotilédono se desdobra, ele eleva o envoltório seminais com o endosperma em seu interior. Ao longo de todo esse período e por algum tempo depois, o embrião obtém grande parte de sua nutrição do endosperma por meio do cotilédono. Além disso, o cotilédono verde na cebola funciona como uma folha fotossintetizante, contribuindo significativamente para o suprimento de alimento à plântula em desenvolvimento. Bem cedo, a plântula encerrada no interior da base protetora do cotilédono, semelhante a uma bainha, alonga-se e emerge do cotilédono.

Nosso último exemplo sobre o desenvolvimento de plântulas é dado pelo milho (*Zea mays*), uma monocotilédona que apresenta um embrião altamente diferenciado (Fig. 23.12). A coleotila, que envolve a radícula, é a primeira estrutura que cresce através do pericarpo, a parede do ovário maduro, do grão de milho. (No milho, os tegumentos desintegram-se durante o desenvolvimento da semente e do fruto, e em função disso o pericarpo funciona como um "envoltório da semente".) A coleotila é seguida pela radícula, ou raiz primária, que se alonga muito rapidamente e prontamente atravessa (Fig. 23.11b). Depois que a raiz primária emerge, o coleótilo, que envolve a plântula, é empurrado para cima pelo alongamento do primário interno, chamado *mesocótilo* (Fig. 23.8b). (Um interno é a parte do caule entre dois nós sucessivos; ver Fig. 1.10.) Quando a base do coleótilo alcança a superfície do solo, suas margens se afastam no ápice, e as primeiras folhas da plântula começam a emergir. Além da raiz primária, duas ou mais raízes adventícias seminais, que se originam do nó cotilédono (a parte

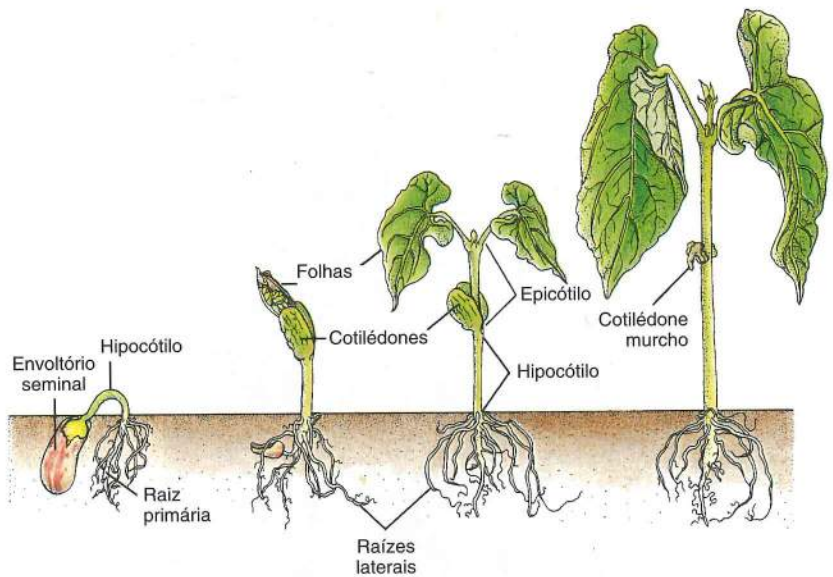
23.9 *Arctostaphylos viscida*, uma espécie da comunidade de chaparral da Califórnia. As sementes longevas permanecem viáveis no solo durante anos. A escarificação, ou a ruptura do envoltório da semente, pelo fogo ou outros meios é necessária para quebrar a dormência e induzir a germinação.



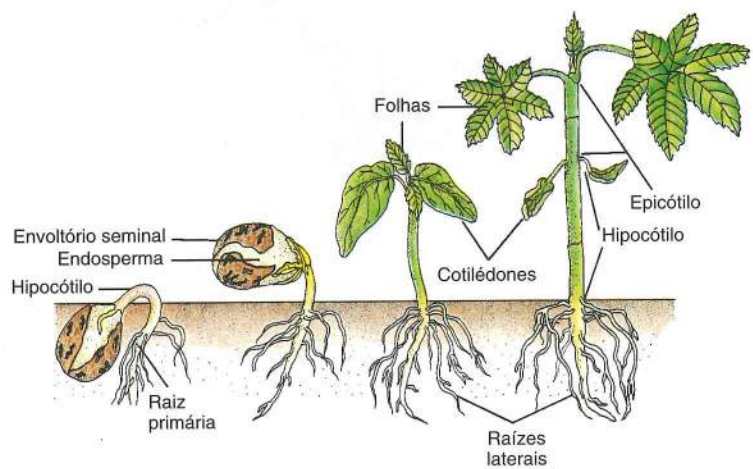
Quando a germinação ocorre, a primeira estrutura a emergir da matéria da plântula em desenvolvimento fixar-se no solo e absorver água. Esta primeira raiz, chamada **raiz primária** ou **raiz principal**, continua a crescer, formando ramificações, as chamadas **raízes laterais**. Essas últimas raízes, por sua vez, podem dar origem a raízes laterais adicionais, e dessa maneira, um sistema radicular muito ramificado se desenvolve. Comumente, a raiz primária em monocotilédones tem vida curta e o sistema radicular da planta adulta é formado por **raízes adventícias**, que se originam nos nós (as partes do caule nas quais as folhas estão fixadas). As raízes adventícias também produzem raízes laterais. ("Adventícia" refere-se a estruturas que não se originam nos sítios usuais, como as raízes que se originam de caules ou folhas, em vez de formarem-se em outras raízes.)

A Germinação de Sementes Pode Ser Epígea ou Hipógea

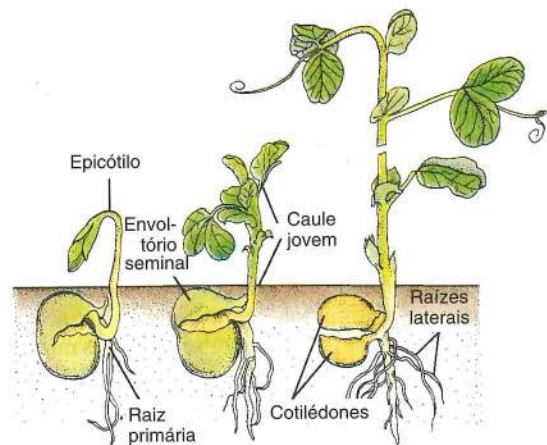
O modo pelo qual o sistema caulinar emerge da semente durante a germinação varia de espécie para espécie. Por exemplo, depois que a raiz emerge da semente do feijão (*Phaseolus vulgaris*), o hipocótilo se alonga e dobra-se no processo (Fig. 23.10a). Dessa maneira, a delicada extremidade do sistema caulinar é protegida de injúrias ao ser puxada em vez de empurrada através do solo.



(a) Feijão



(b) Mamona

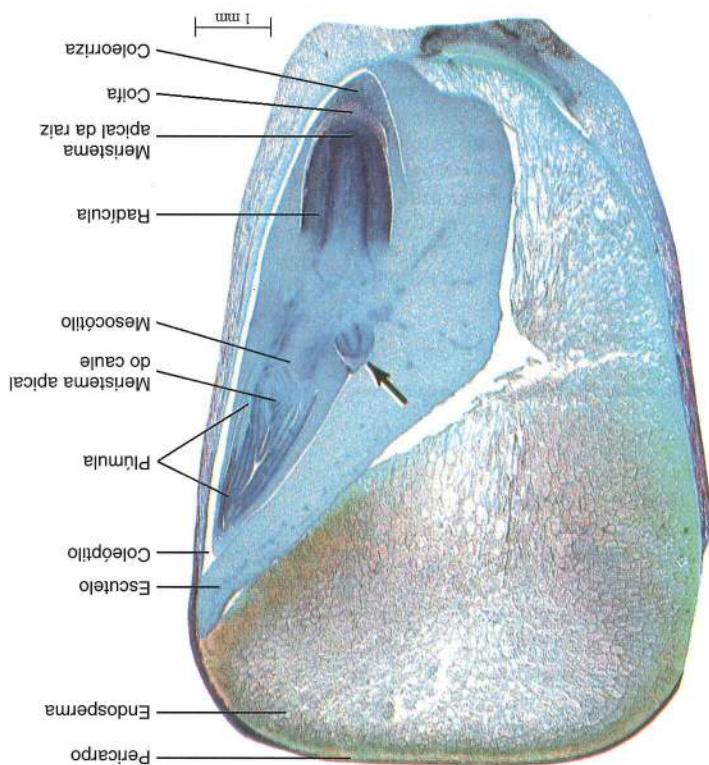


(c) Ervilha

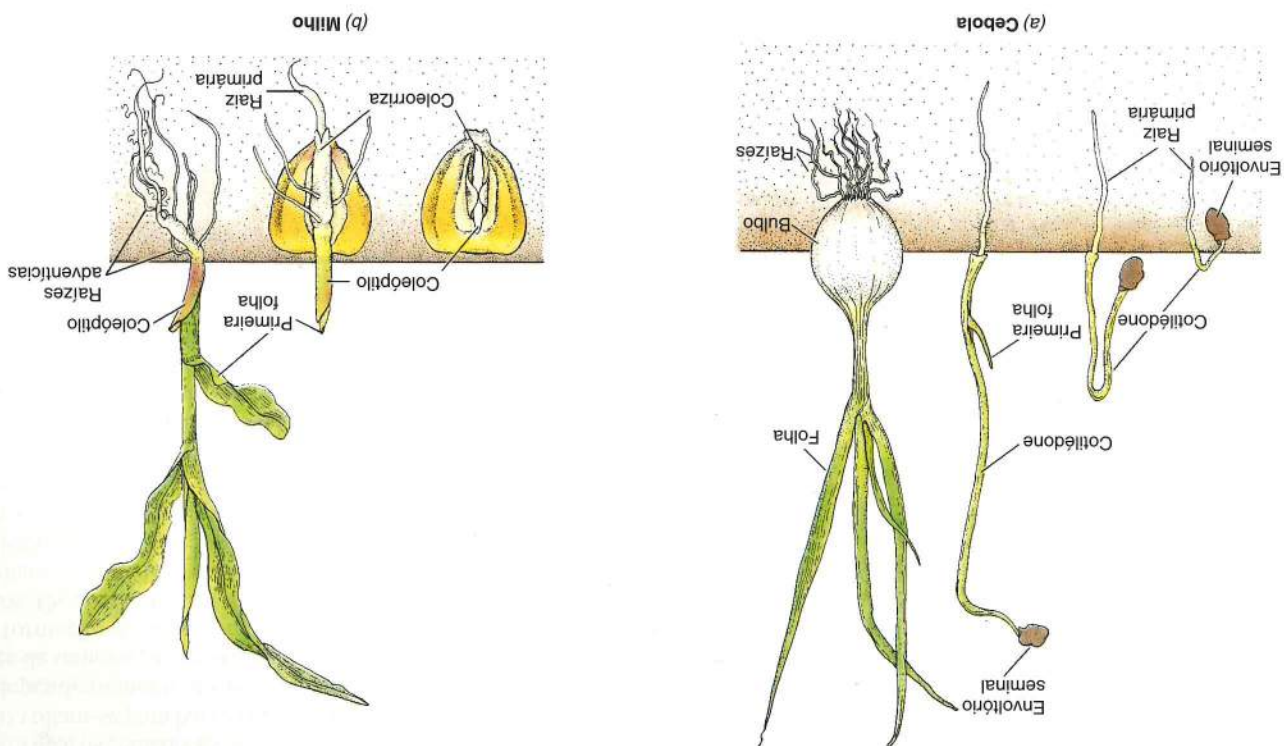
23.10

Os estágios durante a germinação de algumas eudicotiledôneas comuns. A germinação das sementes do (a) feijão (*Phaseolus vulgaris*) e da (b) mamona (*Ricinus communis*) é epigea, ou sobre o solo. Durante a germinação, os cotilédones são carregados acima do solo pelo alongamento do hipocótilo. Observe que em ambas as plântulas o alongamento do hipocótilo forma um gancho, que em seguida se desfaz, puxando os cotilédones e a plúmula, ou ápice do sistema caulinar, acima do solo. (c) Ao contrário, a germinação da semente da ervilha (*Pisum sativum*) é hipógea, ou abaixo do solo. Os cotilédones permanecem abaixo do solo e o hipocótilo não se alonga. Na germinação hipógea, exemplificada pela plântula de ervilha, é o epicótilo que se alonga e forma o gancho, que puxa a plúmula acima do solo à medida que se desdobra.

23.12 Seção longitudinal do fruto maduro, ou grão, de milho (*Zea mays*). Os embriões dos grãos comumente contêm duas ou mais raízes adventícias seminais (ou seja, das sementes). Uma raiz adventícia seminal pode ser vista nesta seção (seta). Embora de início orientadas para cima, essas raízes adventícias seminais (ou seja, das sementes) inclinam-se para baixo com o crescimento posterior.



23.11 Estágios da germinação de duas monocotiledôneas comuns: (a) cebola (*Allium cepa*) e (b) milho (*Zea mays*). A germinação da semente na cebola é epigea; no milho, é hipógea.



do eixo à qual os cotilédones se ligam) crescem através do pericarpo e então voltam-se para baixo (Fig. 23.12).

Independentemente do modo pelo qual o sistema caulinar emerge da semente, a atividade do meristema apical deste resulta na formação de uma seqüência ordenada de folhas, nós e internós. Os meristemas apicais que se desenvolvem nas axilas das folhas (os ângulos superiores entre folhas e caules) produzem sistemas caulinares axilares, e estes por seu turno podem formar sistemas caulinares axilares adicionais.

O período que vai da germinação até a época em que a plântula se torna estabelecida como um organismo independente constitui a fase mais crucial da história da vida da planta. Durante esse período, a planta é mais susceptível à injúria por uma grande diversidade de insetos herbívoros e fungos parasitas, e o estresse hídrico pode muito rapidamente tornar-se fatal.

Resumo

Durante a Embriogênese, Estabelece-se o Plano do Corpo da Planta, Que Consiste em um Padrão Apical-Basal e em um Padrão Radial

Iniciando-se com o zigoto, os sistemas caulinar e radicular da planta jovem são iniciados como uma estrutura contínua. Com a divisão assimétrica do zigoto, a polaridade do embrião é estabelecida. Através de uma progressão ordenada de divisões, o embrião se diferencia em um suspensor e em um embrião propriamente dito, no interior do qual os meristemas primários — os precursores da epiderme, do tecido fundamental e dos tecidos vasculares — e o padrão radial são finalmente formados. Durante a transição entre os estágios globular e cordiforme, o padrão apical-basal do embrião torna-se discernível. O desenvolvimento dos cotilédones pode começar tanto durante quanto depois da época em que o procâmbio torna-se perceptível. Conforme o embrião se desenvolve, a adição de novas células é gradualmente restrita aos meristemas apicais.

As Mutações Interrompem o Desenvolvimento Normal do Embrião

Os suspensores dos embriões das angiospermas são metabolicamente ativos e desempenham um papel de suporte ao desenvolvimento inicial do embrião propriamente dito. Em alguns mutantes embrião-defeituosos de *Arabidopsis*, as células do suspensor ocasionalmente formam embriões secundários. Outras mutações afetam o padrão apical-basal do embrião e da plântula, resultando na eliminação das principais regiões da planta.

O Embrião Maduro Consiste em um Eixo Hipocótilo-Radicular e em Um ou Dois Cotilédones

As sementes das angiospermas consistem em um embrião, um envoltório e alimento armazenado. Quando totalmente

formado, o embrião consiste basicamente em um eixo hipocótilo-radicular, portando um ou dois cotilédones e um meristema apical no ápice do sistema caulinar e no ápice da raiz. Os cotilédones da maioria das eudicotiledôneas são carnosos e contêm o alimento armazenado da semente. Em outras eudicotiledôneas e na maioria das monocotiledôneas, o alimento é armazenado no endosperma, e os cotilédones funcionam na absorção de compostos mais simples que resultam da digestão daquele alimento. Os compostos mais simples são então transportados para as regiões em crescimento do embrião.

Uma Semente Dormente Não Germina, Mesmo Quando as Condições Externas Forem Favoráveis

A germinação da semente — a retomada do crescimento do embrião — depende de fatores ambientais, incluindo água, oxigênio e temperatura. Muitas sementes devem passar por um período de dormência antes de serem capazes de germinar. A dormência tem um grande valor para a sobrevivência da planta, porque é um método que assegura condições favoráveis de crescimento para a plântula, quando a germinação da semente ocorrer.

Após a Emergência da Raiz e do Sistema Caulinar, a Plântula se Estabelece

A raiz é a primeira estrutura a emergir para a maioria das sementes em germinação, permitindo que a plântula se fixe ao solo e absorva água. O modo pelo qual a sistema caulinar emerge a partir da semente varia de espécie para espécie. Muitas *Magnoliidae* e eudicotiledôneas formam uma curvatura, ou gancho, em seus hipocótilos ou epicótilos. À medida que o gancho se desdobra, o delicado ápice do sistema caulinar é puxado para cima, para fora do solo, desse modo prevenindo injúrias que possam ocorrer, caso o ápice do sistema caulinar fosse empurrado através do solo.

Termos-chave Seleccionados

coleóptilo
coleoriza
dormência
eixo hipocótilo-radicular
embrião propriamente dito
envoltório da semente ou seminal
epicótilo
epígea
escutelo
funículo
germinação
hilo
hipocótilo
hipógea
meristema fundamental

meristemas primários
padrão apical-basal
padrão radial
plúmula
polaridade
procâmbio
pró-embrião
protoderme
radícula
raiz primária
raiz principal
raízes adventícias
raízes laterais
suspensor
tecido fundamental

Questões

1. Faça a distinção entre os seguintes termos: pré-embrião/embrião propriamente dito/suspensor; estágio globular/estágio cordiforme/estágio de torpedão; epicótilo/plúmula; eixo hipocótilo-radicular/radicula; coleotila/coleópila.
2. Explique o que se entende por padrão apical-basal e padrão radial da planta.
3. Que papel o suspensor desempenha nas angiospermas, e que evidência indica que o embrião propriamente dito suprime o processo embriogênico do suspensor?

4. Explique como os agentes mutagênicos podem ser usados para gerar mutações que afetam a embriogênese.
5. Qual o valor, caso haja, da dormência da semente para uma planta? Sugira por que a raiz e a primária estrutura a emergir na germinação da semente.
7. Como a dormência da semente é definida e quais são alguns requisitos para a germinação da semente?
8. Quais são algumas das vias pelas quais o sistema caulinar emerge a partir da semente durante a germinação? O que se entende por germinação epigea e hipógea?